



Thèse présentée pour obtenir

Le Titre de Docteur de Montpellier SupAgro

École doctorale : **SIBAGHE**

Spécialité : **Biologie Intégrative des plantes**

**Identification de nouveaux traits de sélection
pour améliorer la productivité en conditions de déficit
hydrique chez le tournesol**
Helianthus annuus L.

Par **Ando Mariot RADANIELSON**

Soutenue devant le jury composé de :

| | | |
|-------------------------|--|-----------------------|
| Marie-Hélène Jeuffroy | Directeur de recherche INRA | Rapporteur |
| Philippe Brabant | Professeur AgroParisTech | Rapporteur |
| Sylvie Lewicki-Dhainaut | Cadre de recherche CIRAD | Examineur |
| André Charrier | Professeur Emérite SupAgro | Examineur (Président) |
| Olivier Cottet | Responsable sélection Syngenta Seeds SAS | Examineur |
| Jérémie Lecoœur | Responsable R&D Syngenta Seeds SAS | |
| | Professeur associé SupAgro | Directeur de thèse |

*«Ny lanitra mitory ny voninahitr'Andriamanitra ;
Ary ny habakabaka manambara ny asan'ny tanany.
Ny andro samy miteny amin'ny andro mandimby azy,
Ary ny alina samy manolo-pahalalana amin'ny alina mandimby azy.»*
Salamo 19, 1-2

*«Les cieux racontent la gloire de Dieu,
Et l'étendue manifeste l'œuvre de ses mains.
Le jour en instruit un autre jour,
La nuit en donne connaissance à une autre nuit.»*
Psaumes 19, 1-2

Remerciements

Mes remerciements vont à ceux et celles qui ont contribué au bon déroulement et à l'aboutissement de ce projet, mais aussi à ma famille et à mes amis.

Je remercie **Jérémie Lecoer**, **Lydie Guilioni** et **Olivier Cottet** qui ont été les initiateurs de ce projet. Je leur présente ma profonde gratitude pour leurs précieux conseils et leur disponibilité.

Je voudrais aussi remercier **Angélique Christophe** sur qui j'ai toujours pu compter. Tes conseils m'ont beaucoup aidée et tu as bien su me motiver et me rassurer.

Je remercie aussi les membres de mon comité de thèse, **Jacques David** et **Hervé Rey** dont les remarques et les suggestions ont été très constructives pour mon travail.

Je garde aussi une place particulière aux techniciens et techniciennes qui m'ont assistée durant ces trois années. **Hubert, Joe, Marina, Audrey, Christian** et bien d'autres... **Sandrine, Yoann, Sebastien, Emmanuel**, les personnels techniques de l'INRA de Mauguio. Vous étiez plus que de l'assistance technique et je vous remercie beaucoup de votre aide.

Un grand remerciement est aussi dédié à l'équipe tournesol de la société **Syngenta Seeds**.

Je présente ici aussi un grand remerciement aux membres de Jury pour m'avoir accordé du temps, et particulièrement à **Marie-Hélène Jeuffroy** et **Philippe Brabant** dont les remarques et suggestions m'ont aidée à pousser plus mes réflexions et à améliorer mon document.

Je tiens aussi à remercier **Philippe Stoop**, **Camille Henry**, **Alain Audebert**, **Évelyne Dutil** et **Isabel Martin Grande** qui m'ont beaucoup aidée à la réécriture et à la correction de ce document de thèse.

Un grand merci à **Marie, Benoît** et **Christian**, votre amitié et votre soutien m'ont beaucoup encouragée et aidée à garder le moral.

Je n'oublie pas aussi tout le personnel du **LEPSE** pour leur encouragement et leur soutien.

Je tiens aussi à présenter ici mes remerciements à la société **ITK** en la personne d'**Éric Jallas** qui a facilité le prolongement du financement de cette thèse.

Je ne peux certainement pas citer ici toutes les personnes qui m'ont poussée, aidée et soutenue durant cette thèse, mais que chacun trouve ici le témoignage de ma gratitude.

Enfin, je voudrais marquer ici ma profonde gratitude à mes amours **Tianaso** et **Mahery**, vous étiez bien compréhensifs durant ces années.

Je dédie cette thèse à **mon père**, à **ma mère**, et à **mon frère**.



Identification de nouveaux traits de sélection pour améliorer la productivité en conditions de déficit hydrique chez le tournesol

SOMMAIRE

| | |
|--|------------------|
| <u>INTRODUCTION GÉNÉRALE</u> | <u>1</u> |
| <u>I. PROBLÉMATIQUE ET DÉMARCHE DE L'ÉTUDE.....</u> | <u>7</u> |
| I.1 Besoin d'identifier de nouveaux traits de sélection chez le tournesol..... | 7 |
| I.1.1 Stratégie de sélection et schéma de la création variétale | 7 |
| I.1.2 Problématique des interactions G*E dans la sélection basée sur la valeur phénotypique des individus..... | 8 |
| I.2 Fonctionnement écophysologique d'un couvert de tournesol en conditions de déficit hydrique | 10 |
| I.2.1 Cadres d'analyse existants de la productivité | 11 |
| I.2.2 Réponses de la plante au déficit hydrique..... | 13 |
| I.3 Modélisation des réponses écophysologiques de la plante au déficit hydrique pour l'explicitation des interactions G*E..... | 18 |
| I.4 Objectifs et démarche | 19 |
| <u>II. VARIABILITÉ PHÉNOTYPIQUE DE CIBLES POTENTIELLES DE SÉLECTION POUR AMÉLIORER LA PRODUCTIVITÉ SOUS DÉFICIT HYDRIQUE CHEZ LE TOURNESOL.....</u> | <u>22</u> |
| II.1 INTRODUCTION..... | 22 |
| II.2 MATÉRIELS ET MÉTHODES | 26 |
| II.2.1 Matériel végétal | 26 |
| II.2.2 Expérimentations au champ (Annexe 1)..... | 26 |
| II.2.3 Expérimentations sous serre (Expts.6, 7, 8, 9, 10 et 11)..... | 29 |
| II.2.4 Conditions climatiques | 31 |
| II.2.5 Mesures phénotypiques..... | 32 |
| II.2.6 Variables calculées | 34 |
| II.2.7 Analyses statistiques des variables obtenues | 40 |
| II.3 RÉSULTATS..... | 42 |
| II.3.1 Variabilité phénotypique de la phénologie entre les panels..... | 42 |
| II.3.2 Variabilité phénotypique des traits architecturaux..... | 43 |

| | | |
|--------------|--|-----------|
| II.3.3 | Variabilité génotypique de la capacité d'extraction de l'eau et d'exploration du sol | 45 |
| II.4 | DISCUSSION | 46 |
| II.4.1 | Importance des effets environnementaux dans la variabilité phénotypique des traits de phénologie et d'architecture..... | 47 |
| II.4.2 | Importance des effets environnementaux dans la variabilité phénotypique des traits racinaires..... | 49 |
| II.4.3 | Variabilité génotypique des traits de phénologie et d'architecture au niveau du pool génétique de Syngenta (panel 2)..... | 50 |
| II.4.4 | Impact de la variabilité de la capacité d'extraction de l'eau sur l'accès aux ressources hydriques de la plante et faisabilité d'un phénotypage à grande échelle | 55 |
| II.4.5 | Variabilité de l'architecture racinaire et représentativité des résultats sous serre du comportement des génotypes au champ | 56 |
| II.5 | CONCLUSION..... | 57 |
| III. | <u>ANALYSE DE SENSIBILITÉ DU RENDEMENT À LA VARIABILITÉ DES CIBLES PHÉNOTYPIQUES POTENTIELLES DE SÉLECTION.....</u> | 59 |
| III.1 | INTRODUCTION..... | 59 |
| III.2 | MATERIELS ET METHODES | 60 |
| III.2.1 | Présentation du modèle..... | 60 |
| III.2.2 | Analyse de sensibilité..... | 66 |
| III.2.3 | Analyse statistique..... | 67 |
| III.3 | RÉSULTATS ET DISCUSSION | 67 |
| III.3.1 | Variabilité du rendement entre les années de simulation | 67 |
| III.3.2 | Impact de la variabilité d'un trait individuel sur le rendement..... | 70 |
| III.3.3 | Impact des interactions entre les traits sur le rendement | 71 |
| III.4 | CONCLUSION..... | 73 |
| IV. | <u>DÉTERMINISME GÉNÉTIQUE DE CIBLES POTENTIELLES DE SÉLECTION CHEZ LE TOURNESOL</u> | 74 |
| IV.1 | INTRODUCTION..... | 74 |
| IV.2 | MATERIELS ET METHODES | 76 |
| IV.2.1 | Matériel végétal et essais..... | 76 |

| | | |
|---|--|-------------------|
| IV.2.2 | Analyses statistiques..... | 76 |
| IV.3 | RÉSULTATS..... | 80 |
| IV.3.1 | Analyse de variance des traits en modèle à effets fixes..... | 80 |
| IV.3.2 | Analyse de la variabilité des traits en modèle mixte : héritabilité des traits..... | 81 |
| IV.3.3 | Aptitudes générales à la combinaison (AGC) des lignées parentales..... | 82 |
| IV.3.4 | Analyse des corrélations entre les traits | 83 |
| IV.3.5 | Hétérosis des traits..... | 84 |
| IV.4 | DISCUSSION | 85 |
| IV.4.1 | Déterminisme génétique des traits..... | 85 |
| IV.4.2 | Stratégie de sélection..... | 87 |
| IV.4.3 | Création de variétés précoces et à forte capacité d'extraction de l'eau..... | 89 |
| IV.4.4 | Corrélations génétiques entre les paramètres pour orienter une sélection indirecte de la productivité : la sélection sur index | 90 |
| IV.5 | CONCLUSION..... | 91 |
| <u>CONCLUSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVE.....</u> | | <u>93</u> |
| <u>RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....</u> | | <u>112</u> |
| <u>ANNEXES.....</u> | | <u>134</u> |

LISTE DES FIGURES

- Figure 1 : Répartition de la production oléagineuse des pays de l'Union européenne entre les différentes cultures en 2010.
- Figure 2 : Évolution de la surface cultivée et du rendement du tournesol en France.
- Figure 3 : Évolution du potentiel de rendement des variétés cultivées entre 1970 et 2000.
- Figure I-1 : Évolution des processus de production de biomasse chez le tournesol au cours de son cycle de développement.
- Figure II-1 : Descriptif des stades phénologiques clés du cycle de développement du tournesol.
- Figure II-2 : Exemple d'un ajustement polynomial de la surface foliaire individuelle des feuilles en fonction de leur rang d'insertion.
- Figure II-3 : Teneur en eau du sol en fonction du nombre de jours écoulés depuis l'arrêt de l'irrigation.
- Figure II-4 : Transpiration normalisée des plantes en fonction de la teneur en eau du sol.
- Figure II-5 : Distribution des variables caractérisées pour les différents panels de géotypes phénotypés
- Figure II-6 : Exemples de distribution le long du profil racinaire de la proportion de biomasse totale de racines et de racines fines de la plante au stade floraison.
- Figure III-1: Diagramme du modèle SUNFLO-CLIMATOR.
- Figure III-2 : Évolution de la surface foliaire de la plante au cours de son cycle de développement.
- Figure III-3 : Surface foliaire maximale en fonction du rang d'insertion des feuilles sur la tige.
- Figure III-4 : Représentation de l'évolution de l'efficacité d'interception en fonction de l'indice foliaire du couvert.
- Figure III-5 : Évolution de l'efficacité biologique potentielle au cours du cycle de développement de la plante.
- Figure III-6 : Part de la biomasse totale allouée au capitule au cours du cycle de développement du tournesol.
- Figure III-7 : Représentation des compartiments du sol et des flux hydriques dans le module de bilan hydrique du modèle SUNFLO-CLIMATOR.
- Figure III-8 : Représentation des réponses du fonctionnement de la plante en fonction de la variation de l'état hydrique du sol.
- Figure III-9 : Représentation de la réponse de la plante à la température au travers du facteur d'incidence de la température FT.
- Figure III-10 : Rendement moyen du géotype de référence en fonction de la pluviométrie totale sur le cycle de développement de la plante.
- Figure III-11 : Évolution du rendement en fonction de la variation des traits étudiés par rapport à leur valeur moyenne observée.

Figure V-1 : Schéma conceptuel de la démarche d'intégration de l'analyse du fonctionnement de la plante dans un programme de sélection.

LISTE DES TABLEAUX

Tableau II-1: Liste des essais. Année, localisation, date d'implantation, panel de géotypes utilisé et variables mesurées.

Tableau II-2 : Liste des 19 lignées parentales élités développées par Syngenta (Panel 1) et identifiants des 90 hybrides issus de leur croisement factoriel (Panel 2).

Tableau II-3 : Liste des 10 lignées parentales publiques et identifiants des 25 hybrides issus de leur croisement factoriel (Panel 3).

Tableau II-4 : Liste des géotypes commerciaux utilisés et leur année d'inscription (Panel 4).

Tableau II-5 : Caractéristiques des conditions de cultures et des conditions climatiques des différents essais.

Tableau II-6 : Caractéristiques des conditions d'expérimentations sous serre.

Tableau II-7 : Coefficients de corrélations entre les variables phénotypiques au sein des 3 panels de géotypes.

Tableau II-8 : Valeur et significativité du test de Fisher obtenues de l'analyse de variances des traits caractérisés pour chaque facteur considéré.

Tableau II-9 : Variables caractéristiques de l'exploration du sol des géotypes commerciaux du panel 4.

Tableau II-10 : Paramètres génotypiques dans le modèle SUNFLO-CLIMATOR.

Tableau III-1 : Variables caractéristiques du milieu du modèle SUNFLO-CLIMATOR.

Tableau III-2 : Paramètres non génotypiques dans le modèle SUNFLO-CLIMATOR.

Tableau III-3 : Modalités de simulation et valeur des facteurs et paramètres génotypiques utilisés.

Tableau III-4 : Caractéristiques du géotype de référence et son rendement moyen.

Tableau III-5 : Rendement moyen ($q\ ha^{-1}$) du géotype de référence dans les conditions pedoclimatiques testées.

Tableau III-6: Récapitulatif de la variabilité des traits phénotypés au niveau des 3 panels de géotypes caractérisés.

Tableau IV-1 : Tableau d'analyse de variance du phénotype.

Tableau IV-2 : Carrés moyens et significativité du test de Fisher obtenue de l'analyse de variance des traits caractérisés pour chaque facteur considéré en effet fixe.

Tableau IV-3 : Modèle de décomposition de la variance et héritabilité pour les traits de phénologie d'architecture et de capacité d'extraction de l'eau.

Tableau IV-4 : Aptitude générale à la combinaison des lignées parentales (AGC) pour les traits de phénologie et d'architecture.

Tableau IV-5 : Aptitude générale à la combinaison des 10 lignées parentales des 25 hybrides.

Tableau IV-6 : Valeurs des coefficients de corrélations entre aptitudes générales à la combinaison (AGC) des lignées parentales sur différents caractères de croissance chez le tournesol.

Tableau IV-7 : Hétérosis et valeurs moyennes des hybrides (panel 2) et des lignées parentales (panel 1) pour la date de floraison et les traits d'architecture.

Tableau IV-8 : Récapitulatif de l'analyse génétique des cibles potentielles de sélection.

LISTE D'ABRÉVIATIONS

AGC : aptitude générale à la combinaison

ASC : aptitude spécifique à la combinaison

BLUPs : Best linear unbiased predictors

CV : coefficient de variation

F1: floraison

F1M3 : phase reproductive post floraison

FTSW : fraction of transpirable soil water

h^2 : hérabilité au sens strict

H^2 : hérabilité au sens large

JAS : jours après semis

LAI : leaf area index

M3 : maturité physiologique

NTR : normalised transpiration per leaf area

PAR : photosynthetic active radiation

QTLs : Quantitative trait loci

Rdt : rendement

REML : restricted maximum likelihood method

T : température

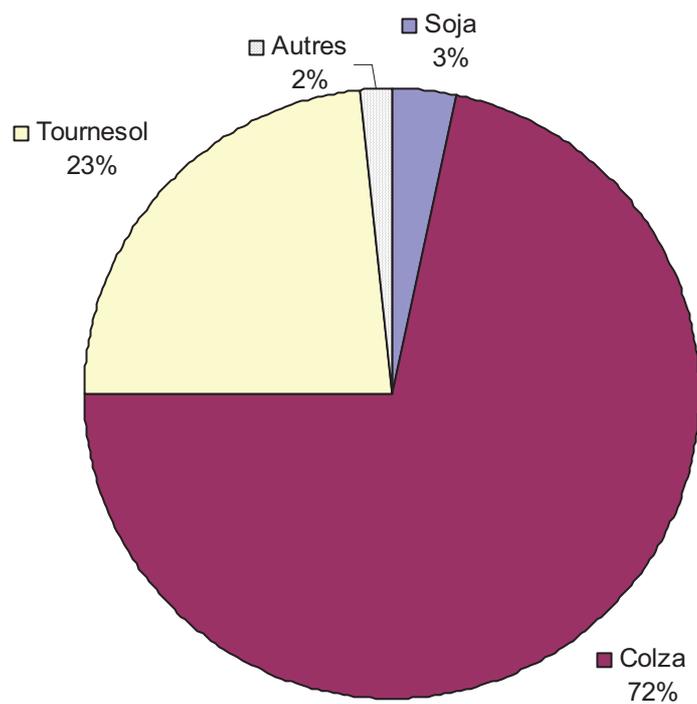
$T_{e_{min}}$: teneur en eau minimale d'extraction de l'eau

Tr : Transpiration

VPD : vapor pressure deficit

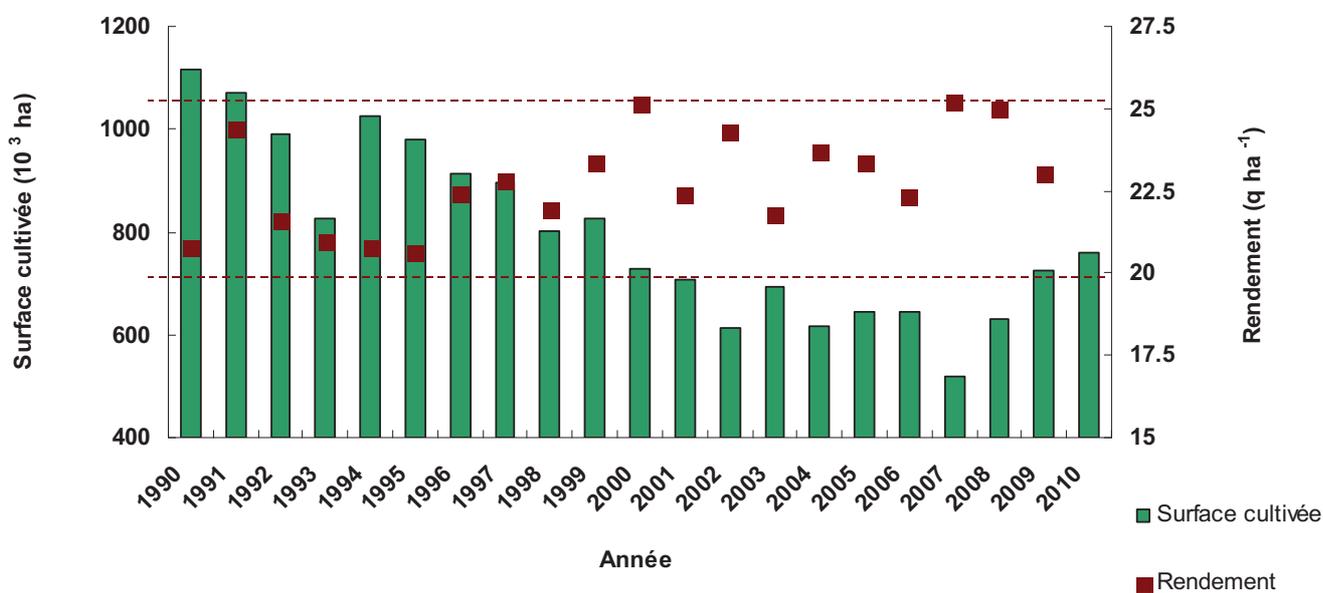
Z : profondeur d'enracinement efficace

Introduction générale



(d'après USDA-FAS, 2010)

Figure 1 : Répartition de la production oléagineuse des pays de l'Union européenne entre les différentes cultures en 2010.



(d'après Agreste, 2010)

Figure 2 : Évolution de la surface cultivée et du rendement du tournesol en France.

La surface indiquée est la surface totale emblavée de l'année en France. Le rendement indiqué correspond à un rendement moyen sur l'année de production considérée.

INTRODUCTION GÉNÉRALE

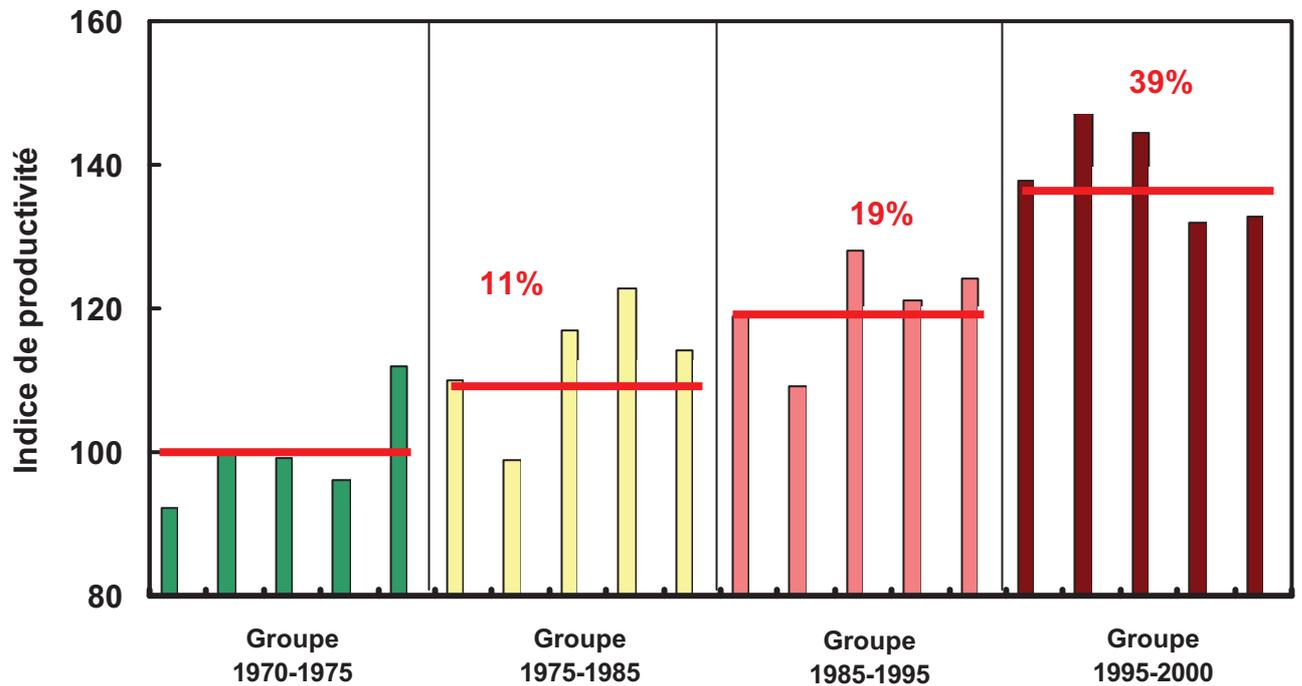
Depuis trente ans, la production mondiale de graines oléagineuses n'a cessé de progresser régulièrement pour atteindre environ 442 Mt actuellement (USDA-FAS, 2010). La culture de tournesol constitue la deuxième culture oléagineuse des pays de l'Union européenne, derrière le colza (Figure 1). Depuis le début des années 2000, les surfaces de tournesol ont doublé avec une production totale d'environ 7 millions de tonnes (USDA-FAS, 2010). La France est le cinquième producteur mondial avec 1,7 Mt en 2010 (Agreste, 2010). Sa surface emblavée en tournesol a augmenté de 15 % au cours des 5 dernières années (Agreste, 2010). Les principales zones de productions françaises sont le Sud-Ouest, le Poitou-Charentes, la région Rhône-Alpes, le Centre et la Bourgogne (CETIOM, 2010). Ces dernières années, les débouchés de la culture de tournesol se sont diversifiés dans l'alimentaire et l'industrie. Le développement des huiles de tournesol à haute ou très haute teneur oléique constitue une innovation prometteuse aussi bien pour une utilisation en alimentation ou industrielle. À l'horizon 2020, une hausse de 30 % du besoin mondial en huile végétale est prévue (OECD-FAO, 2009). La politique d'incorporation de 5 % de biocarburants dans les sources d'énergie fossiles encourage la production de biodiesel et tend à augmenter aussi l'intérêt pour cette culture. Le débouché non alimentaire du colza et du tournesol représentait 21 % des surfaces emblavées en 2005. Ces nouveaux débouchés et perspectives de marché ont tiré les prix du grain et de l'huile de tournesol à la hausse en 2007. La production mondiale est en hausse de 10 % actuellement et le cours du grain et de l'huile de tournesol a triplé depuis le début des années 2000 (USDA-FAS, 2010).

Cependant, en Europe de l'Ouest, la production de graines de tournesol a connu une baisse conséquente entre 1990 et 2008. En effet, les surfaces cultivées en tournesol n'ont cessé de régresser au profit du colza et du maïs. Parallèlement, depuis la réforme de la politique agricole commune (PAC) en 1992, les agriculteurs se sont peu à peu désintéressés de cette culture. En France, par exemple, les terres choisies pour cultiver le tournesol se sont déplacées vers des zones à moindre potentiel agronomique et les pratiques culturales sont devenues de plus en plus extensives. En 2009, seuls 7 % des surfaces cultivées en tournesol étaient irriguées et 80 % d'entre elles ont connu une réduction significative des traitements phytosanitaires (CETIOM, 2010). Le tournesol est devenu une culture à « très bas intrants » pour la valorisation des parcelles les plus marginales, à faible réserve en eau. Ces changements de pratiques culturales ont conduit à l'apparition de contraintes hydriques importantes, notamment en fin de cycle, limitant le rendement en graines. Dans ces conditions de désinvestissement technique, le tournesol ne peut pas exprimer tout son potentiel génétique. Cela se traduit par une stagnation des rendements depuis les années 1980 en Europe de l'Ouest autour de 22 à 25 q ha⁻¹.

Actuellement, la tendance n'est pas à augmenter les intrants, mais plutôt à les diminuer pour toutes les cultures, que ce soit pour l'eau (Irri-Mieux), la fertilisation (Fertimieux) ou les produits phytosanitaires (Ecophyto2018). La stratégie « bas intrants » a de fortes chances de rester la règle. Dans ce contexte, la « variété » apparaît comme le facteur le plus facilement contrôlable par l'exploitant et le progrès génétique comme un moyen important d'améliorer l'efficacité d'utilisation des ressources. La production de variétés « adaptées » à un contexte de production « bas intrants » avec des contraintes abiotiques, telles que le déficit hydrique, devient donc un levier important pour espérer augmenter le rendement et redynamiser cette culture. Améliorer la capacité du tournesol à s'adapter à ses nouvelles conditions culturales est donc un axe de recherche et de développement essentiel pour la revalorisation de la culture.

Depuis les années 2000, l'ensemble de la filière tournesol a fait le constat qu'un travail de création variétale spécifique était nécessaire pour développer des variétés avec un meilleur potentiel de rendement en conditions de « bas intrants ». En effet, il existe actuellement des écarts importants entre les rendements observés dans les réseaux d'essais variétaux et les rendements réels chez les exploitants. Au sein des grandes cultures, l'importance de ces écarts semble spécifique au tournesol. La stagnation des rendements du tournesol a conduit à l'apparition de différentiels de rendement défavorables avec d'autres cultures oléagineuses, comme le colza, ou avec les principales cultures, comme le maïs et le blé (Oleosem, 2007). Cette situation fragilise la place du tournesol dans les exploitations. Paradoxalement, le potentiel de rendement a été considérablement amélioré entre 1970 et 2000 (Vear *et al.* 2003). Par rapport à la génération de variétés des années 70, le rendement des variétés inscrites entre 1995 et 2000 montre un potentiel de rendement amélioré de 39 % (Figure 3). Le rendement potentiel peut actuellement atteindre 60 q ha⁻¹. Par ailleurs, des avancées sensibles ont aussi été faites au niveau de la résistance aux maladies. L'expression de ce progrès génétique reste en apparence limitée en parcelle agricole. En effet, il faut relativiser la stagnation observée des rendements. Si les agriculteurs n'avaient eu à leur disposition que les variétés des années 70 et 80, les changements de pratiques culturales auraient conduit inéluctablement à une nette diminution des rendements. Les progrès génétiques faits au cours des années 90 et 2000 ont donc permis le maintien des rendements. Cela signifie que si les rendements n'ont pas augmenté, l'efficacité de l'utilisation des ressources disponibles pour la culture a, quant à elle, été améliorée grâce au progrès génétique. Les agriculteurs ont donc « consommé » le progrès génétique pour pouvoir mener une extensification de la culture de tournesol sans perte de rendement.

Afin de créer le cadre scientifique et technique favorable à l'émergence d'une nouvelle dynamique dans l'amélioration variétale pour les situations « bas intrants », un partenariat a été mis en place, en 2001, par l'interprofession entre les sociétés semencières, la recherche publique et les organismes de développement.



(d'après, Vear *et al.*, 2003)

Figure 3 : Évolution du potentiel de rendement des variétés cultivées entre 1970 et 2000.

L'évolution représentée correspond à celle observée pour les groupes de génotypes les plus cultivés dans chaque période indiquée. Le potentiel de rendement des variétés est exprimé en indice de productivité qui correspond au rendement relativement à celui des génotypes cultivés entre 1970 et 1975 pris comme référence. Les traits rouges correspondent à la valeur moyenne de l'indice de productivité du groupe de génotypes inscrits dans chaque période (d'après Vear *et al.*, 2003).

Ce partenariat s'est structuré autour d'un projet scientifique et de recherche et développement (R&D) appelé « Promosol-Productivité du Tournesol ». À l'origine de cette initiative, il y a eu le constat, commun à toutes les parties impliquées, que les objectifs de la sélection du tournesol fixés dans les années 70 ne correspondaient plus aux besoins du marché de l'Europe de l'Ouest. Il s'agissait alors de produire des variétés à très haut potentiel de rendement. Ce potentiel ne s'exprimerait que dans des conditions de fort contrôle du milieu avec une fertilisation couvrant tous les besoins de la culture, une irrigation importante pendant le développement reproducteur et une couverture phytosanitaire intégrale. Dans ce contexte, l'idéotype visé était une plante avec un cycle long, un développement végétatif important et une conductance de couvert élevée et peu affectée par un déficit hydrique pour maximiser les échanges gazeux. Les variétés comme Relax, Euroflor répondaient à ces objectifs (Vear, 1992). Il s'agissait globalement de maximiser la photosynthèse cumulée à l'échelle du cycle en durée, intensité et surface. Avec de tels idéotypes, les exploitants avaient deux écueils à éviter pour atteindre des rendements égaux ou supérieurs à 40 q ha⁻¹. Le premier était la maîtrise du développement végétatif pour éviter la verse et une compétition trophique trop importante entre la partie végétative et reproductrice. Cette compétition conduisait à un nombre de grains par capitule, et donc par m², trop faible pour pouvoir utiliser efficacement les photosynthétats produits et atteindre les objectifs de rendement. Face à ce problème, les exploitants ont pris l'habitude de faire subir un déficit hydrique modéré pendant la phase végétative jusqu'à la floraison pour limiter le développement végétatif. Les exploitants ont progressivement allongé cette période de déficit hydrique, notamment à cause de la concurrence pour l'irrigation avec d'autres cultures de l'assolement comme le maïs. La forte capacité d'extraction de l'eau du sol du tournesol a fait que cette pratique de réduction du nombre d'irrigations ne s'est pas traduite par des chutes catastrophiques de rendement. Les exploitants ont donc pris peu à peu l'habitude de ne plus irriguer le tournesol pour des raisons économiques ou techniques lorsque ces irrigations paraissaient plus bénéfiques pour d'autres cultures.

Le second écueil était la sensibilité aux maladies fongiques de ces couverts végétaux très développés avec des indices foliaires supérieurs à 4 (Debaeke et Raffiliac, 1996 ; Debaeke et Estragnat, 2003). L'augmentation des surfaces de tournesol n'a réellement été significative qu'à partir du début des années 80. Jusqu'à cette période, la culture du tournesol était relativement préservée de la pression parasitaire et, notamment des maladies fongiques. Avec l'augmentation des surfaces et l'apparition de la monoculture de tournesol dans l'Ouest et le Sud-Ouest, les maladies fongiques se sont rapidement développées. Les sélectionneurs se sont alors focalisés sur la recherche de résistance à ces maladies, notamment le mildiou, le phomopsis et le sclérotinia. Ces travaux ont mobilisé la majeure partie des capacités d'innovation des sociétés semencières. Les travaux sur la productivité sont passés au second plan du milieu des années 80 jusqu'à la fin des années 90, en même temps que les pratiques culturales des exploitants changeaient.

L'objectif du projet « Promosol-Productivité du Tournesol » était donc d'identifier des idéotypes et des cibles de sélection pour permettre de produire une génération de variétés adaptées aux nouvelles conditions de culture du tournesol. Le postulat a été de combiner des compétences en bioclimatologie, écophysiologie, modélisation des cultures et génétique pour proposer une nouvelle stratégie de sélection. Ce projet avait donc pour objectif de développer une approche analytique de l'élaboration du rendement au travers de l'explicitation des interactions génotype – environnement. La phase de diagnostic écophysiologique du projet a permis d'identifier les principales cibles phénotypiques à l'origine de la variabilité génotypique du rendement chez le tournesol et d'évaluer leur poids sur la variabilité du rendement (Debaeke *et al.*, 2004 ; Lecoeur *et al.*, 2008). Ces cibles comprenant la phénologie, l'architecture (interception du rayonnement), l'activité photosynthétique, le maintien de la surface foliaire au cours du cycle, et l'allocation de la biomasse au sein du capitule, ont été intégrées dans un modèle biophysique SUNFLO (Lecoeur *et al.*, 2011 ; Casadebaig *et al.*, 2011). Ce modèle a été construit dans le but de décrire l'élaboration du rendement à travers différentes variables écophysiologiques et en prenant en compte les différences génotypiques au travers d'un jeu de paramètres génotypiques. SUNFLO constitue actuellement la plate-forme commune des activités de recherche en France autour de la compréhension des interactions génotype x environnement et conduite culturale chez le tournesol (Debaeke *et al.*, 2008 ; Casadebaig, 2008 ; Collectif d'auteurs, 2010 : projet ANR-CLIMATOR 2007-2010).

Dans la continuité de ces travaux, la société Syngenta Seeds SAS et une équipe d'écophysiologistes et de modélisateurs (enseignants-chercheurs de Montpellier SupAgro et chercheurs de l'INRA) ont signé un projet de collaboration afin d'améliorer la compréhension de la variabilité phénotypique du potentiel de productivité du tournesol pour des situations environnementales contraignantes, incluant des périodes de déficit hydrique et de stress thermique haute température. Cette approche s'appuie sur le cadre d'analyse d'élaboration du rendement proposé par Monteith (1977) et l'utilisation du modèle biophysique SUNFLO. Il s'agit de travailler sur de nouvelles cibles phénotypiques et d'évaluer l'amélioration permise par plusieurs modifications phénotypiques au travers de la modélisation intégrative de la plante. L'objectif à plus long terme est d'introduire ces nouvelles cibles phénotypiques comme nouveaux critères dans les programmes de sélection phénotypique récurrente, en complément des caractères agronomiques classiques. Des travaux de recherche de marqueurs moléculaires doivent ensuite être conduits sur ces nouvelles cibles phénotypiques. Cela afin de permettre le choix des lignées parentales pour les futurs croisements, le suivi d'un caractère important dans la population de lignées ou la conversion de lignées pour certains caractères avant les premiers croisements.

Ce travail de thèse s'inscrit dans ce projet. L'objectif est de montrer comment l'intégration des

connaissances écophysiologiques de la modélisation biophysique peut donner une nouvelle orientation à l'amélioration variétale. Ce travail n'est pas indépendant des actions conduites avant son démarrage et ses sorties doivent supporter les actions à suivre. En cela, il diffère un peu des travaux académiques dans la mesure où ses orientations devaient combiner questionnements scientifiques et stratégie d'entreprise. Ce travail débute à la fin d'une phase d'identification de cibles phénotypiques potentielles, de construction et de test d'un modèle biophysique SUNFLO. Ce modèle doit permettre l'intégration de ces cibles phénotypiques pour en analyser leur impact sur la variabilité du rendement de variétés existantes et leur impact potentiel sur celui de nouvelles variétés. À ce stade du projet, les attentes de l'équipe de sélection Tournesol de Syngenta concernaient plusieurs points : i) élargir la précocité des géotypes issus de leur programme de sélection ii) améliorer leur capacité de production par une amélioration de l'efficacité d'interception post-floraison et iii) améliorer leur prélèvement des ressources hydriques du sol. Jusqu'au début de ce travail, les travaux étaient conduits sur un panel de géotypes « historiques » constitué des meilleures variétés des 30 dernières années. Ce panel n'était évidemment pas structuré génétiquement et provenait de la recherche publique pour les plus anciens et des principaux groupes semenciers pour les plus récents. Un des objectifs de ce travail était d'améliorer la caractérisation des lignées élites de Syngenta et de pouvoir évaluer le déterminisme génétique de certains traits identifiés lors de la première phase du projet. Nous avons donc choisi de caractériser un plan factoriel avec 9 lignées femelles et 10 lignées mâles. Ces lignées sont représentatives du programme de création variétale de la société Syngenta. La plupart de leurs variétés commerciales actuelles sont issues de croisement entre ces lignées parentales.

Ce document est donc articulé autour de quatre chapitres.

Le chapitre I présente la problématique de l'étude et les éléments (notamment le fonctionnement écophysiologique d'un couvert de tournesol) sur lesquels s'appuie la démarche.

Le chapitre II concerne l'évaluation de la variabilité phénotypique des traits caractéristiques de la phénologie, de l'architecture et de l'accès aux ressources hydriques chez le pool génétique de Syngenta. Une analyse de la corrélation phénotypique des traits de phénologie avec les traits d'acquisition des ressources pour la production est réalisée. Cette analyse est essentiellement basée sur la relation entre la précocité et la variabilité de la disponibilité des ressources de production : rayonnement et eau.

Le chapitre III concerne l'évaluation de l'impact de la variabilité observée de la phénologie, de l'architecture foliaire et de l'accès aux ressources hydriques sur le rendement. Une analyse de

sensibilité du rendement à la variabilité des traits mesurés avec le modèle biophysique SUNFLO est présentée. La pertinence de la représentation du génotype dans le modèle est également analysée afin d'identifier des voies potentielles d'amélioration de la productivité.

Enfin, le chapitre IV traite du déterminisme génétique des traits étudiés. La possibilité de mener un travail de sélection sur ces cibles est discutée dans le cadre d'une sélection phénotypique récurrente. Une comparaison du contrôle génétique pour la phénologie entre deux populations d'hybrides de pression de sélection différente est utilisée pour confirmer si l'effet parental observé est lié à l'espèce ou à la population.

Une conclusion générale synthétise les résultats obtenus sous forme d'une proposition d'approche générique d'identification de nouveaux traits pour la sélection phénotypique récurrente. Des perspectives d'application et d'investigation sont aussi proposées, notamment avec l'intégration du marquage moléculaire et pour la sélection assistée par marqueurs.

Chapitre 1 : Problématique et démarche de l'étude

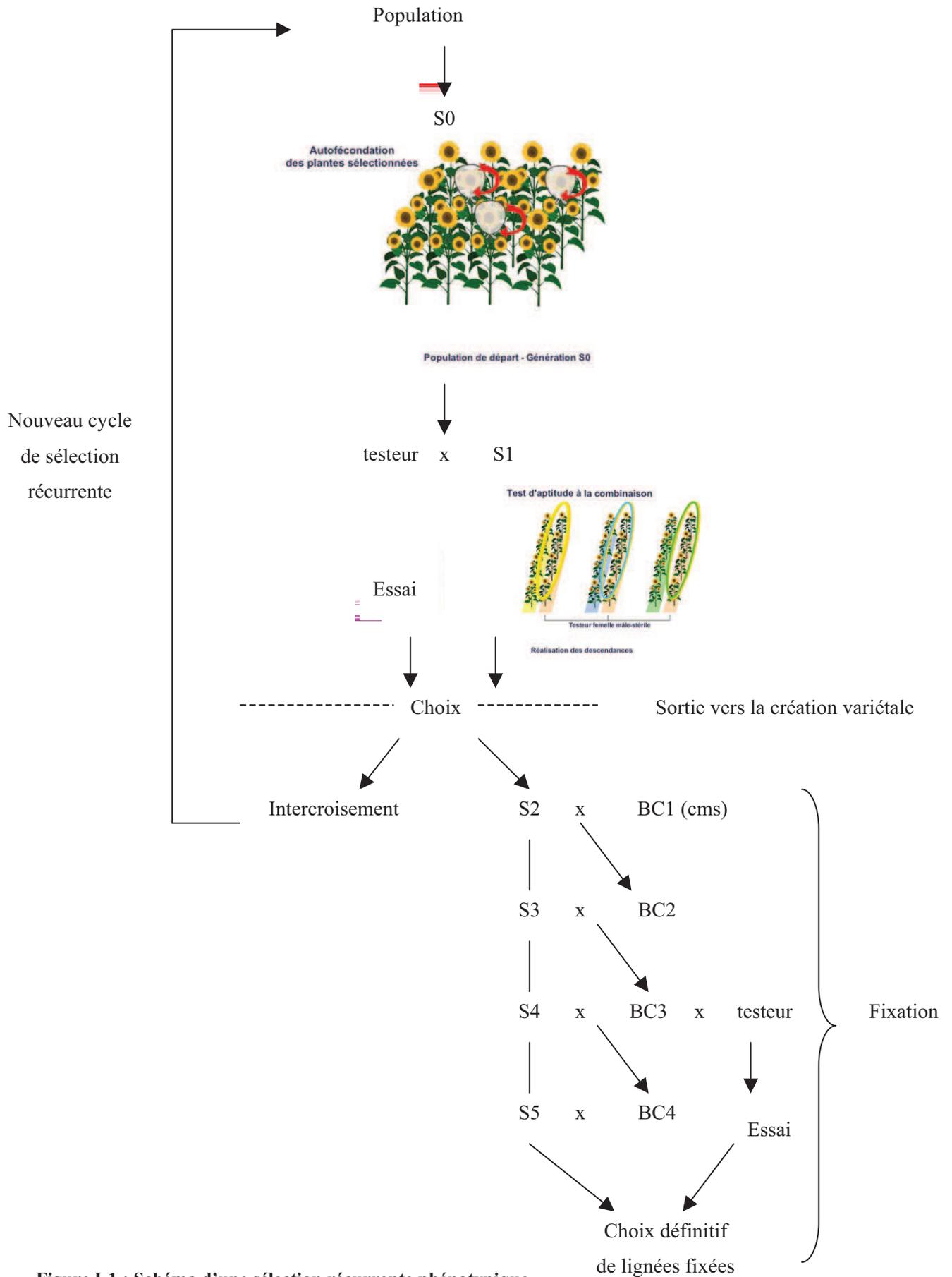


Figure I-1 : Schéma d'une sélection récurrente phénotypique

BC ; back cross ; cms ; cytoplasme mâle stérile

(d'après Vear,1992 ; Gnis, 2011)

I. PROBLÉMATIQUE ET DÉMARCHE DE L'ÉTUDE

I.1 Besoin d'identifier de nouveaux traits de sélection chez le tournesol

I.1.1 Stratégie de sélection et schéma de la création variétale

La sélection est définie comme l'ensemble des techniques ayant pour but d'obtenir des végétaux génétiquement mieux adaptés ou plus performants pour un ou plusieurs objectifs utilitaires (Gallais, 1992).

Le tournesol (*Helianthus annuus* L.) est une plante allogame qui possède les organes mâles et femelles sur la même fleur. L'utilisation de la stérilité mâle nucléo-cytoplasmique (Leclercq, 1969) permet de contrôler la fécondation croisée entre lignées mâle et femelle et la création de variété hybrides afin de tirer parti de l'hétérosis. La sélection basée sur l'évaluation de la valeur phénotypique des lignées et des hybrides reste la principale source de progrès génétique. La vigueur, la stabilité du rendement, la résistance aux maladies fongiques sont les principaux critères de sélection. La principale approche pour l'amélioration génétique reste la sélection phénotypique récurrente. Cette stratégie consiste en une sélection de génotypes phénotypiquement supérieurs au sein d'une population de départ. Elle s'appuie sur l'équation du sélectionneur qui s'écrit habituellement comme suit (Lush, 1937) :

$$R = h^2 S$$

Avec R, réponse à la sélection définie comme la différence entre la moyenne des descendants et celle des parents ; h^2 , hérabilité ; S, écart sélectif ou différentielle de sélection.

Cette équation peut se comparer au « théorème fondamental de la sélection naturelle » de Fisher (1930), et l'équation proposée pourrait être considérée comme le « théorème fondamental de la sélection artificielle ».

La population issue d'un ou plusieurs croisements initiaux montre une gamme de variabilité phénotypique pour les critères de sélection. Une succession de recombinaisons entre ces génotypes et/ou avec des génotypes plus performants pour des critères complémentaires (résistance à des maladies, critères de qualité...) conduit à la production de lignées élites (Figure I-1).

La sélection assistée par marqueurs moléculaires (SAM) peut être utilisée en présélection des parents pour la création de la population de départ. La sélection assistée par marqueurs moléculaires consiste en l'utilisation de marqueurs pour déterminer la valeur génétique des individus à sélectionner et pour orienter les rétro-croisements. L'utilisation de la SAM permet au sélectionneur d'être plus efficace en raccourcissant la durée du cycle de sélection par la possibilité d'identifier les individus les plus

performants à un stade précoce du développement des plantes. Elle permet aussi d'alléger les travaux de phénotypage. Ce dernier point est important, car le phénotypage est souvent une phase longue et coûteuse. Il est même parfois techniquement impossible en dehors de dispositifs expérimentaux fortement instrumentés. Ce type de limitations a été rencontré même pour des caractères simples comme l'expansion foliaire et la durée de la phase d'élongation de la soie en conditions hydriques limitantes chez le maïs (Reymond *et al.*, 2003 ; Chenu *et al.*, 2009). La SAM permet également la conservation et la mise à disposition des ressources génétiques dans le processus de sélection des lignées. Mais son utilisation ne se limite pas à la sélection d'individus, elle peut aussi être utilisée pour créer de nouveaux génotypes en permettant l'accumulation d'allèles favorables au sein d'un même individu.

Dans ce schéma, le développement des lignées candidates au croisement pour la production des hybrides repose sur des évaluations phénotypiques de leur aptitude générale à la combinaison (AGC). Cette sélection considère l'expression du caractère au travers d'une valeur phénotypique (P) mesurable. Pour une population d'individus, P peut être décomposée en une valeur moyenne de la population (μ) ou espérance phénotypique, d'un effet de la valeur génétique (G) induite par la composition allélique de l'individu et d'un effet de la valeur environnementale (E) induite par les facteurs biophysiques. L'interaction G*E est également prise en compte dans la détermination de P ainsi qu'un effet résiduel ε . Cette décomposition de P s'écrit généralement comme suit :

$$P = \mu + G + E + G*E + \varepsilon$$

Faire varier G dans le sens d'une amélioration de P reste l'objectif du sélectionneur. Il travaille au travers des aptitudes générales à la combinaison des lignées. L'efficacité de l'amélioration variétale repose donc sur l'importance de G dans la détermination de P et la capacité à faire varier G rapidement. Cette stratégie a permis des avancées importantes chez le tournesol pour la phénologie, l'amélioration de la teneur et de la qualité en huile, la résistance aux maladies fongiques (Vear *et al.*, 2003). Les variétés commerciales de Syngenta les plus performantes comme NKMelody sont issues de cette stratégie. Toutefois, l'amélioration de la performance des variétés en situation de contraintes abiotiques notamment de déficit hydrique demeure un défi au sein du programme de sélection du tournesol chez Syngenta.

I.1.2 Problématique des interactions G*E dans la sélection basée sur la valeur phénotypique des individus

La nature et l'intensité des contraintes environnementales subies par la plante dépendent de l'évolution de l'environnement physique aux bornes de celle-ci. Les variations de l'environnement physique de la plante dépendent du bilan d'énergie de ses composantes. Ce bilan d'énergie va déterminer les flux d'énergie ou de matière entre la plante et son environnement immédiat. Les variables qui influent ce

bilan d'énergie sont la température, le rayonnement de courtes et grandes longueurs d'onde, le déficit de pression de vapeur, le vent et la teneur en eau du sol. Ce système biophysique est en constante évolution sur des pas de temps très courts de l'ordre de la seconde. Bien que subissant son environnement physique, la plante n'est pas totalement passive dans ce système, notamment au travers de ses régulations biologiques, comme, par exemple, le contrôle partiel de ses flux d'eau avec la régulation stomatique. Le nombre de combinaisons possible entre l'état des variables du milieu et l'état structural et fonctionnel de la plante est infini. Au même titre que G est une simplification très importante d'un système d'information basé sur plusieurs dizaines de milliers de gènes, E est également une simplification d'un environnement éminemment variable qu'il est difficile d'appréhender au travers d'un effet et de son interaction avec G dans un modèle linéaire.

Ces interactions complexifient l'approche basée sur l'évaluation de la valeur phénotypique P. Cela est d'autant plus vrai que P dépend d'un grand nombre de processus et sur des pas de temps longs de plusieurs semaines à plusieurs mois. On peut alors parler de caractères intégratifs. La cible des sélectionneurs qui est souvent le rendement fait partie de ces traits intégratifs. L'interaction (G*E) de la composante génétique G d'un caractère avec son environnement E constitue une composante non négligeable de la valeur phénotypique P (Cooper et Hammer 1996). Cette interaction G*E brouille l'association que l'on peut faire entre P et G (Kempton et Fox, 1997).

Le contexte cultural actuel du tournesol présente des conditions environnementales bien contrastées. Dans les zones de culture de l'Europe de l'Ouest, le programme tournesol de Syngenta définissent trois environnements cibles pour leurs travaux de sélection : une zone de fort stress de hautes températures, une zone de fort déficit hydrique et une zone de stress thermique et de déficit hydrique modéré (O.Cottet, comm. pers). L'identification et la valorisation d'adaptations spécifiques des génotypes pour chacune des zones permettraient d'améliorer l'efficacité de la sélection et d'augmenter le progrès génétique attendu globalement et pour chaque environnement cible. Le mode de construction des réseaux d'évaluation des lignées (sur testeurs) ou des hybrides a fortement privilégié les conditions peu contraignantes. En cela, les sociétés semencières s'alignent sur les pratiques, en France, du CTPS¹ dans l'évaluation VAT² des variétés en cours d'inscription. À cela s'ajoute une pratique, dans la certification de ces essais, qui consiste à éliminer de l'estimation de la VAT les essais dépassant une valeur seuil de coefficient de variation (CV) pour les rendements. Cela permet d'augmenter la puissance statistique du dispositif expérimental. Ainsi, les essais lors des 2 années de VAT permettent de distinguer des variétés dont les rendements diffèrent pour 1 % avec des valeurs critiques inférieures à 0.001.

¹ CTPS : Comité technique permanent de la sélection

² VAT : Valeur Agronomique et Technologique

Cette stratégie a toujours permis d'avoir des génotypes plus performants pour le rendement ou des caractères plus qualitatifs comme la teneur en huile ou la résistance à la verse. Toutefois, ce progrès se fait en occultant en grande partie les interactions G*E, notamment pour un environnement cible. En ne considérant que l'adaptation générale, c'est-à-dire la stabilité de la performance des génotypes à une gamme donnée de conditions environnementales, l'évaluation du progrès génétique est incomplète.

De nouveaux traits et une nouvelle approche d'évaluation des performances des génotypes sont donc nécessaires pour utiliser l'adaptation spécifique du génotype dans l'amélioration de sa productivité aux contraintes abiotiques et, notamment au déficit hydrique. Ces nouveaux traits doivent être déterminants de la productivité dans ces conditions et permettre de prendre en compte les interactions G*E. Ces nouveaux traits doivent répondre à un certain nombre de critères pour pouvoir être intégrés efficacement dans la sélection phénotypique récurrente. Ils devraient ainsi répondre aux critères de variabilité phénotypique, d'impact sur la productivité et d'héritabilité.

I.2 Fonctionnement écophysiological d'un couvert de tournesol en conditions de déficit hydrique

Les analyses écophysiological amènent à décomposer le système plante en différents processus clés relatifs à la production d'organe (organogenèse), à leur différenciation et expansion (morphogenèse), à la production de biomasse et sa répartition entre les organes. Il est possible d'établir des relations quantitatives robustes et stables entre un processus de la plante (ex. : organogenèse) et une variable environnementale (ex. : état hydrique du sol) (e.g. Lecoeur et Guilioni, 1998). La plante peut donc être décomposée en une somme de fonctions en interaction avec l'environnement (des modèles écophysiological). On obtient une décomposition matricielle de la plasticité phénotypique avec comme dimensions de cette matrice les fonctions, les variables environnementales et, enfin, les génotypes. Il est ensuite possible d'identifier les combinaisons fonction x variable environnementale qui affectent significativement la performance du génotype. On peut considérer alors qu'un trait d'adaptation spécifique d'un génotype à une contrainte a été ciblé. Dans cette partie nous allons présenter un état de l'art des connaissances écophysiological chez le tournesol. Cette synthèse nous permettra de définir comment les interactions G*E interviennent dans le fonctionnement de la plante et d'insérer notre démarche dans un schéma de sélection.

1.2.1 Cadres d'analyse existants de la productivité

Chez le tournesol, la productivité peut être appréhendée par des approches complémentaires en terme de composantes de rendement et/ou de processus de production de la biomasse.

Le rendement huilier peut être analysé comme le produit du nombre de grains, du poids d'un grain et de la teneur en huile de la graine.

$$\text{Rendement} = Nbgr \cdot PG \cdot dens \cdot TH$$

Avec *Nbgr*, nombre de graines par plante ; *PG*, poids d'une graine (g) ; *dens*, densité de la plantation (Nombre de plantes par m²) ; *TH*, teneur en huile

Les valeurs atteintes par les composantes du rendement résultent du fonctionnement de la plante tout au long du cycle, mais principalement après la floraison. Le temps n'apparaît pas explicitement dans cette équation. Cette décomposition du rendement ne permet donc pas de comprendre comment s'élaborent, pour employer la terminologie des agronomes, les différentes composantes en fonction des conditions environnementales fluctuantes (Pereira *et al.*, 1999a, de la Vega *et al.*, 2002).

En ce qui concerne le déficit hydrique, statistiquement, la période de sensibilité maximale du rendement va de l'initiation florale jusqu'au début du remplissage des graines (Hall *et al.*, 1985 ; Cantagallo *et al.*, 1997). Cela correspond à la période d'élaboration du nombre de grains. Le nombre de grains est une constante des principales cultures (riz, maïs, blé...) avec lequel les variations de rendement sont fortement corrélées. Il apparaît donc comme la variable clé dans l'élaboration du rendement. Cette variable est elle-même fortement corrélée à la production de biomasse pendant la même période ou pendant la période plus restreinte entre la floraison et le début du remplissage des grains (e.g. Lecoeur et Ney, 2003). On fait ainsi le lien avec les fonctions « élémentaires de la plante » que sont l'interception du rayonnement et la photosynthèse à la base de la production de biomasse. Le poids des graines varie, lui aussi, avec le rayonnement intercepté par la plante durant la phase reproductive (Dosio *et al.*, 2000 ; Ruiz et Maddoni, 2006).

En ne considérant que la ressource hydrique, il a été proposé que la production de la biomasse soit exprimée comme le produit d'une quantité d'eau prélevée par la plante et de l'efficacité d'utilisation de cette eau (Passioura, 1996).

$$Rdt = \int_{\text{levée}}^{\text{récolte}} WU \cdot WUE \, dt$$

Avec *Rdt*, rendement en biomasse (g m²) ; *WU*, quantité d'eau consommée par la plante ; *WUE*, efficacité de transformation de l'eau évapotranspirée en biomasse.

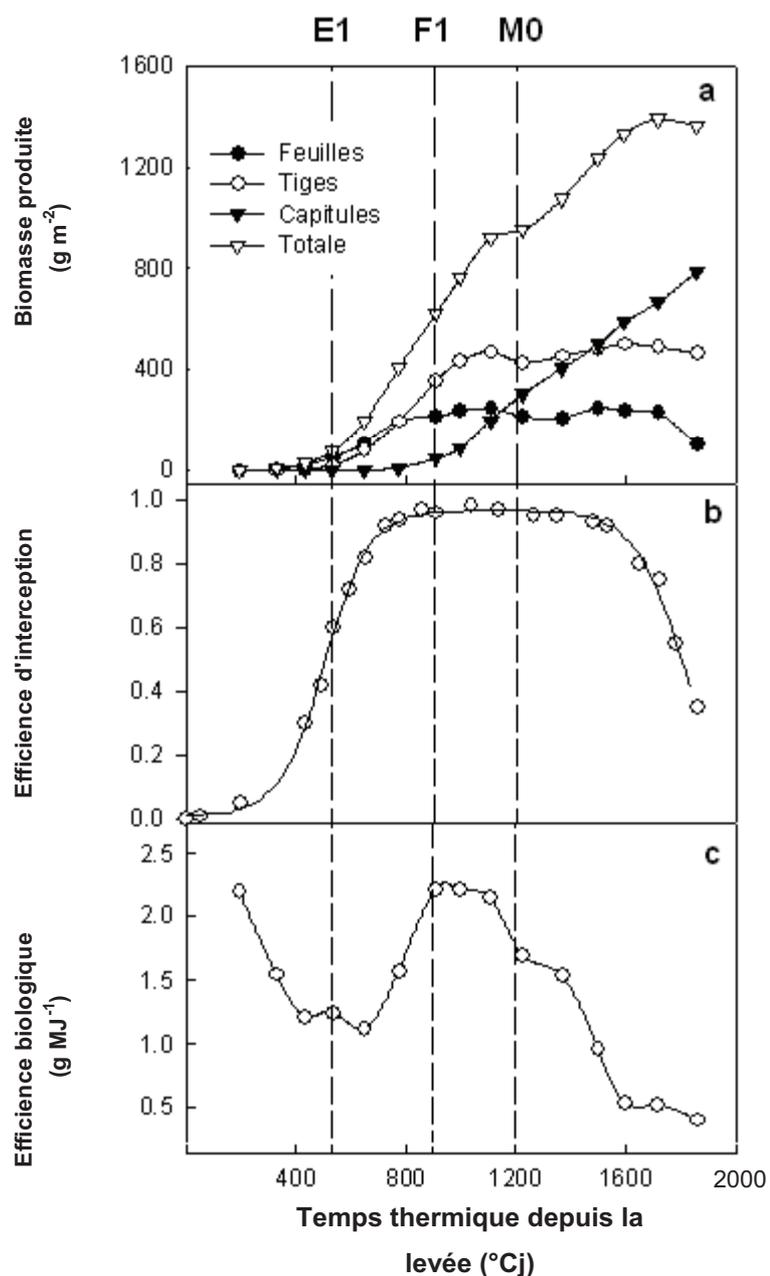


Figure I-2 : Évolution des processus de production de biomasse chez le tournesol au cours de son cycle de développement.

a, Évolution de la biomasse au niveau de chaque organe de la plante. b, Évolution de l'efficacité d'interception de la plante. c, Évolution de l'efficacité biologique calculée comme la biomasse aérienne produite rapportée par unité de rayonnement photosynthétiquement actif intercepté par la plante. Des stades clés repères de différentes phases du développement de la plante sont représentés. E1, stade bouton étoilé ; F1, stade de la floraison ; M0, stade de début de remplissage des graines (CETIOM, 2004).

Le rendement est alors proportionnel à la quantité d'eau disponible pour la plante et la capacité de la plante à maintenir ses échanges gazeux et un bon état physiologique de ses tissus en terme de teneur en eau et de température. La transpiration a pour rôle suivant ce formalisme à maintenir les stomates ouverts pour permettre l'entrée du CO₂ dans la chambre sous-stomatique.

Le maintien d'une teneur en eau élevée permet d'avoir une résistance mésophyllienne faible pour le transport du CO₂ entre la chambre sous-stomatique et les sites de carboxylation dans le mésophylle. La transpiration permet également une bonne activité photosynthétique grâce au refroidissement de la feuille permis par l'énergie éliminée avec la vaporisation de l'eau (terme λE du bilan d'énergie). Cela permet de maintenir les structures dans une gamme de température favorable à la photosynthèse. L'ensemble de ces processus peut être résumé statistiquement avec une relation linéaire entre le rendement et l'eau consommée chez le tournesol (Merrien *et al.*, 1981). Cependant, cette représentation ne peut permettre de distinguer l'eau consommée par la plante à une période donnée de son cycle. Ceci limite l'interprétation relative des réponses des plantes aux conditions limitantes, en plus des instabilités des interactions entre sites et années (e.g. Watson, 1947 ; Mercau *et al.*, 2001 ; Chapman *et al.*, 2002 ; Angadi et Entz, 2002 ; Asseng et Turner, 2007)

Une autre approche d'analyse de la productivité de la plante est l'approche énergétique de production de biomasse proposée par Monteith (1977). Ce formalisme représente les couverts végétaux comme des structures capables de capter le rayonnement solaire (R_g) et de le transformer en biomasse. Chaque étape a un rendement quantifié au travers d'efficacités (climatiques, d'interception et de transformation du rayonnement en biomasse). En l'absence de contraintes abiotiques, le rayonnement solaire (R_g) est la principale limite physique du rendement. La deuxième est la température qui détermine la durée de l'intégration des efficacités. Cette durée est formalisée à l'aide du temps thermique.

$$Rdt = \int_{levée}^{récolte} IR(t) Rg(t) \varepsilon_c(t) \varepsilon_i(t) \varepsilon_b(t) dt$$

Avec Rdt , rendement en graine ($g m^{-2}$) ; Rg , rayonnement incident au couvert ($MJ m^{-2}$) ; ε_c , efficacité climatique ; ε_i , efficacité d'interception du rayonnement incident ; ε_b , efficacité de conversion du rayonnement intercepté en biomasse ($g MJ^{-1}$) ; IR , indice de récolte calculé comme le ratio entre la biomasse des graines et la biomasse totale.

L'analyse du fonctionnement du tournesol au travers de cette approche énergétique de la production de biomasse a permis d'identifier 3 périodes du cycle où l'importance relative des processus change et où la sensibilité au déficit hydrique évolue (Figure I-2 ; Lecoœur 2001).

Une première phase de la levée jusqu'à la floraison correspond à la mise en place des organes d'acquisition des ressources (feuilles et racines). Les efficacités d'interception et biologique de la

plante évoluent progressivement vers leur maximum durant cette phase. L'efficacité d'interception atteint 60 % au stade d'apparition du bouton étoilé, stade où sont observées les plus importantes différences entre variétés pour l'interception lumineuse (Lecoeur, 2001, Casadebaig, 2004). L'efficacité biologique diminue jusqu'au stade bouton étoilé, car la biomasse allouée au système racinaire et son coût d'entretien élevé ne sont pas pris en compte dans le bilan de biomasse. Une rapide accumulation de la biomasse commence par contre à partir de ce stade du fait d'une stimulation de la photosynthèse par la demande en assimilats du capitule (Trapani *et al.*, 1992).

Une deuxième phase a lieu de la floraison jusqu'au début du remplissage des graines. Les efficacités de la plante sont à leur maximum et la surface foliaire de la plante reste stable. La profondeur racinaire maximale de la plante est aussi atteinte (Sadras *et al.*, 1989). La vitesse de production de biomasse est alors maximale. Le nombre de grains est déterminé pendant cette phase.

Dans **une troisième phase** jusqu'à la maturité physiologique de la plante, l'état physiologique de la plante se dégrade avec la sénescence foliaire et la baisse progressive de l'activité photosynthétique du fait de la remobilisation de l'azote et du carbone des feuilles et des racines vers le capitule et les graines. L'intensité des processus d'allocation et de remobilisation des réserves de la plante va être un déterminant important du rendement (e.g. Lecoeur et Sinclair, 2001). Cette phase est donc marquée par la sénescence progressive ascendante des feuilles (sénescence monocarpique), et un ralentissement de l'accumulation de la biomasse. L'efficacité biologique de la plante diminue de fait d'une diminution de la teneur en azote des feuilles et donc de l'activité photosynthétique des feuilles sénescentes. À la fin de cette phase, les graines ont atteint leur poids sec maximal (Chervet et Vear, 1990).

Dans l'analyse du fonctionnement du tournesol au travers de l'approche énergétique, le rendement final devient donc une résultante du rendement potentiel et des réponses de la plante aux contraintes du milieu.

1.2.2 Réponses de la plante au déficit hydrique

Les épisodes de déficit hydrique interviennent généralement chez le tournesol entre la floraison et la récolte. Leur occurrence et leur intensité ont tendance à augmenter au fur et à mesure que l'on se rapproche de la fin du cycle. Face au déficit hydrique, les réponses de la plante peuvent être morphologiques, physiologiques ou métaboliques. Les réponses morphologiques et physiologiques sont généralement des stratégies d'échappement et/ou d'évitement qui permettent à la plante de maintenir sa productivité. L'échappement correspond à la capacité de la plante à achever son cycle pendant la période où l'eau est disponible. Une des premières stratégies d'échappement est la possibilité d'une floraison précoce, généralement liée à un semis précoce, donc à une capacité de la plante à se développer à basse température. L'évitement correspond à la capacité de la plante à éviter

la déshydratation de ses tissus. Une stratégie de l'évitement consiste donc à réguler ou limiter ses flux hydriques soit en diminuant sa surface foliaire (e.g Connor et Jones, 1985 ; Lecoœur et Guillioni, 1998) ou sa conductance stomatique (e.g Gollan *et al.*, 1986 ; Gimenez et Fereres, 1986, Dingkhun *et al.*, 1999). On peut également observer une augmentation des prélèvements d'eau disponible de la plante *via* le développement du système racinaire ou une augmentation de son activité (Passioura, 2006 ; Blum, 2009). Les réponses métaboliques sont quant à elles relatives à des stratégies de tolérance où la plante met en place des processus de protection de ses structures cellulaires face à la déshydratation de ses tissus. Généralement, lorsque la plante met en place les systèmes moléculaires de protection de ses structures, les rendements obtenus sont extrêmement faibles. Dans les situations agronomiques, les principales réponses de la plante mises en oeuvre seront donc celles liées à l'échappement et à l'évitement.

Nous allons donc nous intéresser aux réponses de la phénologie, de l'architecture foliaire et de l'accès aux ressources hydriques des plantes au déficit hydrique.

1.2.2.1 Importance de la phénologie dans des conditions de déficit hydrique

Un déficit hydrique peut avoir des conséquences de nature et d'intensité variables selon sa durée, son intensité et sa position, dans le cycle de la plante. En climat tempéré, l'objectif est souvent de positionner le début du cycle pendant une période favorable en terme de température et avec des précipitations, puis la fin du cycle pendant une période plus chaude et ensoleillée, en s'appuyant essentiellement sur les ressources hydriques du sol. La plante peut alors bénéficier de forts rayonnements favorables à la production de biomasse post-floraison et au développement des graines. La sélection a toujours cherché à obtenir des variétés qui ont des positions et des durées de cycle permettant à la plante de profiter des ressources thermiques, radiatives et hydriques disponibles, en essayant d'éviter les périodes de forts stress (Lawn et Imrie, 1994). Les traits usuels pour cette sélection sont la précocité de la floraison et la durée totale du cycle de la plante, c'est-à-dire la date de la maturité physiologique. Les stades clés qui sont donc mesurés, en routine, chez le tournesol sont la date de floraison et la date de maturité physiologique. Chez le tournesol, les contraintes abiotiques se positionnent le plus fréquemment vers la fin de la croissance de l'appareil végétatif et pendant la phase reproductive. Pendant ces périodes du cycle, le déficit hydrique peut affecter l'activité photosynthétique, la fécondation, le remplissage des grains et la sénescence des feuilles (Merrien *et al.*, 1982 ; Connor *et al.*, 1985 ; Whitfield *et al.*, 1989 ; Sadras et Calvino, 2001). La période de sensibilité maximale du rendement à la sécheresse correspond aux 40 jours qui encadrent la floraison (Hall *et al.*, 1985 ; Cantagallo *et al.*, 1997). À la floraison, une évapotranspiration réelle réduite de 50 % par rapport à l'évapotranspiration maximale aboutit à une réduction de plus de 30 % du nombre de graines et de 20 % de leur poids moyen (Merrien et Grandin, 1990).

La date moyenne de la floraison chez le tournesol est d'environ 65 jours après le semis (Merrien *et al.*, 1983) et elle peut varier de 45 jours (Jan, 1986) à 107 jours après le semis (Sadras *et al.*, 2009). Exprimée en temps thermique depuis la levée, une gamme de 863° Cj à 1253° Cj (Température de base de 4.8 °Cj, Granier et Tardieu, 1998) a été observée chez les génotypes représentant les 40 années de sélection en France (Vear *et al.*, 2003 ; Lecoeur *et al.*, 2011). Des travaux ont rapporté que la date de la floraison pouvait être reliée à un polymorphisme génétique. Quatre QTLs ont été reliés chez le tournesol à la variabilité génotypique de la date de floraison et deux autres QTLs ont été reliés à celle de sa sensibilité à la photopériode (Mestries *et al.*, 1998 ; Leon *et al.*, 2000, 2001 ; Fonts *et al.*, 2008). La date de la maturité physiologique peut varier de 75 à 150 jours après semis (Fick, 1978 ; Kaya *et al.*, 2004). Pour les génotypes représentant les 40 années de sélection en France, la date thermique de la maturité physiologique a varié de 1578° Cj à 2242° Cj (Vear *et al.*, 2003 ; Lecoeur *et al.*, 2011). La date de la maturité physiologique présente donc un déterminisme génétique chez le tournesol (Fick et Miller, 1997). Des études ont été faites sur l'identification de zones du génome affectant la date de la maturité physiologique (Stoenescu, 1974 ; Bert *et al.*, 2003 ; Mishra *et al.*, 2005).

1.2.2.2 Effets d'un déficit hydrique sur l'architecture foliaire

L'architecture foliaire de la plante résulte des processus d'organogenèse et de morphogenèse. Ces processus aboutissent à la production d'une somme d'organes (entrenoeuds, pétioles et limbes) avec une taille donnée et un agencement spatial particulier qui dépend de la phyllotaxie et des propriétés mécaniques des organes (pour une analyse détaillée de l'architecture du tournesol voir Rey *et al.*, 2008). La densité de la plantation influe considérablement cette structure (Maddoni *et al.*, 1999 ; Rey *et al.*, 2008). Chez le tournesol, la sélection focalisée sur le rendement et sa stabilité a, indirectement, conduit à modifier l'architecture de la partie aérienne (Debaeke *et al.*, 2004). Les traits d'architecture, nombre de feuilles total, surface des feuilles sont parmi les traits qui ont subi la plus forte pression de sélection (Burke *et al.*, 2002). L'évolution de la surface foliaire et son agencement spatial déterminent la productivité de la plante en affectant l'efficacité d'interception et, donc, la quantité d'énergie lumineuse interceptée par la plante (Cantallgo *et al.*, 1997 ; Aguirrezebal *et al.*, 2003 ; Casadebaig, 2004). La quantité de rayonnement intercepté va déterminer le potentiel photosynthétique de la plante au cours de son cycle (Rawson et Constable, 1980 ; Andrade, 1995).

La réduction de la vitesse d'expansion foliaire constitue une des premières réponses de la plante au déficit hydrique (e. g. Connor *et al.*, 1985 ; Connor et Sadras, 1992). Cette réduction affecte sa surface foliaire et l'indice foliaire du couvert (LAI). Des valeurs de LAI à la floraison inférieures à 2.5 peuvent entraîner une baisse significative du rendement (Flenet *et al.*, 1996a). Généralement, dans ces conditions de faibles indices foliaires, la sénescence foliaire va être accélérée par le déficit hydrique en fin de cycle. (e. g. Connor et Jones, 1985 ; Yang *et al.*, 2001). La sénescence foliaire constitue donc un

trait important dans les composantes de la surface foliaire et l'interception lumineuse (Casadebaig, 2004).

La surface foliaire totale d'une plante peut varier de 1566 à 11 150 cm² chez différents géotypes de tournesol (Miller et Fick, 1997). Pour les hybrides commerciaux, la gamme de surface foliaire totale observée va de 4027 à 7430 cm² (Lecoeur *et al.*, 2011). Pour une densité agronomique, cela correspond à des indices foliaires à floraison de 2,8 à 5,2. Lorsqu'il n'y a pas de compétition entre plantes pour le rayonnement, les hybrides commerciaux peuvent atteindre 22 000 cm² (Rey *et al.*, 2008). Une variabilité du nombre de feuilles comprise entre 8 et 70 a aussi été rapportée par Miller et Fick (1997). Pour les hybrides commerciaux, la gamme de nombre de feuilles est plus faible allant de 22 à 43 (Lecoeur *et al.*, 2011). La surface foliaire présente un effet de dominance dans son contrôle génétique (Burke *et al.*, 2002, Willis et Burke, 2007) et elle a été définie comme un trait phénotypique stable et héritable (Triboi *et al.*, 2004).

1.2.2.3 Effets d'un déficit hydrique sur l'accès aux réserves hydriques

La capacité de la plante à maintenir un état hydrique satisfaisant est liée à sa capacité à réguler ses flux et à accéder aux ressources hydriques du sol. Pour limiter ses flux, la plante peut réduire sa conductance stomatique, augmenter sa résistance cuticulaire. Elle peut également réduire la quantité d'énergie à éliminer en réduisant sa surface foliaire ou en modifiant l'orientation de ses feuilles. Toutefois, ces modifications entraînent une réduction de l'activité photosynthétique de la plante. Le seul moyen pour la plante de maintenir son activité photosynthétique en situation de forte demande évaporative est d'augmenter l'absorption de l'eau par ses racines. La capacité d'extraction de l'eau du sol par la plante dépend d'un ensemble de caractères fonctionnels et structurels du système racinaire. Elle dépend principalement de la capacité d'extraction par unité de volume de sol, de la densité de longueur racinaire, de la profondeur effective d'enracinement. La performance du tournesol en conditions hydriques limitantes est généralement attribuée à la capacité de son système racinaire à puiser l'eau du sol en profondeur (Sadras *et al.*, 1989 ; Cabelguenne *et al.*, 1999) et, avec une forte intensité, avec des potentiels hydriques des racines faibles jusqu'à -2.9 MPa (Mumfford *et al.*, 2009). Chez le tournesol, il existe des différences génotypiques dans la capacité d'extraction d'eau du sol (Angadi et Entz, 2002b ; Guilioni *et al.*, 2008). Une variabilité génotypique de la profondeur d'enracinement a aussi été observée (Sadras *et al.*, 1989 ; Goodman et Ennos, 1998 ; Agandi et Entz, 2002a) avec une exploration jusqu'à plus de 3 m de profondeur du sol (Dardanelli *et al.*, 1997). L'utilisation des traits racinaires reste problématique pour la sélection essentiellement en raison des difficultés techniques et du coût prohibitif du phénotypage que ce soit de l'architecture racinaire ou de l'estimation des quantités d'eau consommée par le couvert. En comparaison avec les études sur la

partie aérienne, le système racinaire présente aussi une très importante plasticité phénotypique qui augmente la difficulté de son étude (Gregory, 1996 ; de Dordolot *et al.*, 2007). Pourtant, augmenter la capacité de la plante à prélever l'eau du sol constitue une voie d'amélioration de la productivité en situations hydriques contraignantes (Passioura, 1996 ; Blum 2009).

En résumé, **la phénologie** reste une des cibles phénotypiques les plus travaillées en sélection. Les traits liés à la phénologie ont été largement utilisés pour caractériser et améliorer la capacité des plantes à s'adapter au déficit hydrique. La date de la floraison et de la maturité physiologique restent donc des traits de référence pour l'adaptation spécifique des génotypes.

L'architecture de la plante au travers de sa liaison avec le caractère générique de vigueur permet au sélectionneur d'identifier les génotypes les plus productifs. L'utilisation des traits de décomposition de cette architecture à l'échelle foliaire permettrait au sélectionneur de travailler sur des caractères plus mécaniquement liés à l'interception lumineuse et son maintien qui constitue une adaptation des plantes au déficit hydrique. C'est le cas de la surface foliaire et de l'agencement spatial des feuilles (forme du couvert).

L'accès aux ressources hydriques constitue la composante la moins travaillée par la sélection. Les traits relatifs à cette composante semblent le plus promoteur pour améliorer la productivité sous contraintes hydriques, notamment au travers de l'amélioration de l'accès et de l'exploitation des ressources hydriques du sol.

La question que l'on se pose est donc comment utiliser ces éléments pour rendre plus efficace l'amélioration variétale pour les situations de déficit hydrique.

Une remarque doit être faite sur la nature des traits sélectionnés à ce stade du projet. Aucun de ces traits n'est spécifique à la réponse au déficit hydrique comme pourrait l'être l'accumulation de cires sur les épidermes ou la production de protéines de stress (Heat shock Proteins, HSP). L'expression de ces traits ne représente pas un coût métabolique important. Et, enfin, la modification d'aucun de ces traits ne pénaliserait pas la performance des futurs génotypes en conditions non limitantes et, donc, n'affecterait pas leur potentiel de rendement. L'objectif du programme de sélection tournesol de Syngenta est donc de produire de nouveaux hybrides plus performants en situation de déficit hydrique, mais qui resteraient compétitifs en situation non limitante. Il s'agit donc toujours de développer des variétés polyvalentes, adaptées à toutes les zones de culture du tournesol au niveau mondial, excepté les zones tropicales plus spécifiques. L'objectif n'est pas de développer des variétés pour des marchés de niche comme les zones soumises régulièrement à de forts déficits hydriques comme le Sud de l'Espagne.

I.3 Modélisation des réponses écophysiologicals de la plante au déficit hydrique pour l'explicitation des interactions G*E

Les avancées, ces trente dernières années, sur la modélisation biophysique du fonctionnement de la plante et du couvert, ont permis d'établir des cadres robustes d'intégration des connaissances en biologie végétale, avec un bon niveau de consensus au sein de la communauté scientifique (Boote et Sinclair, 2006). Ces cadres permettent de mieux appréhender le système dynamique qu'est la plante en interaction avec son environnement. Actuellement, la plupart des modèles dits « de culture » sont des « Process Based Models » (PBM). C'est-à-dire que la représentation de la plante est centrée sur les principales fonctions (organogenèse, morphogenèse, interception lumineuse, production et allocation de biomasse) et non sur la représentation de la structure de la plante. Souvent, elle est réduite à une couche de végétation avec des compartiments de biomasses (tiges et feuilles, graines, racines...). Les modèles centrés sur la représentation de la structure de la plante et le fonctionnement à l'échelle des organes sont souvent dénommés « Fonctionnal-Structural Plant Models » (FSPM). Il faut une grande quantité d'information pour pouvoir les paramétrer. Dans les approches de modélisation biophysique destinées à l'appui à la sélection, on utilise généralement des PBM du fait de leur simplicité algorithmique et de leur moindre coût en information pour les construire, paramétrer et utiliser (Boote *et al.*, 2003, Wallach *et al.*, 2006).

Afin de pouvoir analyser les interactions G*E, la représentation de la plante passe généralement par une décomposition plus ou moins importante en différents processus clés de développement, de croissance, de production et d'allocation. Le degré de décomposition dépend de la biologie de la plante, de la variabilité génétique existante et de la gamme des facteurs environnementaux rencontrés. Ainsi, une analyse bioclimatologique de la zone de culture est souvent un préalable nécessaire pour déterminer les processus à prendre en compte. L'interaction G*E devient donc la résultante des réponses de différents traits associés à chaque fonction en interaction avec les facteurs physiques de l'environnement.

Il est alors possible d'analyser l'effet sur la productivité de la plante de la variation d'un trait dans un environnement donné. Il est aussi possible de hiérarchiser les traits de la plante en fonction de leur impact relatif sur le rendement pour cet environnement. Les modèles statistiques usuels de décomposition des interactions G*E sont limités par la disponibilité de données expérimentales obtenues pour la gamme de variations possibles des facteurs environnementaux. Les combinaisons possibles étant infinies, les données expérimentales sont toujours un facteur limitant dans les analyses des interactions G*E. Les résultats des analyses statistiques ont donc un domaine de validité réduit aux conditions expérimentales qui ont pu être obtenues. Ils sont aussi limités quand on considère l'aspect dynamique des interactions G*E d'un trait complexe comme le rendement (Cooper *et al.*, 2009).

L'utilisation exclusive d'une approche statistique classique peut aussi conduire à stéréotyper les idéotypes. Par exemple, une régression généralisée du rendement a montré que seul l'indice de récolte aurait présenté un effet significatif dans la variabilité du rendement des 20 génotypes représentatifs des variétés cultivées depuis les 30 dernières années en France (Vear *et al.*, 2003, Lecoecur *et al.*, 2008 ; Lecoecur *et al.*, 2011). La modélisation biophysique donne la possibilité d'évaluer les performances des génotypes pour différents scénarios pédoclimatiques (sur une série chronologique passée ou future), mais aussi de tester des combinaisons virtuelles de caractères pour définir des idéotypes pour la sélection (Tardieu, 2003 ; Chapman *et al.*, 2003). Elle peut donc être utilisée pour définir les traits physiologiques déterminants de la productivité et de l'adaptation spécifique du génotype en conditions de déficit hydrique. Une typologie des stratégies d'élaboration du potentiel du rendement peut donc être définie. Sinclair et Muchow (2001) ont par exemple pu déterminer que chez le maïs l'ajustement osmotique ne constituait pas toujours un trait prépondérant pour limiter les pertes de rendement en condition de déficit hydrique. Asseng *et al.* (2002) ont aussi montré que la précocité de la floraison chez le blé peut augmenter et diminuer le rendement en situation de déficit hydrique suivant le type de sol. Manschandi *et al.* (2006) ont pu aussi définir comment la différence d'architecture racinaire de deux génotypes de blé constitue des stratégies d'adaptation différentes au déficit hydrique post-floraison. En appui aux approches expérimentales et aux analyses statistiques classiques, les modèles biophysiques constituent des outils d'évaluation variétale, de prévisions et d'analyse des effets des modifications de l'environnement sur leur productivité.

I.4 Objectifs et démarche

Le fonctionnement de la plante en conditions contraignantes met en jeu des interactions complexes entre la phénologie, l'architecture (surface foliaire, disposition spatiale des feuilles, durée de vie...) et l'activité photosynthétique de la plante (photosynthèse maximale, statut azoté des feuilles...), l'allocation de la biomasse et le bilan hydrique. Ces interactions rendent peu efficaces les approches de sélection centrées sur un seul caractère du fait de leur faible contribution individuelle à la variabilité phénotypique totale (Lecoecur *et al.*, 2011). Les modèles écophysologiques (représentation d'un processus physiologique de la plante en fonction des facteurs environnementaux) et les modèles de culture présentent une aptitude à rendre compte des processus de développement et de croissance des plantes (Sinclair et Seligman, 1996 ; Tardieu, 2003). Ils représentent un outil intéressant pour l'analyse des caractères complexes résultant d'interactions au sein de la plante entre plusieurs processus ou fonctions. L'utilisation d'un modèle prenant en compte la variabilité phénotypique, couplé avec des informations sur l'héritabilité des caractères phénotypiques, permet d'explorer des combinaisons originales de caractères représentatives de ce que pourraient être les idéotypes adaptés à des conditions environnementales cibles (Yin *et al.*, 2004).

Le modèle SUNFLO-CLIMATOR (Collectif d'auteurs, 2010) dispose d'une représentation des principaux processus impliqués dans le fonctionnement de la plante couplée à un jeu de paramètres dépendant du génotype. Le choix d'un paramètre génotypique répond à plusieurs critères qui correspondent aussi aux critères d'évaluation de l'intérêt de sélection des traits pour un programme d'amélioration variétale. Ces critères concernent essentiellement la gamme de variabilité génotypique existante pour le trait, sa stabilité dans plusieurs types d'environnement, son impact sur les sorties du modèle ainsi que son sens biologique et la possibilité de le mesurer (Jeuffroy *et al.*, 2006). Pour la sélection, l'impact du paramètre sur les sorties du modèle correspond essentiellement à l'évaluation de son impact sur le rendement. Un autre point central pour le sélectionneur est la capacité du trait à se transmettre entre générations. L'évaluation de cette capacité nécessite un paramétrage sur des individus qui présentent des liens de parenté, c'est-à-dire une population structurée génétiquement.

Notre objectif était donc d'élargir sur une population présentant une structure génétique la caractérisation des traits ecophysiologiques ayant été identifiés avec le modèle SUNFLO-CLIMATOR comme affectant la productivité du tournesol. Il s'agissait ensuite d'évaluer à partir de la variabilité observée au sein de cette population si les paramètres génotypiques du modèle SUNFLO-CLIMATOR pouvaient être des cibles potentielles de sélection. La pertinence d'un nouveau trait a été définie par la magnitude de sa variabilité génotypique, sa stabilité, son impact sur la variabilité du rendement et enfin l'importance des effets parentaux dans le déterminisme de sa variabilité.

Dans un premier temps, une caractérisation du coeur du pool génétique de Syngenta a été faite. Les principales lignées mâles et femelles ont été sélectionnées et un factoriel d'hybrides a été produit. La principale population étudiée était donc constituée de 90 hybrides issus d'un croisement entre 9 lignées femelles et 10 lignées mâles. Ces lignées et ces hybrides ont été caractérisés pour leur phénologie et leur architecture. Au départ de l'étude, il a été prévu de caractériser la sénescence foliaire, mais suite à des problèmes de maladies durant la phase reproductive ces mesures n'ont pas pu être faites. Afin d'évaluer la spécificité du comportement du matériel génétique Syngenta, une deuxième population composée de 25 hybrides issus d'un croisement entre 5 lignées femelles et 5 lignées mâles issues de la recherche publique a aussi été utilisée. Outre sa caractérisation pour les aspects phénologiques, cette population a aussi été caractérisée pour la variabilité de l'accès aux ressources hydriques. Les expérimentations sur l'extraction de l'eau pour le matériel Syngenta n'ont pu être conduites avant l'été 2010 et n'ont donc pas été intégrées à ce travail de thèse.

Dans un deuxième temps, une analyse de sensibilité du rendement à la variabilité phénotypique des traits étudiés a été menée avec le modèle SUNFLO-CLIMATOR. Elle avait pour but de quantifier l'impact de la variabilité des paramètres du modèle sur la productivité. Cette analyse de sensibilité devait permettre de hiérarchiser les traits physiologiques en fonction de leur impact sur la productivité

et l'adaptation spécifique des génotypes. Une typologie des stratégies d'élaboration du potentiel du rendement pouvait aussi être faite.

Enfin, le déterminisme génétique des traits étudiés a été estimé. Cette étape concerne l'analyse des effets parentaux dans la détermination de la valeur phénotypique des hybrides en utilisant des analyses statistiques de génétique quantitative. L'application de la génétique à un trait quantifiable définit la génétique quantitative. Cette approche a pour objectif de développer une modélisation de l'expression phénotypique avec des composantes génétiques et environnementales. Les composantes génétiques permettent d'estimer l'importance de l'additivité des effets parentaux sur le déterminisme génétique du trait. Une modélisation linéaire de l'effet des gènes parentaux et de l'environnement ainsi que de leur interaction sur le trait a donc été faite pour chaque paramètre.

Notre étude se place donc en amont du processus de développement des nouveaux génotypes. Après ce travail d'identification de nouveaux traits utilisables pour la création variétale, il sera du travail des généticiens d'étudier les gènes impliqués dans le déterminisme de ces nouveaux traits (Wang *et al.*, 2002 ; Hammer *et al.*, 2002). Un travail d'ingénierie végétale est alors nécessaire pour faciliter la mesure du phénotype et rendre son utilisation possible dans un programme de sélection où plusieurs dizaines de milliers de lignées doivent être suivies.



Chapitre 2 :

Variabilité phénotypique de cibles potentielles de sélection pour améliorer la productivité sous déficit hydrique chez le tournesol

II. VARIABILITÉ PHÉNOTYPIQUE DE CIBLES POTENTIELLES DE SÉLECTION POUR AMÉLIORER LA PRODUCTIVITÉ SOUS DÉFICIT HYDRIQUE CHEZ LE TOURNESOL

II.1 INTRODUCTION

Au sein du programme de sélection du tournesol de Syngenta, huit traits ont été identifiés comme des cibles potentielles pour la création de nouvelles lignées parentales et de nouveaux hybrides plus performants en situation de déficit hydrique. Ces huit traits sont la date de floraison, la date de maturité physiologique, le nombre de feuilles, la surface foliaire de la plante, la position et la surface de la plus grande feuille, la profondeur d'enracinement et la capacité d'extraction de l'eau du sol.

La première étape de notre démarche, en vue de proposer de nouveaux traits pour les programmes de sélection chez le tournesol, est d'évaluer la variabilité de ces traits au sein du matériel végétal de Syngenta. Pour cela, 9 lignées femelles et 10 lignées mâles à l'origine des principales variétés commerciales ont été sélectionnées. Elles ont été utilisées pour produire un factoriel de 90 hybrides représentatifs du programme tournesol de Syngenta. La spécificité du comportement de ce matériel a été évaluée en le comparant avec une deuxième population composée de 25 hybrides issus d'un croisement entre 5 lignées femelles et 5 lignées mâles issues de la recherche publique.

Les dates d'apparition des principaux stades de développement représentent les cibles phénotypiques les plus travaillées en sélection (Alvarez *et al.*, 1992 ; Vranceanu *et al.*, 1995 ; Pereira *et al.*, 1999b ; Vear *et al.*, 2003). Sadras *et al.* (2009) indiquent que dans des environnements favorables, un bon potentiel de rendement est généralement associé à une grande plasticité de la date de floraison. Par contre, en situation de déficit hydrique, les durées de la phase végétative et de la phase reproductive et leur position par rapport au déficit hydrique sont des facteurs critiques du maintien du rendement (Sadras et Connor, 1991). Suivant l'intensité, la durée et la position dans le cycle du déficit hydrique, la combinaison optimale entre les durées de la phase végétative et de la phase reproductive n'est pas unique. Les génotypes sont classés par groupes de précocité pour la floraison (Goyne *et al.*, 1982) et pour la maturité physiologique (Fick et Miller, 1997 ; Thompson et Dougherty, 1998). La floraison (F1) marque la fécondation des ovules. On considère qu'elle marque la séparation entre le développement végétatif et le développement reproducteur, même si les feuilles les plus proches du capitule n'ont pas totalement terminé leur expansion. Les agronomes considèrent que la floraison marque le début de l'élaboration de la principale composante du rendement qu'est le nombre de graines.

Tableau II-1: Liste des essais. Année, localisation, date d'implantation, panel de géotypes utilisé et variables mesurées.

TTF1, date thermique de la floraison ; TTM3, date thermique de la maturité physiologique ; IE_{gen}, indice de la capacité d'extraction de l'eau ; A1_{gen}, surface foliaire totale ; A2_{gen}, position de la plus grande feuille ; A3_{gen}, surface foliaire de la plus grande feuille ; Nfmax_{gen}, nombre de feuilles total ; Z, profondeur d'enracinement.

| Essai | Lieu | Date de semis | Panel de géotypes | Traits caractérisés | Participants externes aux expérimentations |
|---------|---------------|---------------------|------------------------------|---|---|
| Expt.1 | La Valette | 14 Mai 2008 | Panel 2 | TTF1, TTM3, Nfmax _{gen} | Frederic Guy |
| Expt.2 | Saint sauveur | 7 Mai 2008 | Panel 2 | TTF1, TTM3 | Stagiaire 2 ^{ème} année d'Ingénieur INA-PG |
| Expt.3 | Villeneuve | 3 Avril 2009 | Panel 2 | TTF1, Nfmax _{gen} A1 _{gen} , A2 _{gen} , A3 _{gen} | Emmanuel Nicolay (spécialité APIMET – SupAgro) |
| Expt.4 | La Gaillarde | 26 Avril 2007 | Panel 3 | TTF1, TTM3, | Jonathan Mineau (Licence Pro Agriculture Raisonnée - SupAgro) |
| Expt.5 | Saint sauveur | 7 Mai 2009 | Panel 1 | TTF1, Nfmax _{gen} A1 _{gen} , A2 _{gen} , A3 _{gen} | Emmanuel Nicolay (spécialité APIMET – SupAgro) |
| Expt.6 | La gaillarde | 21 Novembre 2005 | Partie du Panel 4 | IE _{gen} | Groupe d'étudiants de premières années d'ingénieur - SupAgro |
| Expt.7 | La gaillarde | 19 Novembre 2006 | Partie du Panel 4 | IE _{gen} | |
| Expt.8 | La gaillarde | 3 avril 2007 | Partie du Panel 4 | IE _{gen} | |
| Expt.9 | La gaillarde | 30 Octobre 2007 | Panel 3 et partie du Panel 4 | IE _{gen} | |
| Expt.10 | La gaillarde | 19 Mars 2009 | Panel 3 et partie du Panel 4 | IE _{gen} | |
| Expt.11 | La gaillarde | 15 février 2007 | Partie du Panel 4 | Z | |

Le poids d'une graine quant à lui commence à être déterminé lors du début du remplissage des graines (M0). Enfin, la maturité physiologique (M3) correspond à la fin du développement des graines. Ces deux stades (F1 et M3) marquent empiriquement le début et la fin du développement reproducteur (Connor et Hall, 1997). L'amélioration génétique de la productivité chez le tournesol a aussi été basée sur l'augmentation de l'activité photosynthétique totale de la plante et de l'allocation de biomasse aux organes reproducteurs (Hall, 2000). Une augmentation de la photosynthèse à l'échelle de la plante permet généralement une augmentation de la production de biomasse (Sinclair, 1994). Elle est fonction de la quantité de lumière interceptée par le couvert et de sa capacité à convertir l'énergie lumineuse en biomasse au travers de son activité photosynthétique. La relation entre la photosynthèse et l'efficacité biologique n'est pas totalement linéaire, avec une saturation de l'efficacité biologique pour les forts niveaux de photosynthèse nette (Sinclair et Horie, 1989). La représentation de la variabilité phénotypique de l'efficacité d'interception ε_i se fait au travers de l'explicitation de la variabilité architecturale de la plante (coefficient d'extinction, répartition de la surface foliaire) et de la dynamique de mise en place de l'indice foliaire du couvert. Ainsi, le coefficient d'extinction (k_{gen}) varie au cours du développement de la plante (Zaffaroni et Schneiter, 1989). Ce coefficient présente une variabilité génotypique faible entre les variétés actuellement cultivées, mais significative, avec des valeurs comprises entre 0.77 et 0.95 (Lecoeur *et al.*, 2011). La dynamique de la surface foliaire au cours du cycle peut être décomposée en trois phases. Ces mêmes phases se retrouvent mécaniquement pour l'évolution de l'efficacité d'interception de la plante : une phase de mise en place, une phase de plateau à une valeur maximale et une phase de décroissance correspondant à la sénescence (Lecoeur, 2001 ; Rey *et al.*, 2008). Des études ont montré le poids de la disposition spatiale de la surface foliaire (Rey *et al.*, 2008), de l'occurrence de la sénescence et de sa vitesse (Casadebaig, 2004) sur l'évolution de l'efficacité d'interception. De plus, l'efficacité d'interception résulterait d'une interaction complexe entre plusieurs traits relatifs à l'architecture foliaire que sont le nombre de feuilles total, la position et la surface foliaire de la plus grande feuille (Casadebaig, 2004 ; Poiré-Lassus, 2005 ; Rey *et al.*, 2008). Ces traits architecturaux peuvent donc constituer une source potentielle de progrès génétique pour maximiser l'efficacité d'interception.

La productivité en conditions hydriques limitantes pourrait aussi être augmentée grâce à des génotypes capables de prélever le maximum d'eau disponible du sol. Deux voies d'amélioration de l'accès de la plante aux réserves hydriques du sol sont, d'une part, un fort développement racinaire permettant de maximiser le volume de sol exploré et, d'autre part, une capacité du système racinaire de la plante à maximiser l'extraction d'eau par unité de volume du sol. La capacité à explorer le sol dépend de l'investissement de la plante dans son système racinaire et de l'architecture de ce dernier (Raven *et al.*, 1999). Le trait profondeur d'enracinement est intéressant pour des zones de cultures avec des sols profonds où de l'eau est disponible en profondeur (Mitchell *et al.*, 1996). Une variabilité génotypique de la profondeur d'enracinement a été observée chez le tournesol (Sadras *et al.*, 1989 ; Goodman et

Ennos, 1998 ; Agandi et Entz, 2002a) avec une exploration jusqu'à plus de 3 m de profondeur du sol (Dardanelli *et al.*, 1997). L'exploitation de cette variabilité du système racinaire peut donc constituer une piste pour l'amélioration de l'accès de la plante aux réserves hydriques du sol et donc de sa productivité en conditions hydriques limitantes. Toutefois, plus de 75 % des surfaces cultivées en tournesol en France sont situées sur des sols de profondeur moyenne, voire superficielle, comprise entre 0.6 à 0.9 m (Flenet *et al.*, 2008). Dans ces conditions, tous les génotypes actuels sont capables d'explorer la totalité du volume de sol disponible. L'amélioration de la capacité d'extraction de l'eau par unité de volume de sol apparaît donc plus intéressante. Le tournesol est capable d'extraire l'eau du sol au-delà de -1,6 MPa considéré comme la valeur moyenne du potentiel pour le point de flétrissement permanent (Cabelguenne *et al.*, 1999, Mummford *et al.*, 2009). Chez le tournesol, il existe des différences génotypiques dans la capacité d'extraction d'eau du sol (Angadi et Entz, 2002b ; Guilioni *et al.*, 2008).

L'objectif de ce chapitre est de présenter les expérimentations conduites pour l'évaluation de la variabilité génotypique de la phénologie, de l'architecture foliaire et de l'accès aux ressources hydriques pour les deux populations étudiées. Dans le cadre de ce travail de thèse, dix expérimentations de phénotypage des huit caractères sélectionnés ont été conduites au champ et sous serre avec l'appui de deux stagiaires en formation d'ingénieur agronome (2008, 2009) et d'un stagiaire en licence professionnelle (2007) (Tableau II-1).

- Pour le volet « phénologie », la variabilité des dates de floraison et de maturité physiologique a été évaluée au champ. Il s'agit d'être le plus proche possible des conditions rencontrées dans les parcelles en exploitation. Cela est fait surtout pour le développement des grains qui diffère sensiblement entre des expérimentations au champ et en serre et, aussi, avec la densité de peuplement (Poiré-Lassus, 2005). Le déroulement du développement des graines affecte la date de maturité physiologique et nous souhaitons limiter les sources de variations en dehors du facteur génétique.

- Pour le volet « architecture », la variabilité du nombre de feuilles, de la surface foliaire totale de la plante, de la position et de la surface de la plus grande feuille a été évaluée dans une expérimentation au champ en 2009, également dans des conditions agronomiques. Une attaque de phomopsis, environ 8 jours après la fin de la floraison, a considérablement perturbé le déroulement de la sénescence foliaire en fonction de la sensibilité des génotypes. Cette attaque a rendu impossibles la caractérisation de la sénescence foliaire et l'analyse de la variabilité génétique de ce caractère. Ce caractère reste toutefois un des plus prometteurs pour améliorer l'interception lumineuse pendant la phase de remplissage du grain. Cette interception lumineuse conditionne le poids d'un grain et sa teneur en huile. Le

- développement foliaire présente une grande plasticité phénotypique et est très sensible à la densité de plantes du couvert (Rey *et al.*, 2008), nous avons choisi de faire cette expérimentation au champ pour privilégier la représentativité des résultats, malgré les difficultés techniques inhérentes à ce type de phénotypage au champ.

- Pour le volet « accès aux ressources hydriques », il y avait deux types de caractères qui pouvaient difficilement être phénotypés au cours de mêmes expérimentations. Pour l'architecture racinaire, il s'agissait d'expérimentations exploratoires puisque nous n'avions pas d'expérience sur son phénotypage. Pour cette raison, nous avons conduit des expérimentations de méthodologie en serre sur un nombre limité de géotypes commerciaux et tester différentes techniques de phénotypage. Des essais de substrat ont été conduits sur 5 géotypes. Deux premières tentatives en 2007 ont été des échecs et une solution technique satisfaisante n'a été trouvée qu'à la troisième tentative. Ce phénotypage, bien que techniquement faisable, reste extrêmement lourd. Pour cette raison, le phénotypage du factoriel 9x10 a été confié à une équipe d'écophysiologistes de l'Université Agronomique de Bangalore (Inde). Ces résultats acquis fin 2009 n'ont pas été intégrés dans ce travail de thèse. Pour la capacité d'extraction de l'eau du sol, des expérimentations sur d'autres espèces avaient déjà été conduites et la difficulté technique résidait ici dans le nombre d'individus à suivre. Par rapport aux expérimentations passées, il fallait multiplier le nombre d'individus par un facteur 10, en passant d'une dizaine à une centaine. Nous avons progressivement augmenté le nombre d'individus par 2 à chaque essai en essayant d'optimiser notre méthodologie. Cette dernière n'est arrivée à maturité qu'en 2010. Ce travail méthodologique nous a permis de caractériser le factoriel 5x5. Les résultats des analyses de la variabilité phénotypique et génétique de la capacité d'extraction de l'eau de ce panel ont été valorisés par une publication acceptée à *Plant Functional Biology* (Radanielson *et al.*, 2011).

Tableau II-2 : Liste des 19 lignées parentales élités développées par Syngenta (Panel 1) et identifiants des 90 hybrides issus de leur croisement factoriel (Panel 2).

L'identifiant des génotypes commerciaux est suivi du nom commercial

| Mâle Femelle | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 |
|-----------------|-----------------|----------------|----|----------------|-------------------|----|----------------|----|----|-----------------|-----|
| | | A | A1 | A2 | A3 | A4 | A5 | A6 | A7 | A8 | A9 |
| B | B1 | B2 | B3 | B4 NKMelody | B5 | B6 | B7 | B8 | B9 | B10 NKErmiss | C10 |
| C | C1 | C2 NKSanbro | C3 | C4 | C5 | C6 | C7 | C8 | C9 | | |
| D | D1 | D2 NKArena | D3 | D4 | D5 NKAlexandra | D6 | D7 | D8 | D9 | D10 | |
| E | E1 | E2 | E3 | E4 NKTekny | E5 | E6 | E7 NKArmoni | E8 | E9 | E10 | |
| F | F1 | F2 | F3 | F4 | F5 | F6 | F7 | F8 | F9 | F10 | |
| G | G1 | G2 | G3 | G4 | G5 | G6 | G7 | G8 | G9 | G10 | |
| H | H1 | H2 | H3 | H4 | H5 | H6 | H7 | H8 | H9 | H10 | |
| I | I1 NKMirasol | I2 | I3 | I4 | I5 | I6 | I7 | I8 | I9 | I10 | |

Tableau II-3 : Liste des 10 lignées parentales publiques et identifiants des 25 hybrides issus de leur croisement factoriel (Panel 3).

L'identifiant des génotypes commerciaux est suivi du nom commercial.

| Femelle | Mâle | | OPB4 | PAR6 | PPR9 | PSC8 | PST5 |
|---------|------|----|------|------|------|----------------|------|
| | FN | 1 | 11 | 1 | 2 | 3 | 4 |
| VAQ | 2 | 21 | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 |
| VDQ | 3 | 31 | 31 | 32 | 33 | 34 | 35 |
| VHQ | 4 | 41 | 41 | 42 | 43 | 44 | 45 |
| XRQ | 5 | 51 | 51 | 52 | 53 | 54 cv/Inedi | 55 |

II.2 MATERIELS ET METHODES

II.2.1 Matériel végétal

Quatre panels différents de génotypes ont été utilisés. Le **premier panel (Panel 1)** était constitué de 10 lignées femelles et de 9 lignées mâles (Tableau II-2). Ces 19 lignées représentent les principales lignées élités développées par la société Syngenta Seeds SAS. Elles ont été choisies en raison de leur bonne productivité en combinaison et de leur variabilité de réponses aux stress thermiques et hydriques. Elles constituent « le coeur » du programme tournesol de Syngenta. Le **deuxième panel (Panel 2)** était constitué des 90 hybrides issus du croisement factoriel des 9 lignées femelles et des 10 lignées mâles du premier panel. Le **troisième panel (Panel 3)** était constitué de 25 hybrides issus d'un croisement factoriel de 5 lignées mâles et 5 lignées femelles choisies parmi les lignées parentales élités développées par la recherche publique (INRA) (Tableau II-3). Le **quatrième panel (Panel 4)** était constitué de génotypes historiques, représentatifs de la variabilité existante au sein des variétés commerciales cultivées en France depuis les trente dernières années pour la phénologie, le développement végétatif et le potentiel de rendement (Tableau II-4, Vear *et al.*, 2003). Ce quatrième panel était constitué pour l'essentiel de variétés commerciales.

La phénologie a été caractérisée sur les trois premiers panels de génotypes : les 19 lignées, les 90 hybrides et les 25 hybrides. L'architecture foliaire a été caractérisée uniquement sur les deux premiers panels. Compte tenu des essais méthodologiques difficiles, les traits caractéristiques de l'accès aux ressources hydriques ont été phénotypés sur un nombre plus limité de génotypes. La capacité d'extraction de l'eau a été caractérisée sur le panel 3 et sur 13 variétés commerciales du panel 4. Pour l'architecture racinaire, une partie du panel 4 a été utilisée (8 génotypes commerciaux) plus 2 des hybrides du panel 3. Ce choix a été fait à dire d'experts en espérant maximiser la variabilité observée de l'architecture racinaire pour un nombre très limité de génotypes.

II.2.2 Expérimentations au champ (Annexe 1)

II.2.2.1 Dispositifs expérimentaux

- **Expérimentations au champ avec les 90 génotypes du panel 2 (Expts.1, 2 et 3)**

Trois essais avec les 90 génotypes du panel 2, ont été conduits en 2008 et 2009 sur le site expérimental du campus de La Valette de Montpellier SupAgro (3°90'E, 42°60'N) et sur les sites expérimentaux de Syngenta à Saint-Sauveur (01°23'E, 43°44'N) et Villenouvelle (01°37'E, 43°26'N). Ces essais sont respectivement désignés Expt.1, Expt.2 et Expt.3 (Tableau II-1).

- Expt.1 a été conduite sur une superficie totale de 2061 m². Le dispositif a été séparé en trois blocs de 527 m² dans lesquels les génotypes ont été répartis aléatoirement. Chaque bloc était délimité par une bordure de 3 rangs semée avec la variété NKTekny. Ces blocs étaient composés de 90 placettes chacune (3.3 * 1.8 m) constituée de 3 rangs de 4 plantes d'un même génotype.
- Expt.2 a été conduite sur une parcelle de 725 m² de superficie et comprenait une bordure de 0.6 m de largeur semée avec la variété NKMelody. La zone de mesure couvrait 584 m² et était constituée de six blocs. Dans chaque bloc, les génotypes ont été répartis de façon aléatoire sur 90 placettes constituées d'un rang de 6 plantes.
- Enfin, pour Expt.3, les 90 génotypes ont été répartis sur cinq sous-ensembles dénommés « planches » : les quatre premières planches contenaient 20 génotypes et la cinquième 10 génotypes. Chaque « planche » a été divisée en trois blocs. Chaque bloc était constitué de 24 placettes pour les quatre premières planches et de 12 placettes pour la dernière. Chaque placette était constituée de 4 rangs de 25 plantes. Cinq génotypes commerciaux (NKMelody, NKSanbro, NKermis, NKArmoni et NKTekny) ont été utilisés pour compléter les placettes : NKMelody et NKSanbro ont été utilisées dans toutes les « planches » et les trois autres répartis de sorte que chaque planche contienne au moins 3 génotypes commerciaux. Ces génotypes ont été utilisés comme « témoins » afin d'évaluer statistiquement l'effet planche et de le corriger.

- **Expérimentation au champ avec les 25 génotypes du panel 3 (Expt. 4)**

Un essai, dénommé pour la suite Expt.4, a été mis en place en 2007 avec les 25 hybrides du factoriel 5x5 (panel 3) sur le campus de La Gaillarde à Montpellier SupAgro (3°51'E, 43°37'N) (Tableau 1). Les 25 hybrides ont été semés avec 3 génotypes commerciaux comme témoins (NKMelody, NKSanbro, Heliasol). La bordure de la parcelle a été semée en NKMelody. Le dispositif expérimental était un essai à 3 blocs avec une répartition aléatoire des 28 génotypes dans chaque bloc. Chaque bloc contenait 28 placettes et chaque placette contenait environ 24 plantes.

- **Expérimentation au champ avec les 19 lignées parentales du panel 1 (Expt.5)**

Un essai, dénommé Expt.5, a été mis en place en 2009, sur le site expérimental de Syngenta à Saint-Sauveur, avec les 19 lignées parentales (Tableau II-2). La variété NKMelody a été semée en bordure du dispositif et entre les groupes de lignées mâles et femelles. Dans chaque bloc, les 9 lignées femelles suivaient les 10 lignées mâles toujours dans un ordre précis. Chaque génotype était représenté par un rang de 5 plantes.

Les expérimentations au champ concernent donc 5 essais et trois panels de géotypes (Panels 1, 2 et 3). Pour résumer, un récapitulatif des différences entre les dispositifs et les conditions culturales de ces essais est présenté dans le tableau suivant :

| Essais | Panel | Dispositif | | Sol | | Conduite culturale | | |
|--------|-------|------------|------------------|-----------------------|------------|--------------------|------------|----------------|
| | | Blocs | Plantes/placette | Type | Profondeur | Densité | Irrigation | Fumure de fond |
| Expt.1 | 2 | 3 | 12 | sablo-limono-argileux | 2 m | 2 | oui | oui |
| Expt.2 | 2 | 6 | 6 | limono-argileux | 1.2-1.4 m | 6 | Non | oui |
| Expt.3 | 2 | 3 | 100 | limono-argileux | 1.2-1.4 m | 7.5 | Non | oui |
| Expt.4 | 3 | 3 | 24 | argilo-limoneux | 1 m | 5.5 | oui | oui |
| Expt.5 | 1 | 3 | 6 | limono-argileux | 1.2-1.4 m | 7.5 | Non | oui |

Sur l'ensemble des essais au champ, les plantes ont été semées avec un interligne de 0.60 m. Les plantes ont ensuite été éclaircies manuellement afin d'arriver à une densité agronomique comprise entre 5.5 et 7.5 plantes par m² pour les expérimentations Expt.2, 3, 4 et 5. Sur Expt.1, la densité des plantes a été ramenée à 2 plantes par m². Cette basse densité a été choisie suite à un problème de levée pour avoir une densité de plantation homogène sur toute la parcelle.

II.2.2.2 Propriétés et suivi de l'état hydrique des sols

Sur le campus de La Valette à Montpellier (Expt.1), le sol avait une texture sablo-limono-argileuse, un pH de 8.5 et une profondeur supérieure à 2.0 m. Après un labour en profondeur, une fumure de fond a été apportée, composée de 60 U d'azote, de phosphore et de potassium, sous forme d'ammonitrate 33.5 % et de phosphate de potassium 25/25. 30 U d'azote supplémentaires ont ensuite été apportés au stade bouton étoilé (E1) sous forme d'ammonitrate 33.5 %. Le contrôle des mauvaises herbes a été fait par des binages superficiels du sol durant la phase végétative.

Sur les sites expérimentaux de Syngenta (Expts.2, 3 et 5), les sols étaient profonds (entre 1.2 et 1.4 m) et présentaient une texture limono-argileuse à argilo-limoneuse. Avant le semis, une fumure azotée de fond a été apportée et un contrôle mécanique des mauvaises herbes a été fait au début du cycle.

Sur le campus de la Gaillarde à Montpellier (Expt.4), le sol était argilo-limoneux avec une profondeur d'environ 1 m. Un apport azoté de 60 U, sous forme d'ammonitrate à 33.5 %, a été fait entre E1 et F1. Pour Expt.1, le potentiel hydrique du sol a été mesuré deux fois par semaine avec des tensiomètres (SMS 2000, SDEC®, France) installés à 3 profondeurs (0.4, 0.8, 1.5 m) à trois emplacements dans chaque bloc. Ces mesures ont permis d'estimer l'état de la réserve hydrique du sol et de déterminer les dates et les doses d'irrigation. Une irrigation était faite lorsque le tensiomètre à 0.40 m atteignait le seuil de 40 kPa. Il s'agissait de maintenir l'humidité du sol au-dessus d'un seuil pour lequel il y a un effet négatif sur le fonctionnement de la plante. L'irrigation a été faite en « couverture totale » avec des asperseurs. Au cours de Expt.1, la somme des quantités d'eau apportée par irrigation a été de 150 mm. Ce type de suivi n'a pas été fait sur les autres essais au champ. Pour les essais menés sur les sites de Syngenta (Expts.2, 3, 5), aucun apport d'eau par irrigation n'a été nécessaire, car la profondeur du sol et la pluviométrie permettaient de cultiver le tournesol dans des conditions d'alimentation hydrique non limitante sans irrigation. Sur Expt.4, un apport d'eau d'environ 300 mm a été réalisé entre les stades E1 et F1.

Tableau II-4 : Liste des géotypes commerciaux utilisés et leur année d'inscription (Panel 4).

| Géotypes | Année d'inscription |
|-----------------|----------------------------|
| Peredovik | 1960 |
| NKMirasol | 1978 |
| Primasol | 1978 |
| Albena | 1988 |
| Vidoc | 1989 |
| Santiago | 1993 |
| NKMelody | 1996 |
| NKSanbro | 1997 |
| Prodisol | 1998 |
| LG5660 | 1998 |
| Heliasol | 2000 |
| Pegasol | 2001 |
| NKTekny | 2003 |

II.2.3 Expérimentations sous serre (Expts.6, 7, 8, 9, 10 et 11)

II.2.3.1 Dispositifs expérimentaux

Six expérimentations ont été conduites dans la serre du campus de La Gaillarde de Montpellier SupAgro (43,35°N, 3°58'E) (Tableau II-1). Ces essais ont été faits entre 2005 et 2009. Les essais Expts.9 et 10 ont été conduits dans le cadre de la thèse. Par contre, les essais antérieurs ont été conduits dans le cadre de travail de Master (Expts.7, 8 et 11) et de travaux pratiques d'étudiants (Expt. 6). Ces expérimentations constituaient des études préliminaires pour évaluer l'intérêt d'une investigation à plus grande échelle de l'accès aux ressources hydriques (de 10 à 28 génotypes étudiés).

- Les cinq premières expérimentations (Expts.6 à 10) ont été conduites pour analyser la variabilité génotypique de l'extraction de l'eau. Elles ont été menées dans des pots de 8 L contenant environ 7 kg de substrat à une humidité pondérale de 10 %. Le génotype commercial NKMelody était commun à tous les essais pour être utilisé comme témoin. 2 autres génotypes commerciaux (NKSsanbro et Prodisol) et 2 hybrides expérimentaux (VAQxPAR6, XRQxPST5) ont été communs à 4 des 5 essais conduits. Les 25 hybrides du factoriel 5x5 ont été utilisés sur les deux essais Expt.9 et Expt.10.
- Une expérimentation, dénommée Expt.11, a été conduite pour analyser la variabilité génotypique de l'architecture racinaire au stade de la floraison sur 10 génotypes (Tableau II-4). Des colonnes de sol, de 1.5 m de haut et de 0.2 m de diamètre, remplies de substrat ont été utilisées.

En serre, les plantes ont été cultivées dans un substrat composé à volume égal de terre végétale, de sable et de terreau. Quatre à cinq graines par pot ont été semées à 0,01 m de profondeur. Après la levée, la densité a été ramenée à 1 plante par pot lorsque 4 à 6 feuilles étaient émises. Les pots ont été disposés de manière à avoir une densité agronomique de 6 plantes par m². Il y avait 5 à 6 répétitions par génotype. Ces répétitions étaient groupées. Toutes les plantes ont été irriguées de 1 à 4 fois par jour avec une solution nutritive (Hoagland, N/10) afin d'éviter toute carence hydrominérale.

II.2.3.2 Propriétés et suivi de l'état hydrique des substrats

Pour la caractérisation de la capacité d'extraction de l'eau sur les essais Expts6 à 10, à un stade donné de développement de la plante, l'irrigation était arrêtée pour permettre à la plante de dessécher le substrat jusqu'à la mort de la plante. Les stades d'arrêt des irrigations étaient compris entre les stades de 6 feuilles (B6) et de bouton étoilé (E1) suivant les expérimentations. La veille du début de traitement expérimental, les pots étaient saturés en eau. Après une nuit de drainage, ils ont été ensachés dans des sacs plastiques, afin d'éviter toute évaporation du sol. Sur Expt.6, des plantes ont été maintenues irriguées après le début du traitement expérimental pour constituer un traitement « témoin ». Pour 4 pots par génotype, l'irrigation a été conduite de manière à maintenir l'état hydrique du sol à un niveau de la fraction d'eau transpirable du sol (FTSW) supérieur à 0.9 où aucun processus de la plante n'est affecté par l'état hydrique du sol. La fraction d'eau transpirable est un indice de contrainte hydrique utilisé pour caractériser l'état hydrique du sol. Elle est estimée comme le rapport entre l'eau transpirable disponible du sol (ATSW) et la quantité d'eau totale contenue dans le sol entre son humidité à sa capacité de rétention et son humidité à laquelle la transpiration de la plante ne représente plus que 10 % de sa transpiration maximale (TTSW) (Sinclair et Ludlow, 1986). L'eau totale transpirable (TTSW) de chaque pot a été calculée comme la différence entre le poids initial du pot au début du traitement expérimental et d'un poids estimé à 10 % de teneur en eau. L'eau disponible transpirable (ATSW) a été estimée comme la différence entre le poids journalier du pot et ce poids estimé. FTSW est donc ensuite calculé comme le rapport entre ATSW et TTSW.

Pour résumé, les expérimentations sous serre concernent six essais et deux panels de génotypes (Panel 3 et 4).

- La caractérisation de la capacité d'extraction de l'eau a été faite sur 5 essais (Expts.6 à 10) constitués de cultures en pot plastique de 8l.
- La caractérisation de l'architecture du système racinaire a été faite sur un essai exploratoire, Expt.11 où les plantes ont été cultivées sur des colonnes de sol de 1.50 m de hauteur.
- Le substrat utilisé sur l'ensemble des essais était constitué d'un mélange à volume égal de sable de terreau et de terre végétale
- Les génotypes ont été représentés par 5 plantes dans les essais Expts.6 à 7 et par 6 plantes dans Expts.8 à 11.

Tableau II-5 : Caractéristiques des conditions de cultures et des conditions climatiques des différents essais.

Tm, Température moyenne de la période d'essai du semis à la récolte (°C) ; P, Pluviométrie totale de la période d'essai du semis à la récolte (mm) ; irrigation, somme de la quantité d'eau apportée par irrigation sur les parcelles durant la période d'essai du semis à la récolte (mm) ; Rg, moyenne du cumul journalier de rayonnement global incident durant la période entre 60 et 150 jours après semis (JAS) correspondant à la phase reproductive ($\text{MJ m}^{-2} \text{j}^{-1}$) ; Tmin, Température minimum perçue par la plante durant la période entre 60-150 JAS (°C) ; Tmax, Température maximum perçue par la plante durant la période entre 60-150 JAS (°C). Pour les valeurs moyennes sont indiquées les valeurs \pm écartype.

| Essai | Densité (pl.m^{-2}) | Tm (°C) | P (mm) | Irrigation (mm) | Rg (50-150 JAS) ($\text{MJ m}^{-2} \text{j}^{-1}$) | Tmin (50-150 JAS) (°C) | Tmax (50-150 JAS) (°C) |
|--------|-----------------------------------|------------|-----------|--------------------|--|------------------------------|------------------------------|
| Expt.1 | 2 | 21 \pm 3 | 163 | 150 | 29 \pm 6 | 5 | 35 |
| Expt.2 | 6 | 18 \pm 4 | 171 | - | 21 \pm 5 | 3 | 36 |
| Expt.3 | 7.5 | 18 \pm 4 | 220 | - | 22 \pm 7 | 4 | 36 |
| Expt.4 | 5.5 | 21 \pm 3 | 96 | 300 | 24 \pm 5 | 11 | 35 |
| Expt.5 | 7.5 | 20 \pm 3 | 154 | - | 21 \pm 7 | 6 | 38 |

Tableau II-6 : Caractéristiques des conditions d'expérimentations sous serre.

Tm, Température moyenne de la période d'essai (°C) ; VPD, moyenne du déficit de pression de vapeur durant l'essai ; PAR, moyenne du cumul journalier de rayonnement photosynthétiquement actif durant l'essai ($\text{mol m}^{-2} \text{j}^{-1}$). Pour les valeurs moyennes sont indiquées les valeurs \pm écartype. Les stades correspondent à la description des stades de développement du tournesol proposée par le CETIOM (2004).

| Expérimentation | Temperature (°C) | VPD (kPa) | PAR ($\text{mol m}^{-2} \text{j}^{-1}$) | Stade de début du cycle de dessèchement |
|-----------------|---------------------|-----------------|--|---|
| Expt.6 | 19 \pm 2 | 1.27 \pm 0.20 | 9 \pm 2 | B6 |
| Expt.7 | 22 \pm 2 | 1.26 \pm 0.58 | 12 \pm 2 | E1 |
| Expt.8 | 25 \pm 1 | 1.20 \pm 0.21 | 18 \pm 3 | B12 |
| Expt.9 | 23 \pm 1 | 1.33 \pm 0.30 | 8 \pm 2 | B18-20 |
| Expt.10 | 23 \pm 0 | 1.37 \pm 0.25 | 6 \pm 2 | E1 |
| Expt.11 | 23 \pm 2 | 1.30 \pm 0.30 | 7 \pm 2 | |

II.2.4 Conditions climatiques

Pour Expts.1 et 4 et tous les essais sous serres, les données météorologiques ont été mesurées par une station météorologique composée d'un capteur de mesure du rayonnement photosynthétiquement actif (PAR) (SKP 215, Skye (Instruments Ltd., Landringdod Wells, Royaume-Uni) et d'une sonde thermo-hygrométrique pour mesurer la température et l'humidité (HMP45AC, Vaisala, Helsinki, Finland). De plus, au champ, un pluviomètre (SBS500, Campbell Scientific, Shepshed, Royaume-Uni) et un anémomètre à coupelles (A100R, Campbell Scientific, Shepshed, Royaume-Uni) ont été utilisés. Les données étaient enregistrées toutes les 20 secondes par une centrale d'acquisition de données (LTD-CR10 Wiring Panel, Campbell Scientific, Shepshed, Royaume-Uni) avec un calcul et un enregistrement des moyennes toutes les 30 min.

Pour Expts.2, 3 et 5, les conditions climatiques étaient suivies avec des stations ADCON® (AIS, Vienne, Autriche). Les variables mesurées étaient la température de l'air, l'humidité relative, le rayonnement global, la pluviométrie et la vitesse du vent. Les données étaient relevées toutes les 15 min, transmises par un réseau GSM et enregistrées sur un serveur informatique relié à une base de données de Syngenta.

Au champ, la température moyenne durant le cycle de culture était de 21 °C sur les deux sites de Montpellier (Expts.1 et 4) avec un maximum durant la phase reproductive de 35 °C (Tableau II-5). Sur Expt.2 et Expt.3, la température moyenne était de 18 °C avec un maximum durant la phase reproductive de 36 °C. La température minimale durant cette phase était comprise entre 3 et 11 °C pour les cinq essais. Durant la phase reproductive, le cumul de rayonnement global incident a été compris entre 21 et 29 MJ m⁻² pour, respectivement, Expt.1 et Expt.2. La pluviométrie totale sur le cycle était comprise entre 163 mm (Expt.1) à 220 mm (Expt.3) suivant les essais. Durant le cycle de développement des 25 géotypes du factoriel 5x5 (Expt.4), la pluviométrie totale a été de 96 mm.

Sous serre, les températures journalières étaient comprises entre 16 à 33 °C (Tableau II-6). Ces conditions ont été menées de manière à ne pas entraîner de stress thermique pour les plantes (Connor et Hall, 1997). Le déficit de pression de vapeur était compris entre 2.1 et 2.9 kPa. Un éclairage artificiel a été utilisé pour allonger la photopériode à 12 h. Son intensité était d'environ 250 μmol m⁻² s⁻¹ de PAR au sommet des plantes. Les valeurs moyennes de PAR cumulé par jour étaient comprises entre 6 et 12 mol m² j⁻¹.

| Germination-levée | | Phase végétative | | Phase bouton floral | |
|---|---|--|--|---------------------|--|
|  <p>Stade A1 (1.0) Apparition des hypocotyles en crosse.</p> |  <p>Stade A2 (1.1) Emergence des cotylédons et premières feuilles visibles.</p> |  <p>Stade B3-B4 (2.3-2.4) La seconde paire de feuilles opposées apparaît et a environ 4 cm de long ; les pétioles sont visibles du dessus.</p> |  <p>Stade E1 (3.1) Apparition du bouton floral étroitement inséré au milieu des jeunes feuilles : STADE BOUTON ÉTOILÉ.</p> | | |
| Phase bouton floral | | Floraison | | | |
|  <p>Stade E2 (3.2) Le bouton se détache de la couronne foliaire, les bractées sont nettement distinguables des feuilles. Son diamètre varie de 0,5 à 2 cm.</p> |  <p>Stade E4 (3.4) Le bouton est nettement dégagé des feuilles, son diamètre varie de 5 à 8 cm, il demeure horizontal. Une partie des bractées se déploie.</p> |  <p>Stade F1 (4.1) Le bouton floral s'incline ; les fleurs ligulées sont perpendiculaires au plateau.</p> |  <p>Stade F3.2 (4.3) Les trois cercles de fleurs les plus externes ont leurs anthères visibles et déployés et leurs stigmates déployés. Les trois cercles suivants ont leurs anthères visibles et déployés.</p> | | |
| Maturation | | | | | |
|  <p>Stade M0 (5.0) Chute des fleurs ligulées. Le dos du capitule est encore vert.</p> |  <p>Stade M2 (5.2) Le dos du capitule est jaune. Les bractées sont aux 3/4 brunes. L'humidité de la graine avoisine 2025 %.</p> |  <p>Stade M3 (5.3) Le dos du capitule est marbré de brun. Les bractées sont brunes. La tige se dessèche. L'humidité de la graine avoisine 15 %.</p> |  <p>Stade M4 (5.4) Tous les organes de la plante sont bruns foncés. L'humidité de la graine avoisine 10 %.</p> | | |

Figure II-1 : Descriptif des stades phénologiques clés du cycle de développement du tournesol.

II.2.5 Mesures phénotypiques

II.2.5.1 Caractérisation des stades phénologiques de la plante

Au champ, 2 à 3 fois par semaine, le stade phénologique des plantes a été suivi sur l'ensemble des essais. Pour Expts.6 à 10, au début du traitement expérimental, une caractérisation du stade phénologique des plantes a aussi été faite. Ces notations ont été réalisées selon la grille de notation des stades phénologiques proposée par le CETIOM (2004) (Figure II-1).

- **La levée (A2)**

La date de levée des plantes a été évaluée pour chaque essai en considérant que le stade A2 était atteint lorsque 50 % des plantules avaient leurs cotylédons visibles et étalés.

- **Le stade de la floraison (F1)**

Une plante a atteint le stade de la floraison lorsque les anthères des trois cercles de fleurons externes du capitule sont visibles et dégagées. À chaque passage, une notation binaire (0,1) a été réalisée pour chaque plante observée selon qu'elle avait oui (1) ou non (0) atteint le stade. Ce stade de développement a été suivi sur toutes les plantes du génotype dans chaque bloc pour les Expts.1, 2 et 5. Pour, Expts.3 et 4, le stade F1 a été suivi sur 6 plantes choisies par génotype dans chaque bloc.

- **Le stade de la maturité physiologique de récolte (M3)**

L'estimation du stade de la maturité physiologique (M3) a été faite pour Expts.1, 2 et 4. Le stade M3 est ici défini comme le stade où la teneur en eau des graines atteint une teneur en eau égale ou inférieure à 10 %. Des prélèvements d'échantillons de graines à différentes dates ont donc été faits pour suivre la teneur en eau des graines. Le suivi de la teneur en eau des graines était complété avec des observations visuelles de la sénescence des feuilles, du dessèchement de la tige, du réceptacle du capitule et de ses bractées comme proposé par le CETIOM (2004). Ces observations visuelles, habituellement utilisées au champ pour estimer la date optimale de récolte, étaient insuffisantes dans les conditions expérimentales des essais. : les différents symptômes proposés par le CETIOM ne se synchronisent pas lorsque la densité est faible ou lorsque l'irrigation est importante pendant le développement reproducteur.

Pour Expt.1, un prélèvement de graines a été réalisé à 117 jours après semis (JAS) sur l'ensemble des 90 génotypes étudiés. De 50 à 200 g de graines étaient prélevés par génotype dans chaque bloc. D'autres prélèvements ont aussi été réalisés avant et après cette date, sur 15 génotypes couvrant la gamme de précocité observée pour les 90 génotypes. Ces prélèvements ont été faits à 103 JAS et 110 JAS sur 5 génotypes et à 110 JAS sur les 10 autres génotypes, puis enfin à la récolte pour tous les génotypes.

Pour Expt.2, trois prélèvements ont été réalisés à 30, 40 et 50 jours après la floraison moyenne observée au champ, soit, respectivement 98, 108 et 118 JAS. Les prélèvements ont été faits seulement sur 3 blocs sur 6 et sur deux plantes par bloc pour chaque génotype. Environ 30 graines ont été échantillonnées par plante à 98 JAS et à 108 JAS. Toutes les graines du capitule ont été prélevées à 118 JAS.

Pour Expt.4, un seul prélèvement de graines a été fait à 117 JAS pour tous les génotypes. De 30 à 100 g de graines ont été prélevés par génotype dans chaque bloc.

Après chaque prélèvement, les échantillons de graines ont été pesés pour avoir le poids frais. Les graines ont été ensuite passées à l'étuve à 60 °C pendant 48 h, puis pesées pour obtenir leur poids sec.

II.2.5.2 Caractérisation de l'architecture de la plante

Au stade F1, à l'échelle d'une placette, le nombre de feuilles total ($N_{fmax_{gen}}$) a été déterminé, en prenant en compte le nombre de phytomères émis sur 12, 4 et 5 plantes, respectivement pour Expt.1, Expt.3 et Expt.5.

Pour Expts.3 et 5, la longueur et la largeur d'une feuille sur 3 de chaque plante suivie ont été mesurées. Pour chaque feuille mesurée, la position en termes de rang d'insertion depuis la base de la tige a été notée. À noter que pour les lignées mâles ramifiées de Expt.5, les mesures n'ont été faites que sur l'axe principal des plantes.

Sous serre, pour Expts.6 à 10, des mesures de longueur et de largeur d'une feuille sur trois ont aussi été réalisées sur chaque plante représentative d'un génotype au début du traitement expérimental. Ces mesures ont été utilisées pour estimer la surface foliaire totale des plantes au début du dessèchement du pot.

II.2.5.3 Caractérisation du dessèchement des pots

Pour Expts.6 à 10, durant le traitement expérimental, les pots ont été pesés quotidiennement à la même heure pour suivre l'évolution de l'état hydrique du sol et de la transpiration des plantes. Lorsque la perte en eau des pots était constante sur 2 ou 3 jours successifs et inférieure à 20 g d'eau par jour, les plantes étaient récoltées.

II.2.5.4 Prélèvements pour les mesures de biomasse des plantes

Sur Expt.11, pour chaque plante ayant atteint le stade de la floraison, les parties aériennes des plantes ont été prélevées. Elles ont été mises à l'étuve à 60 °C pendant 48h puis pesées pour en estimer la biomasse sèche. Les mesures de caractérisation de l'architecture racinaire des plantes ont été faites à

partir de prélèvements destructifs du système racinaire par strate de sol. Les prélèvements ont été faits par strate de 0.1 m pour les premières 0.20 m de couche de sol et par strate de 0.2 m pour le reste du pot. Pour chaque strate, les racines ont été séparées du substrat par tamisage et plusieurs lavages successifs à l'eau. Les racines de diamètre supérieur à 2 mm ont été séparées des plus fines pour constituer les racines dites « structurelles ». Les plus fines ont été classées comme les racines dites « fonctionnelles » mises en œuvre lors de l'extraction de l'eau. Un échantillon de 2 m linéaires de racines fonctionnelles a été prélevé dans la première strate de sol pour chaque génotype. La biomasse sèche de ces trois échantillons de racines par strate a ensuite été déterminée par pesée après passage à l'étuve à 60 °C pendant 48h.

II.2.6 Variables calculées

II.2.6.1 Calcul du temps thermique depuis la levée

Le temps thermique (TT, °Cj) a été calculé comme la somme des températures efficaces journalières depuis le stade A2. La température efficace a été calculée à partir de la température moyenne de l'air et d'une température de base (Tb) de 4.8 °C commune à tous les génotypes (Granier et Tardieu, 1998).

II.2.6.2 Calcul de la date thermique de la floraison

La date thermique de floraison (TTF1) a été exprimée en cumul de temps thermique entre le stade A2 et la date de la floraison (F1). F1 a été considéré comme atteint lorsque 50 % des plantes d'un même génotype pour chaque bloc suivies avaient atteint ce stade. TTF1 a été estimée avec un ajustement logistique entre la proportion de plantes ayant atteint le stade floraison à chaque date d'observation et le temps thermique cumulé à cette date.

$$P(t) = \frac{1}{1 + \exp(4b(a - TT(t)))} \quad (\text{Eq.1})$$

Avec P, proportion observée de plantes ayant fleuri ; TT, temps thermique cumulé à la date d'observation t (°Cj) ; a, date thermique à laquelle 50 % des plantes atteignent le stade cible F1 ; b, valeur de la dérivée de la fonction à la date t où $P(t)=0.5$.

Pour Expt.5, la date thermique de la floraison pour chaque lignée a été estimée pour l'ensemble de la parcelle d'essai. Les proportions de plantes ont été calculées sur toutes les plantes suivies et non par bloc de répétition.

II.2.6.3 Calcul de la date thermique de la maturité physiologique

L'estimation de la date thermique de la maturité physiologique (TTM3) a été faite à partir du suivi du dessèchement des graines. L'humidité des graines prélevées au temps t (Te_t , %) a été estimée comme la proportion d'eau contenue dans les graines calculée à partir de leur poids frais et sec.

$$Te_t = \frac{Pf - Ps}{Pf} 100 \quad (\text{Eq.2})$$

Avec Te_t , teneur en eau des graines (%); Pf , poids frais des graines (g); Ps , poids sec des graines (g).

Une régression linéaire entre la teneur en eau des graines et le temps thermique écoulé depuis la floraison (TT_{t-F1}) a été établie. Pour chaque génotype, une date de prélèvement des graines correspond à une valeur de TT_{t-F1} . Selon la variabilité de la date thermique de la floraison des génotypes, différentes valeurs de TT_{t-F1} ont été obtenues.

$$Te_t = \alpha TT_{t-F1} + \beta \quad (\text{Eq.3})$$

Avec Te_t , humidité des graines prélevées au temps t (%); α , vitesse de dessèchement des graines; β , intercepte de la régression avec l'axe des ordonnées; TT_{t-F1} , temps thermique cumulé depuis la floraison (F1) ($^{\circ}\text{Cj}$).

La vitesse de dessèchement des graines (α) est une variable dépendante de l'environnement. Elle dépend de l'humidité de l'air, de la température et de la taille des graines. La relation ainsi établie est statistiquement unique pour chaque situation expérimentale et indépendante du génotype (Rondanini *et al.*, 2007; 2009). Elle a été établie pour chaque essai.

La teneur en eau observée pour une placette renseignait sur l'état de dessèchement des graines au moment du prélèvement. Le temps thermique nécessaire (ΔTT_i) pour que les graines atteignent la teneur en eau de 10 % (stade M3) a été calculé pour chaque placette à partir de la vitesse de dessèchement α des graines de l'essai :

$$\Delta TT_i = \frac{10 - Te_t}{\alpha} \quad (\text{Eq.4})$$

Avec ΔTT_i , temps thermique nécessaire pour la placette i d'atteindre le stade de maturité physiologique à partir de la date de prélèvement t ($^{\circ}\text{Cj}$); α , vitesse de dessèchement des graines de l'essai ($\% \text{ } ^{\circ}\text{Cj}^{-1}$); Te_{it} , teneur en eau des graines de la placette i à la date de prélèvement t (%)

TTM3 a donc été calculée comme la somme de la date thermique de la floraison de la placette (TTF1), du temps thermique écoulé depuis la floraison de la placette (TT_{t-F1}), de la date (t) de prélèvement des

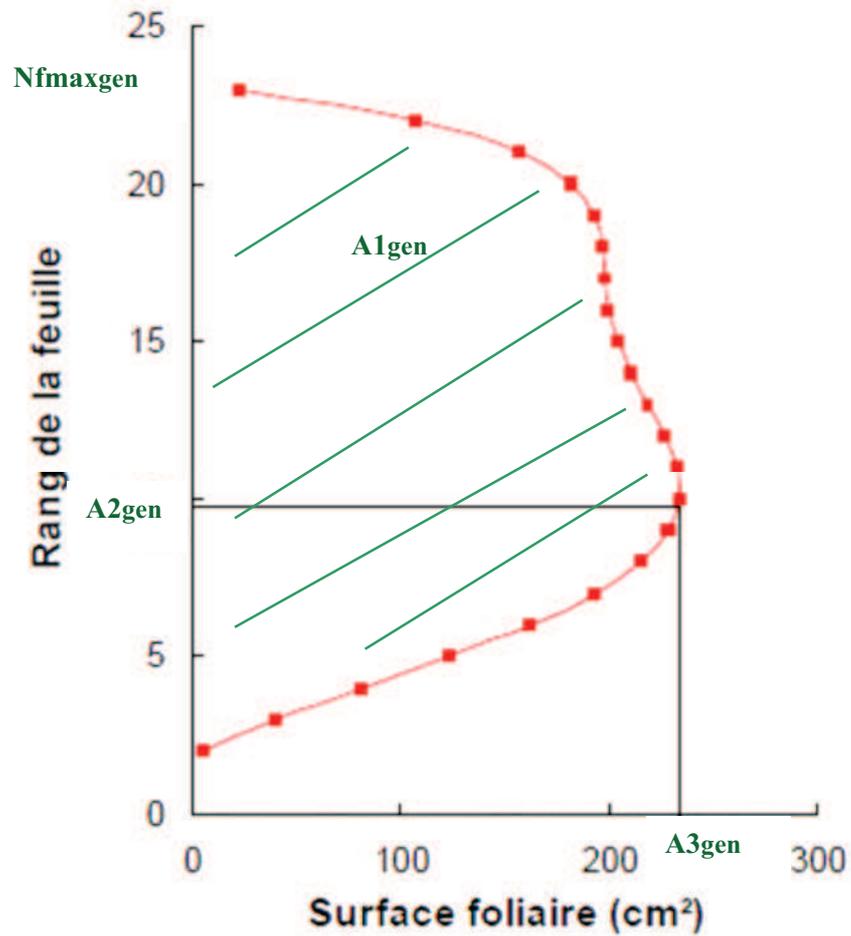


Figure II-2 : Exemple d'un ajustement polynomial de la surface foliaire individuelle des feuilles en fonction de leur rang d'insertion.

Les traits architecturaux : nombre de feuilles total ($Nf_{max_{gen}}$), surface foliaire totale de la plante ($A1_{gen}$), position de la plus grande feuille ($A2_{gen}$) et surface de la plus grande feuille ($A3_{gen}$), estimés à partir de l'équation (Eq.7) sont indiqués sur le profil. $A1_{gen}$ est la somme des surfaces foliaires individuelles de toutes les feuilles de la plante.

graines et enfin du temps thermique nécessaire pour que ces graines atteignent 10 % d'humidité (ΔTT).

$$TTM3_i = TTF1_i + TT_{t-F1_i} + \Delta TT_i \quad (\text{Eq.5})$$

Avec $TTM3_i$, date thermique de maturité physiologique de la placette i ($^{\circ}Cj$) ; $TTF1_i$, date thermique de floraison de la placette i ($^{\circ}Cj$) ; TT_{t-F1_i} , temps thermique cumulé depuis la floraison (F1) de la placette i à la date t ($^{\circ}Cj$) ; ΔTT_i , temps thermique nécessaire pour la placette i d'atteindre le stade de maturité physiologique à partir de la date de prélèvement t ($^{\circ}Cj$).

Pour Expt.1, l'humidité des graines aux trois dates de prélèvements était comprise entre 44.8 et 12.7 %. Ces gammes de valeurs correspondent principalement à des teneurs en eau de graines en phase de dessiccation passive (Rondanini *et al.*, 2007 ; 2009). Les valeurs de teneur en eau des graines prélevées à partir de 126 JAS n'ont pas été utilisées pour la régression parce que les plantes avaient dépassé leur maturité physiologique. Les teneurs en eau des graines prélevées à 117 JAS ont par la suite servi à calculer ΔTT_i et $TTM3$.

Pour Expt.2, la régression linéaire a été établie pour les teneurs en eau des graines prélevées à 40 jours après floraison moyenne de la parcelle (JAF). À cette date, l'humidité des graines était comprise entre 38.9 et 3.7 %. Seules les teneurs en eau des graines prélevées à 40 JAF ont été conservées. Les graines prélevées à 30 JAF étaient encore dans leur phase d'embryogenèse et les graines prélevées à 50 JAF avaient dépassé leur maturité physiologique.

Pour Expt.4, les teneurs en eau des graines prélevées à 117 JAS variaient de 60 à 4 %. Les placettes supérieures à 40 % n'ont pas été utilisées pour établir la régression linéaire sur cet essai. Pour l'ensemble des essais, les valeurs du coefficient de détermination obtenue étaient comprises entre 0.23 à 0.45 et étaient toutes significatives ($p < 0.001$).

II.2.6.4 Calcul de la surface foliaire

La surface foliaire individuelle des feuilles mesurées a été estimée par le produit de la longueur et de la largeur des limbes et d'un coefficient de 0.664 selon l'équation proposée par Lecoeur *et al.* (2011) :

$$Sf_i = L_i \cdot l_i \cdot 0.664 \quad (\text{Eq.6})$$

Avec Sf_i , surface foliaire de la feuille i (cm^2) ; L_i , longueur de la feuille i (cm) ; l_i , largeur de la feuille i (cm) ; i , rang d'insertion de la feuille mesurée sur l'axe de la tige

Pour Expt.3, au moment des mesures les deux premières paires de feuilles étaient déjà sénescentes et n'ont pas pu être mesurées. Une hypothèse a donc été faite en attribuant à la première paire de feuilles au rang 1 et 2 une surface foliaire individuelle de 15 cm^2 et à la deuxième paire de feuilles au rang 3 et 4 une surface foliaire individuelle de 55 cm^2 (Dosio *et al.*, 2003).

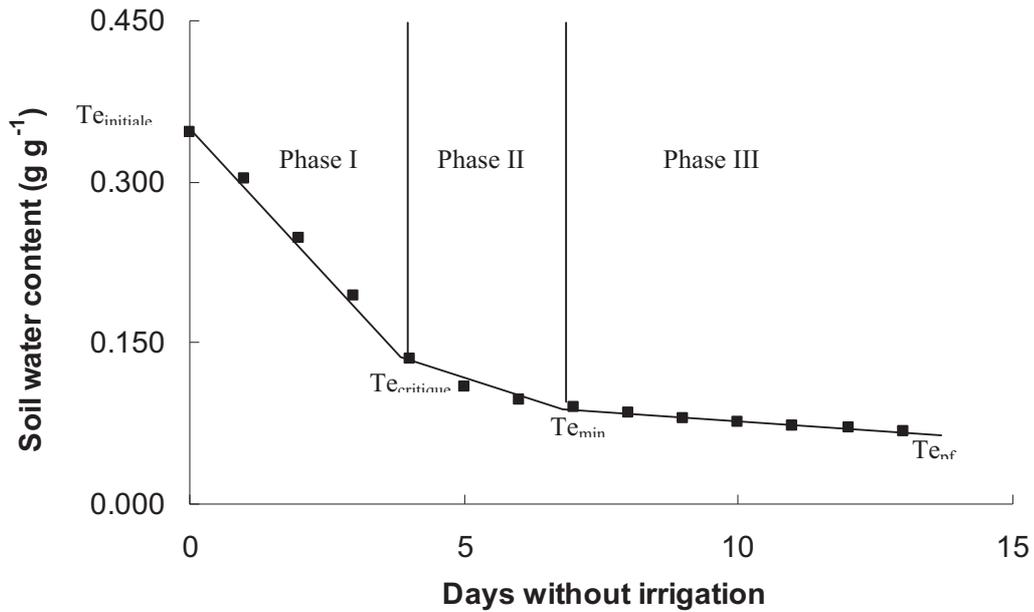


Figure II-3 : Teneur en eau du sol en fonction du nombre de jours écoulés depuis l'arrêt de l'irrigation.

Trois phases d'évolution de la transpiration foliaire sont représentées : Phase I de transpiration maximale de la plante, la teneur en eau du sol est suffisante pour couvrir les besoins de la plante ; Phase II de régulation stomatique, la teneur en eau du sol atteint une valeur critique pour laquelle la transpiration de la plante commence à être affectée ; Phase III de conductance épidermique, la teneur en eau du sol est en dessous de la teneur en eau minimale pour l'extraction de l'eau et ne permet plus à la plante de garder ses stomates ouverts. Chaque point représente la teneur en eau journalière du pot. $T_{e_{initiale}}$: Teneur en eau du sol au début du cycle de dessèchement ; $T_{e_{critique}}$, teneur en eau critique où la transpiration de la plante commence à être affectée par le déficit hydrique $T_{e_{min}}$, teneur en eau minimale pour l'extraction de l'eau du sol ; $T_{e_{pf}}$, teneur en eau au point de flétrissement de la plante

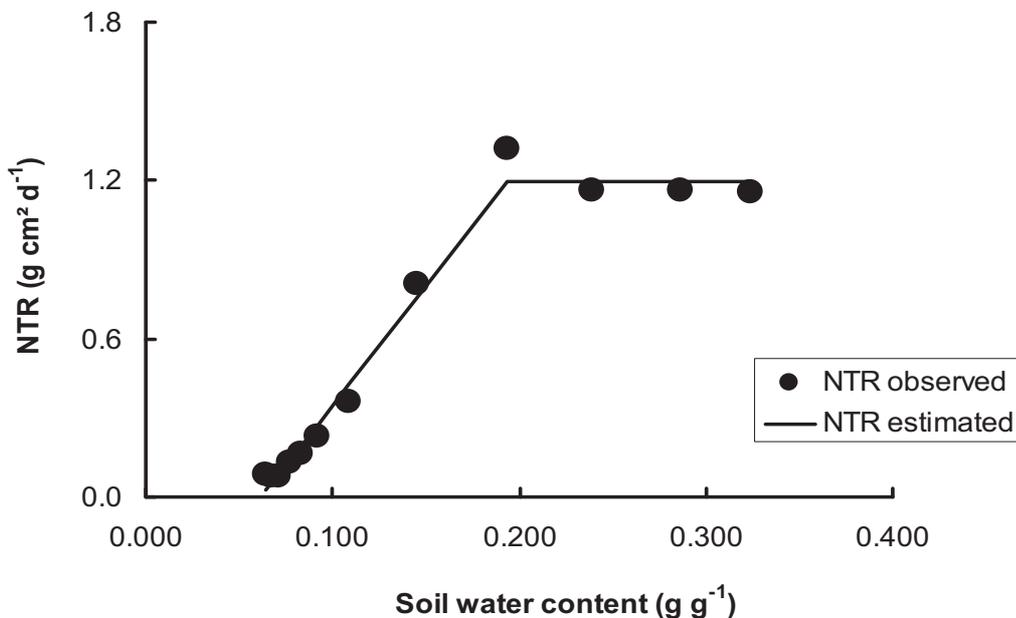


Figure II-4 : Transpiration normalisée des plantes en fonction de la teneur en eau du sol.

Les traits correspondent à un ajustement bilinéaire. Chaque point représente la transpiration journalière de la plante par unité de surface foliaire.

Pour chaque plante, la surface individuelle $Sf(i)$ de toutes les feuilles a été estimée à l'aide d'un ajustement polynomial d'ordre 5, entre les surfaces foliaires individuelles et les rangs d'insertion sur la tige correspondant comme suit (Figure II-2) :

$$Sf (i) = \sum_{k=0}^5 a_k i^{5-k} \quad (\text{Eq.7})$$

Avec $Sf(x)$, surface foliaire de la feuille à l'insertion i à partir de la base de la tige de la plante (cm^2) ; a_k , coefficient du polynôme à l'ordre k ; i , rang d'insertion de la feuille sur la tige de la plante en comptant à partir de la base de la tige.

À partir de cet ajustement, la surface foliaire totale de la plante ($A1_{\text{gen}}$, cm^2) a été calculée comme la somme des surfaces individuelles de toutes les feuilles de la plante.

$$A1_{\text{gen}} = \sum_{i=1}^{i = N_{\text{fmaxgen}}} Sf (i) \quad (\text{Eq.8})$$

Avec $A1_{\text{gen}}$, surface foliaire totale de la plante (cm^2) ; $Sf(i)$, surface foliaire individuelle de la feuille au rang d'insertion i (cm^2) ; N_{fmaxgen} , nombre de feuilles total (cm^2).

Enfin, la position de la plus grande feuille ($A2_{\text{gen}}$) correspondant au rang d'insertion de la feuille qui présente la plus grande surface (Sf_{max}), a été relevée ; ainsi que la surface foliaire de la plus grande feuille ($A3_{\text{gen}}$, cm^2) correspondant au maximum des surfaces foliaires individuelles des feuilles d'une plante.

$$A2_{\text{gen}} = i_{Sf_{\text{max}}} \quad \text{avec} \quad Sf_{\text{max}} = \max (Sf (i)) \quad (\text{Eq.9})$$

$$A3_{\text{gen}} = Sf (A2_{\text{gen}})$$

Avec $Sf(i)$, surface foliaire de la feuille au rang d'insertion i (cm^2) ; $i_{Sf_{\text{max}}}$, rang d'insertion de la plus grande feuille de la plante ; Sf_{max} , maximum de la surface foliaire individuelle des feuilles de la plante (cm^2).

II.2.6.5 Calcul de la teneur en eau minimale d'extraction de l'eau

- **La transpiration**

La transpiration journalière par m^2 de feuille de chaque plante de Expts.6 à 10 a été calculée comme la différence entre deux pesées journalières successives divisée par la surface foliaire totale de la plante. Cette variable est comparable à une densité de flux. La surface foliaire des plantes des traitements avec un dessèchement du sol a été considérée comme constante du fait de l'arrêt très rapide de l'expansion foliaire avec la baisse de la teneur en eau du sol.

Une transpiration maximale de référence par génotype a aussi été calculée (TR_{max}) pour chaque expérimentation. Pour Expts.7, 8, 9 et 10, TR_{max} a été estimée comme la transpiration moyenne des 2

ou 4 premiers jours du début du cycle de dessèchement, période pendant laquelle la teneur en eau n'avait pas atteint un niveau suffisamment bas pour affecter la transpiration de la plante. Pour Expt.6, TR_{max} a été calculée journalièrement pour chaque génotype comme la transpiration des plantes irriguées représentatives de chaque génotype.

Une transpiration relative à une transpiration de référence a été calculée comme suit :

$$NTR_{i,gen} = \frac{TR_{i,gen}}{TR_{max,gen}} \quad (\text{Éq. 10})$$

Avec $NTR_{i,gen}$ transpiration normalisée de la plante i représentative du génotype gen ; $TR_{i,gen}$, transpiration journalière par unité de surface foliaire ; $TR_{max,gen}$, transpiration maximale du génotype.

Cette variable est comparable au rapport entre évapotranspiration réelle et évapotranspiration maximale (ETR/ETM) très utilisé par les agronomes pour estimer le niveau de satisfaction des besoins en eau d'une culture ou le niveau de déficit hydrique subi par la plante.

- **Caractérisation de l'état hydrique du sol**

L'état hydrique du sol a été caractérisé par sa teneur en eau. Le suivi de la perte en eau des pots a permis d'établir une courbe de dessèchement des pots à partir de la teneur en eau à la capacité de rétention (Figure II-3). Cette dynamique de dessèchement a ainsi permis de définir trois variables d'état i) la teneur en eau initiale ou teneur en eau à la capacité de rétention au début du cycle de dessèchement (Te_i) ; ii) la teneur en eau à partir de laquelle la conductance stomatique commence à diminuer ($Te_{critique}$) ; iii) la teneur en eau du substrat au point du flétrissement des plantes lorsque toutes les feuilles ont perdu leur turgescence (Te_{pf}).

Un ajustement bilinéaire de la transpiration normalisée de la plante et la teneur en eau du sol durant le cycle de dessèchement a été fait pour chaque pot (Figure II-4). Deux valeurs caractéristiques ont été estimées. L'intersection entre les 2 droites correspond à la teneur en eau du sol critique ($Te_{critique}$) pour laquelle les stomates commencent à se fermer en réponse au déficit hydrique du sol (Sinclair et Ludlow, 1986). Sinclair et Ludlow (1986) proposent également de définir une teneur en eau du sol minimale (Te_{min}) pour laquelle la fermeture des stomates serait complète et les pertes en eau de la plante sont dues uniquement à la transpiration cuticulaire. Cette valeur serait atteinte lorsque la transpiration de la plante relativement à celle d'une plante bien irriguée serait de 10 % ou $NTR = 0.1$. (Lecoeur et Sinclair, 1996 ; Sinclair, 2005)

Afin de pouvoir comparer tous les génotypes pour toutes les expérimentations, il fallait pouvoir comparer des génotypes qui n'étaient pas présents en même temps dans une même expérimentation et également éliminer les différences entre expérimentations dues aux caractéristiques changeantes du substrat. Bien que la composition des substrats soit théoriquement identique entre expérimentations, la nature de la matière organique différait suivant sa composition et son degré d'humification.

Ces caractéristiques influent considérablement la teneur en eau initiale. Une matière organique composée majoritairement de fibres de sphaignes mal décomposées donne un substrat avec une teneur en eau initiale très élevée. Par contre, une matière organique fortement humifiée va permettre un bon contact entre les racines et le complexe argilo-humique. Dans cette situation, les teneurs au point de flétrissement permanent vont être plus basses. Pour pouvoir comparer les génotypes entre eux et tamponner les différences de comportement des substrats entre expérimentations, un indice a été calculé comme suit :

$$IE_{gen} = \frac{Te_{min}}{Te_{min, NKMelody}} \quad (\text{Eq.11})$$

Avec Te_{min} et $Te_{min, NKMelody}$, teneur en eau minimale pour l'extraction de l'eau du sol du génotype et de la variété NKMelody

Le génotype NKMelody a été choisi comme référence parce qu'il était présent dans tous les essais et qu'il a un comportement moyen pour l'extraction de l'eau (Cottet, comm. Pers.).

Toutes les teneurs en eau du sol sont des estimations indirectes faites à partir de la pesée des pots. Pour vérifier la validité de ces estimations, la teneur en eau à la mise en place et à la fin des essais a été directement mesurée sur des échantillons de sol prélevés au début et à la fin des expérimentations. Ces échantillons ont été immédiatement pesés pour le poids frais (Pf_{sol}) et, après mis à l'étuve à 105 °C pendant 120 h, pour le poids sec (Ps_{sol}). La teneur en eau du sol est ensuite calculée comme suit :

$$Te = \frac{Pf_{sol} - Ps_{sol}}{Ps_{sol}} \quad (\text{Eq.12})$$

Avec Te , teneur en eau du sol ($g\ g^{-1}$); Pf_{sol} , poids frais de l'échantillon de sol (g); Ps_{sol} , Poids sec de l'échantillon de sol (g).

Un test de moyenne a été fait entre les teneurs en eau du sol estimées par pesée ou mesurées. Il n'y avait pas de différence statistique au seuil $\alpha = 0.05$.

II.2.6.6 Calcul des variables de caractérisation de l'architecture du système racinaire

La longueur massique des racines ($L_m, g\ cm^{-1}$) a été estimée à partir du prélèvement de 2 m de racines fines. Les génotypes ne présentaient pas de différence significative pour L_m ($\alpha = 5\ %$ et $p = 0.76$). Une valeur moyenne de $174 \pm 3\ m\ g^{-1}$ a été retenue. La densité de longueur racinaire ou longueur racinaire volumique ($L_v, cm\ cm^{-3}$) correspond à la longueur linéaire de racines fonctionnelles contenues dans une unité de volume de sol. L_v a été estimée pour chaque strate de sol analysée comme suit :

$$L_v = \frac{MS_{\text{fines}} L_m}{V} \quad (\text{Eq.13})$$

Avec L_v , densité de longueur racinaire (cm cm^{-3}); MS_{fines} , biomasse de racines fines contenues dans le volume de sol considéré (g), L_m , longueur massique racinaire (cm g^{-1}); V , volume du sol considéré (cm^3)

La profondeur d'enracinement efficace pour l'extraction d'eau (Z , m) a été estimée pour chaque génotype comme la profondeur d'enracinement à partir de laquelle L_v était inférieure à 1 cm cm^{-3} . Cette valeur de L_v correspondrait à une densité racinaire minimale pour laquelle la plante est capable d'utiliser toutes les ressources hydrominérales du sol (e.g Sadras *et al.*, 1989 ; Gregory, 1994). Z a été estimé à partir d'un ajustement linéaire entre la profondeur moyenne d'une strate (m) et le logarithme népérien de L_v (Gregory, 1994). L'interception de cet ajustement avec l'axe des abscisses a été utilisée comme un indicateur de la profondeur d'enracinement efficace (Z , m).

II.2.7 Analyses statistiques des variables obtenues

Les ajustements logistiques et linéaires pour estimer les traits ont été réalisés avec le logiciel R (R Development Core Team, 2008). L'ajustement polynomial pour la reconstruction du profil foliaire a été réalisé plante à plante avec le solveur Excel (Windows, 2000). Le critère de choix du modèle était basé sur la minimisation de la somme des carrés des écarts de la surface foliaire des feuilles mesurées et de leur surface estimée par le modèle.

La détermination de la valeur des paramètres du modèle linéaire entre la valeur logarithmique de la densité de longueur racinaire et de la profondeur de la couche de sol a été faite avec le logiciel TableCurve 2D (v5.01, 2002, SYSTAT Software Inc.).

Les analyses de variance ont été faites avec les procédures GLM du logiciel STATISTICA 8.0 (Statsoft, France, 2008). Le modèle linéaire utilisé prenait comme modalité le génotype, l'essai ainsi que l'interaction génotype*essai.

Pour les traits de phénologie estimés sur Expts1, 2 et 3, l'analyse de variance dans chaque essai a présenté un effet significatif du bloc. Cependant, les blocs ne présentaient pas de facteur commun entre les essais. Ainsi pour l'analyse combinée des essais, les valeurs du trait ont été corrigées de l'effet bloc et le dispositif de l'essai a été assimilé à une répartition aléatoire des génotypes avec un nombre de répétitions par génotype correspondant au nombre de blocs.

Pour les traits architecturaux ($Nf_{max_{gen}}$, $A1_{gen}$, $A2_{gen}$, $A3_{gen}$), une analyse préliminaire a été réalisée pour évaluer si le dispositif en « planches » sur Expt.3 pouvait être un facteur de variabilité entre les plantes suivies. Cette analyse a été faite au travers d'une analyse de variance (ANOVA), avec le logiciel R (R Development Core Team, 2008), sur les traits architecturaux des deux génotypes commerciaux (NKSanbro et NKMelody) communs aux 5 « planches ». L'effet « planche » a été observé significatif entre ces 2 génotypes ($p < 0.001$).

Pour permettre une analyse combinée de l'ensemble des hybrides du factoriel 9x10 sur cet essai, la valeur moyenne des traits par individu représentatif d'un génotype a été estimée au travers d'un ajustement linéaire sous le logiciel R avec le modèle suivant :

$$P_{ijk} = \mu + G_i + pl_j + \varepsilon_{ijk} \quad (\text{Eq.14})$$

P_{ijk} , valeur phénotypique du trait estimé pour l'individu k du génotype i dans la planche j ; G_i , valeur génotypique ; pl_j , valeur résiduelle due à l'effet « planche » j ; ε_{ijk} ; valeur résiduelle.

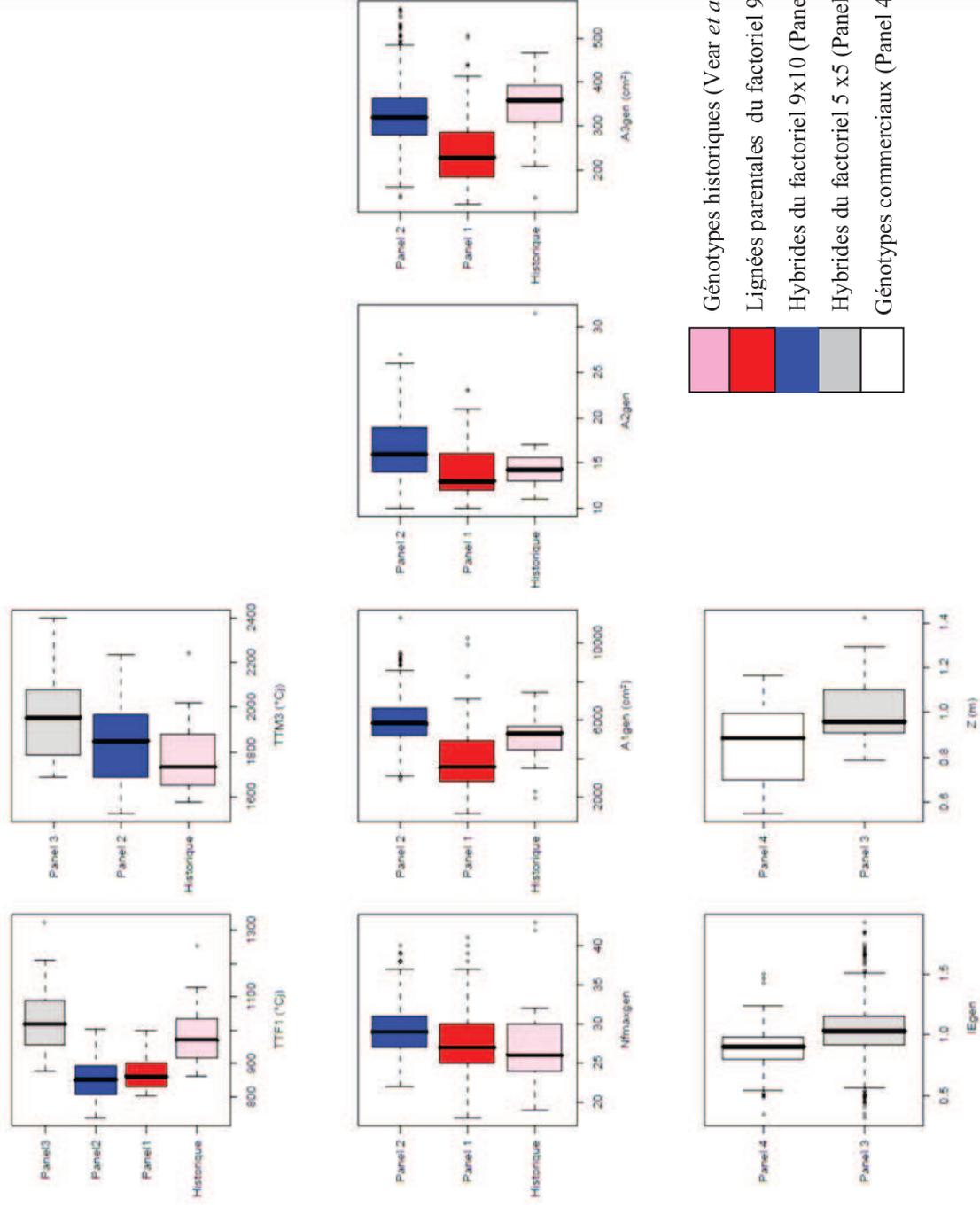
Pour l'ensemble des génotypes de Expt.3, la valeur relative d'un trait pour une répétition était ensuite calculée comme suit :

$$P'_{ijk} = P_{ijk} - pl_j \quad (\text{Eq.15})$$

Avec P'_{ijk} , le phénotype estimé du trait, P_{ijk} , le phénotype mesuré, pl_j , valeur résiduelle due à l'effet planche j.

Les groupes homogènes pour un facteur ont été obtenus avec le test de Newman-Keuls ($\alpha < 0.05$). Un coefficient de variation (CV) phénotypique a été calculé pour chaque trait.

L'analyse de la stabilité des traits a été faite en comparant le rang de classement des génotypes par essai à l'aide du coefficient de concordance des rangs de Kendall (W).



Génotypes historiques (Vear *et al.*, 2003 ; Lecoœur *et al.*, 2011)
 Lignées parentales du factoriel 9x10 (Panel 1)
 Hybrides du factoriel 9x10 (Panel 2)
 Hybrides du factoriel 5 x5 (Panel 3)
 Génotypes commerciaux (Panel 4)

Figure II-5 : Distribution des variables caractérisées pour les différents panels de géotypes phénotypés

TTF1, date thermique de la floraison ; TTM3, date thermique de la maturité physiologique ; IE_{gen}, indice de la capacité d'extraction de l'eau ; A1_{gen}, surface foliaire totale ; A2_{gen}, position de la plus grande feuille ; A3_{gen}, surface foliaire de la plus grande feuille ; Nfmax_{gen}, nombre de feuilles total ; Z, profondeur d'enracinement. Le trait épais de la boîte à moustaches représente la valeur moyenne du panel correspondant. La boîte s'étend du quartile 0.25 au quartile 0.75, et les moustaches s'étendent jusqu'à la valeur distante d'au maximum 1.5 fois la distance interquartile.

II.3 RÉSULTATS

L'objectif de cette partie est de présenter la variabilité phénotypique observée pour les traits de phénologie, d'architecture et d'accès aux ressources hydriques, au sein et entre les différents panels de génotypes étudiés. Les 3 groupes de traits phénotypiques seront présentés successivement.

II.3.1 Variabilité phénotypique de la phénologie entre les panels

Les traits phénologiques, dates thermiques d'apparition de la floraison (TTF1) et de la maturité physiologique (TTM3) ont présenté de la variabilité entre panels (Figure II-5, Annexe 2). La gamme de valeurs des traits était restreinte pour le pool génétique de Syngenta.

TTF1 a présenté un coefficient de variation (CV) de 5.6 % et de 7.7 % pour respectivement les 90 génotypes du factoriel 9x10 (Panel 2) et les 25 génotypes du factoriel 5x5 (Panel 3). La variabilité phénotypique de TTM3 était plus large avec des CV compris entre 9.1 % et 8.4 % respectivement pour les panels 2 et 3. Une corrélation significative existe entre TTF1 et TTM3 au sein de ces deux panels avec un r^2 compris entre 0.60 et 0.76 (Tableau II-7), $p < 0.05$.

Au sein des panels, des différences significatives ont été identifiées entre génotypes (Tableau II-8). Pour le panel 3, le génotype VDQxPPR9 présentait les valeurs de TTF1 et de TTM3 les plus précoces, respectivement, 888°Cj et 1740 °Cj. Le génotype FNxOPB4 était le plus tardif pour la floraison avec 1218°Cj et 2270 °Cj pour TTM3. La date thermique de floraison moyenne de cette population a été plus tardive que celle de NKMelody que nous avons utilisé comme génotype de référence. 76 % de ces génotypes ont eu une floraison plus tardive que celle de NKMelody. Par contre, pour TTM3, seulement 48 % d'entre eux avaient une maturité plus tardive que celle de NKMelody.

Pour le panel 2, la gamme de variabilité de ces traits a été moins importante que celle observée pour le Panel 3 (Figure II-5). Il y avait aussi des différences significatives entre expérimentations pour le panel 2. TTF1 a été plus tardive pour Expt.1 avec un écart de 80 °Cj par rapport aux Expts.2 & 3.

TTM3 a été plus tardive pour Expt.1 avec un écart moyen de 288 °Cj par rapport aux Expts.2 & 3. Une interaction génotype*expérimentation significative a aussi été observée pour TTF1 (Tableau II-8). Toutefois, le classement des génotypes du panel 2 pour TTF1 a montré un coefficient de concordance des rangs significativement élevé compris entre 0.60 et 0.71 ($p < 0.05$) ; indiquant une stabilité de ce trait entre essais lorsqu'on considère des groupes de génotypes et, non plus, des génotypes pris individuellement. Les génotypes F3, G3, H3 ont toujours été les plus précoces.

Tableau II-7 :Coefficients de corrélations entre les variables phénotypiques au sein des 3 panels de génotypes.

Les valeurs en caractère gras correspondent à des coefficients de corrélation significatifs pour des valeurs de $p < 0.05$. TTF1, date thermique de la floraison ; TTM3, date thermique de la maturité physiologique ; IE_{gen} , indice de la capacité d'extraction de l'eau ; $A1_{gen}$, surface foliaire totale ; $A2_{gen}$, position de la plus grande feuille ; $A3_{gen}$, surface foliaire de la plus grande feuille ; $Nfmax_{gen}$, nombre de feuilles total ; Z, profondeur d'enracinement.

Les corrélations présentées pour les génotypes commerciaux du panel 4 sont obtenues des résultats de Lecoeur *et al.* (2011) sauf pour IE_{gen} et Z.

| Traits | | | | | | | | | | |
|--|-------------|--------------|---------------|-------------|------------|------------|------------|---|--|--|
| Panel 1 : lignées mâles | | | | | | | | | | |
| | TTF1 | TTM3 | $Nfmax_{gen}$ | $A1_{gen}$ | $A2_{gen}$ | $A3_{gen}$ | IE_{gen} | Z | | |
| TTF1 | 1 | | | | | | | | | |
| $Nfmax_{gen}$ | 0.47 | | 1 | | | | | | | |
| $A1_{gen}$ | 0.58 | | 0.35 | 1 | | | | | | |
| $A2_{gen}$ | -0.11 | | 0.31 | -0.10 | 1 | | | | | |
| $A3_{gen}$ | 0.47 | | -0.13 | 0.85 | -0.12 | 1 | | | | |
| Panel 1 : lignées femelles | | | | | | | | | | |
| TTF1 | 1 | | | | | | | | | |
| $Nfmax_{gen}$ | -0.27 | | 1 | | | | | | | |
| $A1_{gen}$ | 0.57 | | -0.08 | 1 | | | | | | |
| $A2_{gen}$ | 0.12 | | 0.69 | 0.24 | | | | | | |
| $A3_{gen}$ | 0.55 | | -0.37 | 0.88 | 0.08 | 1 | | | | |
| Panel 2 : factoriel 9x10 | | | | | | | | | | |
| TTF1 | 1 | | | | | | | | | |
| TTM3 | 0.60 | 1 | | | | | | | | |
| $Nfmax_{gen}$ | 0.19 | -0.09 | 1 | | | | | | | |
| $A1_{gen}$ | 0.18 | 0.11 | 0.01 | 1 | | | | | | |
| $A2_{gen}$ | -0.07 | -0.31 | 0.23 | 0.40 | 1 | | | | | |
| $A3_{gen}$ | 0.10 | 0.20 | -0.46 | 0.75 | 0.07 | 1 | | | | |
| Panel 3 : factoriel 5x5 | | | | | | | | | | |
| TTF1 | 1 | | | | | | | | | |
| TTM3 | 0.76 | 1 | | | | | | | | |
| IE_{gen} | -0.03 | -0.04 | | | | | | 1 | | |
| Panel 4 : génotypes commerciaux | | | | | | | | | | |
| TTF1 | 1 | | | | | | | | | |
| TTM3 | -0.07 | 1 | | | | | | | | |
| $Nfmax_{gen}$ | 0.25 | 0.18 | 1 | | | | | | | |
| $A1_{gen}$ | 0.50 | 0.39 | 0.78 | 1 | | | | | | |
| $A2_{gen}$ | 0.19 | 0.07 | 0.81 | 0.72 | 1 | | | | | |
| $A3_{gen}$ | 0.47 | 0.38 | -0.38 | 0.08 | -0.43 | 1 | | | | |
| IE_{gen} | -0.13 | 0.32 | 0.05 | 0.22 | 0.03 | 0.01 | 1 | | | |
| Z | 0.41 | 0.20 | 0.81 | 0.64 | 0.59 | -0.30 | 0.07 | 1 | | |

Les génotypes A7, B7, E10, E7, F10, F7, I4, I10 et I7 ont toujours été les plus tardifs. 67 % des génotypes n'ont présenté aucune différence significative pour TTF1 avec la moyenne du génotype NKMelody.

Pour TTM3, le coefficient de concordance des rangs des génotypes était aussi significatif, mais avec une valeur plus faible ($W=0.12$, $p<0.05$). C3 et G5 étaient les génotypes les plus précoces et le génotype A6, le plus tardif, avec des valeurs de TTM3 de 1740°Cj , 1765°Cj et 1962°Cj respectivement. 95 % des génotypes n'ont présenté aucune différence significative de la valeur moyenne de TTM3 avec celle du génotype NKMelody.

II.3.2 Variabilité phénotypique des traits architecturaux

L'essentiel des informations sur la variabilité phénotypique de l'architecture a été obtenu sur le panel 2 et les lignées parentales associées, panel 1. Les informations sur le panel 4 sont issues de la littérature (Lecoecur *et al.*, 2011).

Une importante variabilité phénotypique a été observée au sein des panels 1 et 2. Cette variabilité était indépendante de celle de la phénologie.

- **Corrélation entre les traits architecturaux au niveau du panel 2**

Pour le panel 2, la surface foliaire totale ($A1_{\text{gen}}$) a présenté une moyenne de $0.6 \pm 0.1 \text{ m}^2$. Une corrélation positive et significative a été observée entre $A1_{\text{gen}}$ et la surface de la plus grande feuille ($A3_{\text{gen}}$) ($r=0.75$, $p < 0.05$) (Tableau II-7). $A3_{\text{gen}}$ a présenté la variabilité phénotypique la plus importante avec un CV de 20.1 %. La forme du profil foliaire, prise en compte par la position de la plus grande feuille ($A2_{\text{gen}}$), a aussi présenté une variabilité phénotypique importante avec un CV de 19.4 %. En terme de combinaison entre les différentes variables architecturales, deux formes de profil foliaire ont été définies : (i) un profil asymétrique avec une position de la plus grande feuille dans la moitié supérieure du profil foliaire que nous avons appelé « Parasol » en référence à la silhouette d'un pin parasol et (ii) un profil symétrique avec une position de la plus grande feuille en position médiane que nous avons appelé « cloche » (cf. Annexe 3).

Le nombre de feuilles total ($Nf_{\text{max}_{\text{gen}}}$) a présenté la variabilité la plus faible (CV = 9.4 %) avec une gamme allant de 26 à 30 feuilles. $Nf_{\text{max}_{\text{gen}}}$ était significativement corrélé à $A3_{\text{gen}}$ ($r = -0.46$, $p < 0.05$) avec un coefficient négatif dans le panel 2. Mais, la corrélation était négative pour tous les panels indiquant que si le nombre de feuilles est important, ces dernières ont tendance à être plus petites. Une corrélation positive a été observée entre $Nf_{\text{max}_{\text{gen}}}$ et à $A2_{\text{gen}}$ ($r = 0.23$, $p < 0.05$) et entre $A2_{\text{gen}}$ et $A1_{\text{gen}}$ ($r = 0.40$, $p < 0.05$). Par contre $A2_{\text{gen}}$ et $A3_{\text{gen}}$, n'ont pas présenté de corrélation significative.

Tableau II-8 : Valeur et significativité du test de Fisher obtenues de l'analyse de variances des traits caractérisés pour chaque facteur considéré.

TTF1, date thermique de la floraison ; TTM3, date thermique de la maturité physiologique ; IE_{gen}, indice de capacité d'extraction d'eau ; A1_{gen}, surface foliaire totale ; A2_{gen}, position de la plus grande feuille ; A3_{gen}, surface foliaire de la plus grande feuille ; Nfmax_{gen}, nombre total de feuilles ; Z, profondeur d'enracinement. Le panel 1 représente les 19 lignées parentales ; le panel 2 représente les hybrides du factoriel 9x10 ; le panel 3 représente les hybrides du factoriel 5x5 et le panel 4 représente les génotypes commerciaux.

| Facteur | TTF1 | TTM3 | Nfmax_{gen} | A1_{gen} | A2_{gen} | A3_{gen} | IE_{gen} | Z |
|--------------------------|-------------|-------------|----------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|------------------|
| Génotypes | | | | | | | | |
| Panel 1 | | | | 12.83*** | 19.86*** | 10.62*** | | |
| Panel 2 | 26.95*** | 2.99*** | 78.07*** | 3.61** | 6.98** | 4.68*** | | |
| Panel 3 | 4.97*** | 3.13*** | | | | | 28.38*** | |
| Panel 4 | | | | | | | | 13.11*** 4.91*** |
| Essai | | | | | | | | |
| Panel 2 | 1361.15*** | 2060.36*** | 564.54*** | | | | | |
| Panel 3 | | | | | | | 97.89*** | |
| Panel 4 | | | | | | | | 1.82 |
| Génotypes x Essai | | | | | | | | |
| Panel 2 | 2.44** | 1.13 | 6.24*** | | | | | |
| Panel 3 | | | | | | | | 13.79*** |
| Panel 4 | | | | | | | | 8.20** |

*** Seuil de significativité p < 0.001

** Seuil de significativité p < 0.01

* Seuil de significativité p < 0.05

- **Gamme de variation et variabilité génotypique des traits architecturaux du panel 2**

Des différences significatives entre génotypes ont été observées chez les hybrides du panel 2 (Tableau II-8). Pour $A1_{gen}$, les génotypes D4 et B1 ont présenté, respectivement, la valeur moyenne minimale de 4415 cm² et maximale de 7136 cm². Ramenées à une densité de peuplement classique (6 plantes m²), ces valeurs correspondent à des LAI de 2.6 et 4.2. Cela signifie que le génotype D4 n'aurait jamais la surface foliaire suffisante pour intercepter la totalité du rayonnement incident. Il faut pour cela atteindre un LAI de 3.5. Toutefois, 64.4 % des génotypes ont présenté une valeur de $A1_{gen}$ supérieure à la surface foliaire totale du génotype NKMelody (5671 cm²), soit des LAI supérieurs à 3.5.

Pour $A2_{gen}$, les génotypes G4 et E5 ont présenté, respectivement, la valeur moyenne minimale (12) et maximale. Pour 84 % des génotypes, $A2_{gen}$ était supérieure à 15. Pour ces génotypes, dont NKMelody ; la plus grande feuille était située au-dessus de la moitié de leur profil foliaire moyen. Pour les autres génotypes, la distribution des feuilles sur la tige était proche de la symétrie.

Pour la surface de la plus grande feuille ($A3_{gen}$), les génotypes E8 et C6 ont présenté, respectivement, la valeur moyenne minimale de 258 cm² et maximale de 439 cm². 98 % des génotypes ont eu une valeur moyenne de $A3_{gen}$ inférieure à celle de NKMelody (415 cm²). Ceci suggère que notre génotype de référence, NKMelody, possède de grandes feuilles.

Pour $Nfmax_{gen}$, les génotypes C9 et G2 ont présenté, respectivement, la valeur moyenne minimale de 26 et maximale de 35. Il est à noter que la gamme de $Nfmax_{gen}$ de la population a été supérieure au $Nfmax_{gen}$ du génotype NKMelody, estimé à 26. Le panel 2 est donc composé de génotypes à grand nombre de feuilles. Un effet « essai » significatif ainsi qu'une interaction « génotype*essai » ont également été observés pour $Nfmax_{gen}$ entre Expt.1 et Expt.3 (Tableau II-8) de l'ordre d'une feuille en terme de variation de la moyenne entre essais. Une stabilité de $Nfmax_{gen}$ a pourtant été observée entre ces deux essais avec un coefficient de concordance des rangs (W) des génotypes élevé de 0.76 ($p < 0.05$).

- **Gamme de variation et corrélation entre les traits architecturaux du panel 1**

Pour le panel 1, une variabilité génotypique significative a été observée pour chaque trait (Tableau II-8).

Pour les lignées femelles, la valeur moyenne de $A1_{gen}$ a été de 4822 cm² et variait de 3631 cm² pour la lignée « H » à 6141 cm² pour la lignée « A ». Pour $A3_{gen}$, la valeur moyenne observée était de 267 cm², avec un maximum de 371 cm² pour la lignée « A » et un minimum de 195 cm² pour la lignée « B ». Pour $A2_{gen}$ les femelles ont toutes eu une position de leur plus grande feuille au-delà de la moitié de profil foliaire, excepté la lignée « C » avec le plus bas rang d'insertion de la plus grande feuille, au niveau de la 12e feuille. La lignée « A » a été celle qui présentait la valeur de $A2_{gen}$ la plus élevée de 19, soit dans le tiers supérieur de la tige.

Tableau II-9 : Variables caractéristiques de l'exploration du sol des géotypes commerciaux du panel 4.

Msracines, biomasse racinaire totale ; L_v moyenne, densité de longueur racinaire moyenne sur 1 m de profondeur ; Z, profondeur pour $L_v = 1$. Pour chaque géotype, les valeurs présentées sont les moyennes des valeurs obtenues par plante. Les lettres suivant les valeurs indiquent les groupes homogènes ($\alpha = 5\%$ $p=0.0001$)

| Géotype | MSracines (g) | Z (m) | L_v moyenne (cm cm ⁻³) |
|-----------|---------------------|---------------------|---|
| Peredovik | 18.9 ^{cd} | 0.88 ^{abc} | 5.10 ^{abcd} |
| Primasol | 12.2 ^{ab} | 0.68 ^a | 2.39 ^a |
| Albena | 26.2 ^e | 1.05 ^c | 5.69 ^{bcd} |
| Vidoc | 17.6 ^{bc} | 0.81 ^{abc} | 6.17 ^{cd} |
| Santiago | 10.8 ^a | 0.71 ^{ab} | 2.45 ^a |
| NKMelody | 19.7 ^{cd} | 0.94 ^{bc} | 4.52 ^{abc} |
| Prodisol | 14.0 ^{abc} | 0.82 ^{abc} | 2.91 ^{ab} |
| NKSanbro | 17.0 ^{bc} | 0.99 ^c | 4.34 ^{abc} |
| VAQxPAR6 | 23.3 ^{de} | 0.99 ^c | 5.35 ^{abcd} |
| XRQxPST5 | 26.1 ^e | 1.05 ^c | 7.65 ^d |

La valeur moyenne pour $Nf_{max_{gen}}$ était d'environ 30, avec une variabilité aussi large que celle observée pour les hybrides. La gamme a été comprise entre 27 et 36 pour, respectivement, les lignées « I » et « G ». L'analyse des corrélations entre caractéristiques architecturales des lignées femelles a montré les mêmes tendances qu'avec les hybrides avec notamment une forte corrélation positive entre $A1_{gen}$ et $A3_{gen}$ ($r=0.88$, $p<0.05$). Par contre, une corrélation plus marquée a été observée entre $Nf_{max_{gen}}$ et $A2_{gen}$ ($r= 0.69$, $p<0.005$) (Tableau II-7).

Pour les lignées mâles du panel 1, la variabilité génotypique de $A1_{gen}$ a été plus faible que celle observée pour les femelles. Leur valeur moyenne était de 3010 cm² avec un minimum de 2368 cm² pour la lignée « 5 » et un maximum de 4113 cm² pour la lignée « 6 ». La surface foliaire totale des mâles est donc en moyenne 37 % plus petite que celles des femelles, qui ont des valeurs très proches de celles des hybrides. Pour $A3_{gen}$, la moyenne était de 221 cm² et variait de 153 à 311 cm², respectivement pour les lignées « 5 » et « 6 ». Pour $A2_{gen}$, les lignées mâles ont présenté un profil foliaire symétrique avec une valeur moyenne de 13. La valeur moyenne de $Nf_{max_{gen}}$ des lignées était de 25 avec une gamme comprise entre 20 et 29, respectivement pour les lignées « 4 » et « 2 ».

Chez les lignées mâles, les traits n'ont présenté aucune corrélation significative entre eux, sauf entre $A1_{gen}$ et $A3_{gen}$ avec un coefficient de 0.85 ($p<0.05$) (Tableau II-7).

II.3.3 Variabilité génotypique de la capacité d'extraction de l'eau et d'exploration du sol

Une variabilité génotypique de la capacité d'extraction de l'eau et d'exploration du sol a été observée entre les génotypes du panel 3 et 4.

- **Capacité d'extraction de l'eau**

La capacité d'extraction de l'eau, évaluée au travers de la teneur en eau du sol observée pour une transpiration nulle (Te_{min}), présente une variabilité significative au sein des panels 3 et 4. Te_{min} a varié de 0.093 à 0.112 g g⁻¹ avec un CV de 27 % ou de 24 % en utilisant l'indice d'extraction de l'eau (IE_{gen}). Aucune corrélation n'a été identifiée entre ce caractère et les autres caractères phénologiques ou architecturaux (Tableau II-7). Tous les effets, « Génotype », « Essai » et interaction « Génotype*Essai » sont significatifs pour IE_{gen} au sein du panel 3 (Tableau II-8).

Il est important de noter que dans chaque essai analysé individuellement, l'effet génotype a été toujours significatif. Les génotypes communs entre des expérimentations ont montré une stabilité significative de IE_{gen} . Le génotype XRQxPSC8 a par exemple été le plus performant dans chaque essai où il a été testé (Expts.6, 9 et 10). Il a présenté une valeur moyenne de l'indice d'extraction de l'eau IE_{gen} de 0.46. Les génotypes commerciaux NKTekny, NKSanbro et Mirasol ont aussi été toujours parmi les plus performants (Expts 7, 8, 9, 10). L'hybride expérimental XRQxPPR9 a par contre été toujours été le génotype le moins performant (Expts. 9 et 10).

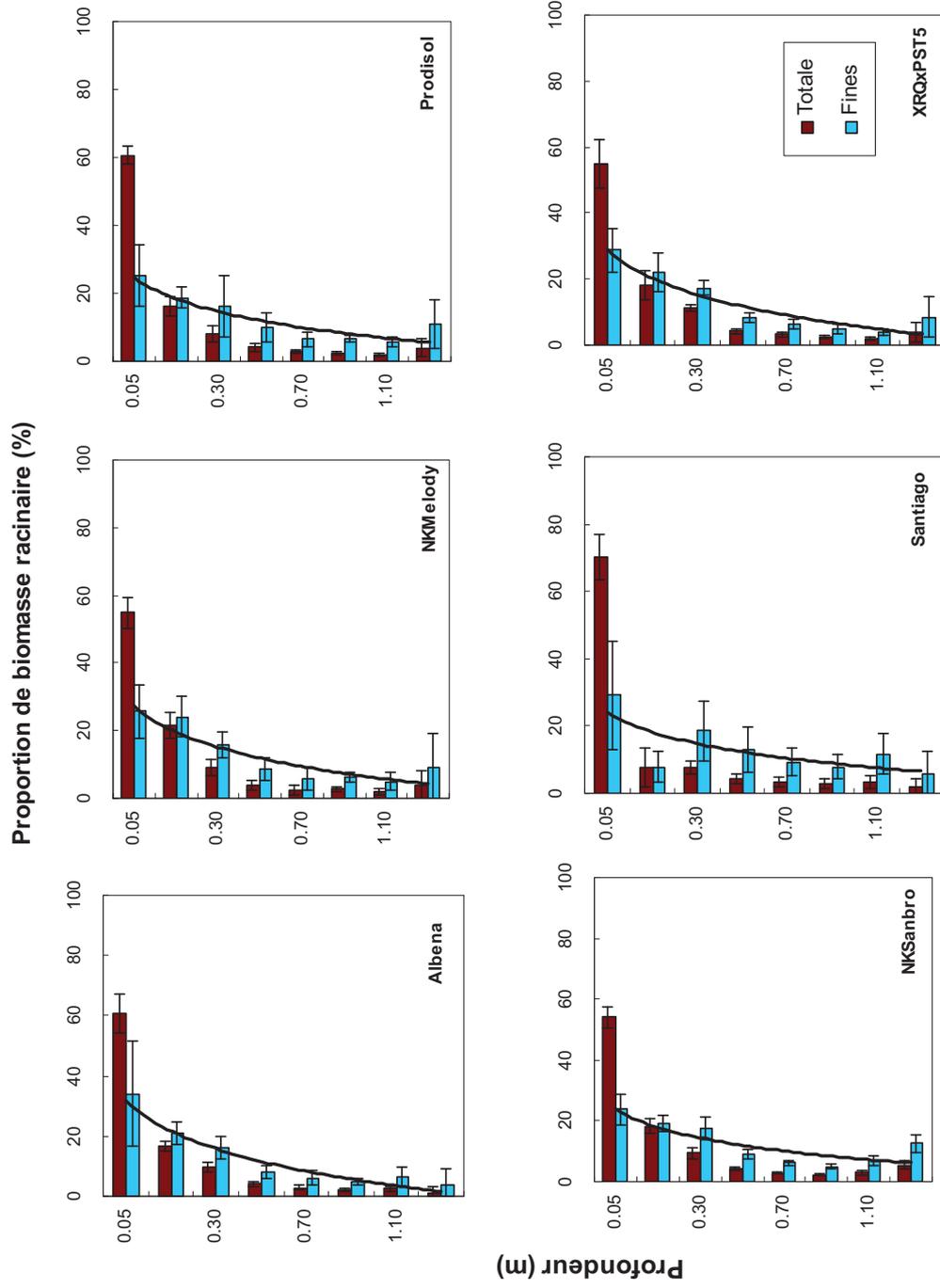


Figure II-6 : Exemples de distribution le long du profil racinaire de la proportion de biomasse totale de racines et de racines fines de la plante au stade floraison.

La proportion illustrée a été calculée comme la proportion de biomasse racinaire totale produite par la plante prélevée dans la couche correspondante. Pour la biomasse des racines fines, la proportion illustrée correspond à la proportion de biomasse de racines fines totale de la plante observée dans la couche correspondante. L'ajustement exponentiel de la distribution de la proportion de biomasse fine est représenté par la ligne continue. Chaque valeur correspond à la valeur moyenne obtenue pour 6 plantes. Les génotypes illustrés en exemple présentent des caractéristiques différentes en terme d'architecture aérienne, de capacité de production de biomasse et de réponses au déficit hydrique (Lecœur *et al.*, 2011).

- **Architecture racinaire**

La caractérisation de l'architecture racinaire des panels de géotypes n'en est encore qu'à ses débuts. La liste des traits potentiels n'est pas encore finalisée. La profondeur racinaire Z a été retenue comme un trait important permettant de prendre en compte la variabilité de cette architecture. Toutefois, d'autres variables sont présentées du fait de leur intérêt potentiel pour la caractérisation de la variabilité architecturale du système racinaire (Tableau II-9). Elles ne sont toutefois pas considérées comme des traits. Il s'agit de la répartition de la biomasse racinaire en fonction de la profondeur et de la densité de longueur racinaire également en fonction de la profondeur (Tableau II-9).

La distribution de la biomasse racinaire en fonction de la profondeur a présenté une allure exponentielle décroissante similaire pour tous les géotypes (Figure II-6). Plus de 80 % de la biomasse racinaire totale de la plante ont été localisés dans les 40 premiers cm (Figure II-6). La densité des racines fines diminuait également avec la profondeur (Figure II-6). Il y a des différences significatives entre géotypes aussi bien pour la biomasse racinaire que la densité de longueur de racines fines (Tableau II-9). La profondeur d'enracinement effective (Z) a présenté une large variabilité phénotypique avec une moyenne de 0.68 m et un CV de 15 %. La variabilité de Z a montré une corrélation significative avec la surface foliaire totale des géotypes ainsi que le nombre de feuilles total (Tableau II-7). Il y aurait donc une corrélation positive entre le développement végétatif de la partie aérienne et le développement racinaire. Par contre, aucune corrélation n'a été observée entre Z et les traits de phénologie et de la capacité d'extraction de l'eau.

L'analyse de variance de la variabilité de Z a montré un effet géotype significatif (Tableau II-8). Trois groupes de géotypes ont pu être identifiés pour Z : les géotypes dont la profondeur de Z était inférieure à 0.7 m, ceux dont la valeur de Z était supérieure à 1.00 m et le groupe des intermédiaires (Tableau II-9). Les géotypes NKSambro et Albena ont été les géotypes commerciaux classés parmi les géotypes ayant une profondeur d'enracinement Z supérieure à 1.0 m.

II.4 DISCUSSION

Cette première partie de l'étude avait pour objectif de caractériser le pool génétique de la société Syngenta (panels 1 et 2) au travers de l'analyse de traits phénologiques, architecturaux et racinaires. Il s'agissait de définir la gamme de variabilité observée au sein de ce pool et de la comparer à celle existant dans un pool de géotypes historiques et expérimentaux (panels 3 et 4).

II.4.1 Importance des effets environnementaux dans la variabilité phénotypique des traits de phénologie et d'architecture

Un effet environnemental (effet « essai ») significatif a été observé pour l'ensemble des traits (Tableau II-8). Ces traits sont en effet estimés entre expérimentations de natures différentes (Tableau II-5).

- **La phénologie**

Pour les traits phénologiques, les différences de pratiques culturales entre les essais au champ pourraient être à l'origine de cet effet. La faible densité de peuplement et les irrigations dans Expt.1 ont entraîné un développement végétatif plus important. Ce dernier entraîne une durée d'expansion des organes plus longue et peut retarder la date thermique de la floraison (TTF1) et la date thermique de maturité physiologique (TTM3) (Rey, 2003). L'effet est plus marqué pour TTM3, avec un développement végétatif augmenté par une réduction de la densité de peuplement, la plante arrive plus tard à sa maturité physiologique et celle-ci n'est pas accompagnée de la sénescence foliaire. Dans le cas extrême des plantes isolées, TTM3 ne peut même plus être observée (Rey, 2003).

L'écart de floraison entre les essais était de 80°Cj soit environ 4 à 5 jours. Chez le tournesol, au sein d'une parcelle comme au sein d'une plante, la floraison peut s'étaler sur plusieurs jours, sur un intervalle de 5 à 12 jours (Connor et Hall, 1997 ; Rondanini *et al.*, 2007). La variabilité de TTF1 entre expérimentations est essentiellement due à des différences de développement végétatif donc aux différences de densité de peuplement (Tableau II-5). Toutefois, les classements des génotypes entre les 3 essais sont significativement conservés ($W = 0.59-0.71$, $p < 0.005$) témoignant une stabilité du trait. Ces résultats sont en accord avec des études antérieures sur le tournesol (Casadebaig, 2008) reportant également une stabilité des classements des génotypes pour la date de floraison exprimée en somme de températures depuis le semis ($W=0.96$, $p < 0.05$) et vont donc dans le sens d'une stabilité de la date de floraison. Toutefois, une interaction génotype*environnement significative a été observée pour TTF1. De mauvaises conditions climatiques en début de cycle dans Expt.1 ont, en effet, conduit à une levée hétérogène des plantes. Des différences de comportements entre génotypes pour mauvaises conditions de levée peuvent être à l'origine de ces interactions. La variabilité de la date de levée présente un effet important dans la détermination de TTF1.

Pour TTM3, la variabilité environnementale observée explique une grande partie de sa variabilité phénotypique (78 % de sa variabilité totale). Entre Expt1 et Expt.2, la stabilité de TTM3 était difficile à établir. L'instabilité de ce trait a déjà été rapportée par Casadebaig (2008) entre les 20 génotypes représentatifs des 40 années de sélection du tournesol (Vear *et al.*, 2003). La variabilité de TTM3 apparaît fortement corrélée avec la variabilité de la durée de la phase reproductive (F1M3, différence entre TTM3 et TTF1). La durée de la phase F1M3 varie avec les conditions culturales chez le tournesol (Ferreira et Abreu, 2001 ; Rondanini *et al.*, 2003, 2007). En conditions non irriguées, elle

peut représenter 27-28 % de la durée totale du cycle et en conditions irriguées environ 40 % (Connor et Hall, 1997). En effet, le remplissage des graines peut être accéléré par le stress hydrique (Anderson *et al.*, 1978) et des conditions de hautes températures (Polschuk et Hall, 1995 ; Chimenti *et al.*, 2001 ; Rondanini *et al.*, 2003 ; 2006). La phase de dessiccation des graines est une phase dépendante de la température et de l'humidité de l'air (Rondanini *et al.*, 2009). Dans notre étude, la durée de la phase F1M3 était 288 °Cj plus longue dans Expt.1 que dans Expt.2.. Les apports hydriques dans Expt.1 ont contribué à un fort développement des plantes et une forte teneur en eau de la plante. Ces résultats remettent en cause la pertinence de TTM3 en tant que trait caractéristique du génotype à cause de sa relation étroite avec les conditions environnementales. TTM3 est un trait utilisé par les agronomes pour évaluer la date de récolte optimum d'un point de vue technique (CETIOM, 2004). En terme de physiologie de la plante, il faudrait envisager de le décomposer au travers de la phase de remplissage des graines et de la phase de dessiccation passive des graines (Rondanini *et al.*, 2009).

- **L'architecture**

Pour les traits architecturaux, l'effet de la variabilité environnementale n'a été testé que sur le nombre de feuilles total $N_{\text{max}_{\text{gen}}}$. Un effet environnemental et une interaction génotype*environnement significatifs ont été observés pour ce trait entre Expt.1 et 3 (Tableau II-8). Dans Expt.1, les plantes ont présenté en moyenne 1 à 2 feuilles de plus que sur Expt.3. Elles présentaient un grand développement végétatif et de grandes bractées se détachant du capitule. Cette différence entre essais pourrait donc être liée à ce développement végétatif important (Rey 2003). Un comptage des bractées dans Expt.1 entraîne une surestimation du nombre de feuilles total. L'effet essai ainsi que l'interaction génotype*essai, statistiquement significatifs pour $N_{\text{max}_{\text{gen}}}$, sont donc à relativiser. De plus, nos résultats suggèrent une bonne stabilité de $N_{\text{max}_{\text{gen}}}$ entre les essais avec un coefficient de concordance des rangs de 0.76 ($p < 0.05$). Ces observations sont en accord avec les résultats de Goksoy *et al.* (2004) sur la stabilité de $N_{\text{max}_{\text{gen}}}$. Casadebaig (2008) avait aussi rapporté un coefficient de concordance de rang élevé de 0.85 pour $N_{\text{max}_{\text{gen}}}$ entre les génotypes historiques. Le nombre de feuilles constituerait donc un trait stable entre expérimentations.

Notons que pour les traits surface de la plus grande feuille ($A1_{\text{gen}}$), position de la plus grande feuille ($A2_{\text{gen}}$) et surface de la plus grande feuille ($A3_{\text{gen}}$), une importante variabilité résiduelle a été observée. Ceci suggère une variabilité inter-plantes au niveau du même essai. La surface foliaire du tournesol présente une importante variabilité et environnementale en fonction de la densité de plantation et des conditions environnementales (Connor et Hall, 1997 ; Dosio *et al.*, 2003 ; Rey *et al.*, 2008). $A2_{\text{gen}}$ présente aussi une dynamique d'évolution avec la phénologie de la plante et l'âge des feuilles selon leur vitesse d'expansion (Rey, 2003), mais les conduites culturales et la densité semblent ne pas l'affecter (Goskoy *et al.*, 2004). Des investigations sur la stabilité de ces traits restent donc nécessaires pour caractériser leur intérêt en tant que caractéristiques génétiques et comme trait de sélection.

Dans cette étude, il est important de rappeler que les essais, menés pour phénotyper les panels de géotypes (panels 1, 2, 3), ont présenté des conditions différentes qui n'ont pas été toujours définies dans les protocoles d'expérimentations. L'absence de répétition pour chaque condition et de caractérisation des facteurs explicatifs des différences entre les essais limitent les affirmations conclues à partir des résultats obtenus. Il est ainsi nécessaire de bien mener les essais de cette envergure dans des conditions environnementales bien caractérisées et aussi dans des conditions techniques bien maîtrisées. Il peut ainsi être envisagé de conduire les essais avec des sous-populations et plusieurs géotypes de référence communs présents dans chaque essai, mais aussi sur des dispositifs expérimentaux standardisés.

II.4.2 Importance des effets environnementaux dans la variabilité phénotypique des traits racinaires

Pour la capacité d'extraction de l'eau des géotypes, caractérisée par la teneur en eau minimale du sol pour l'extraction de l'eau ($T_{e_{min}}$) et exprimée par l'indice d'extraction (IE_{gen}), un effet significatif des conditions d'expérimentation a été observé. Il s'agit ici uniquement d'expérimentation en serre. La comparaison des valeurs absolues de $T_{e_{min}}$ est fonction de la texture et de la structure du sol. Meinke *et al.* (1993b) ont rapporté que $T_{e_{min}}$ varie chez le tournesol avec le type de sol et particulièrement sa teneur en argile. Entre les différents essais, le terreau était plus ou moins décomposé suivant les expérimentations. Cela s'est traduit par des différences de structure et donc de propriétés hydriques des substrats. Les différences structurales de substrat peuvent être retenues comme la première source de variabilité entre essais de $T_{e_{min}}$ et donc de IE_{gen} .

L'interaction géotype*essai était aussi significative dans la variabilité de la capacité d'extraction de l'eau. Ces effets peuvent être la conséquence de différentes conditions environnementales (Température, déficit de pression de vapeur (VPD) et de développement de la plante (surface foliaire, densité racinaire) (Tableau II-6), affectant le comportement des géotypes. Ces facteurs conditionnent en effet l'utilisation de l'eau par les géotypes et donc les dynamiques d'évolution de la teneur en eau du sol pour chaque expérimentation (Figure II-3). Les conditions climatiques conditionnent la demande climatique de l'atmosphère, et le stade de développement la surface d'échanges de la plante avec l'atmosphère. Dans cette étude, la caractérisation des géotypes a été faite en pot. Ce dispositif a été choisi pour avoir une colonisation maximale du sol par les racines avec une densité racinaire, par volume de sol exploré, suffisante pour une extraction complète de l'eau. Cette densité est estimée à supérieure ou égale à 1 cm.cm^{-3} (Gregory, 1994). Il est donc important de distinguer dans l'estimation de cette capacité d'extraction de l'eau, la capacité liée à la performance intrinsèque du géotype et celle liée à son état de développement et aux conditions environnementales.

Les différences des facteurs environnementaux entre essais ont présenté un effet significatif sur la durée du cycle de dessèchement du sol, mais seul le niveau de la teneur en eau maximale au début du cycle avait un effet significatif sur $T_{e_{min}}$. Dans la caractérisation des génotypes pour la capacité d'extraction de l'eau, l'utilisation de substrat homogène constitue donc la condition la plus importante. Il est ainsi important de bien homogénéiser le substrat et de bien le caractériser. Dans le cas des essais de cette étude, il aurait été intéressant d'avoir plusieurs génotypes de référence dans chaque expérimentation et pour chaque tas de substrat préparé. La lourdeur des essais limite l'utilisation de plus de génotypes. Des techniques de caractérisation plus facile à mettre en œuvre devront être envisagées notamment l'utilisation du potentiel foliaire, la température du couvert.

II.4.3 Variabilité génotypique des traits de phénologie et d'architecture au niveau du pool génétique de Syngenta (panel 2)

Les dates thermiques d'occurrence des stades phénologiques ont présenté de la variabilité génotypique au sein des hybrides issus du factoriel 9x10 de Syngenta (panel 2) (Figure II-5). Le niveau de cette variabilité a été analysé relativement aux 25 combinaisons d'hybrides expérimentaux (panel 3) issus de la recherche publique et à un panel de génotypes « historiques » représentatifs des génotypes cultivés depuis les 40 dernières années (Vear *et al.*, 2003, Lecoeur *et al.*, 2011) (panel 4). La gamme de variabilité génotypique observée pour la date thermique de la floraison (TTF1) et de la maturité physiologique (TTM3) du panel 2 ($\sigma = 27$ et 34°Cj respectivement pour TTF1 et TTM3) était plus restreinte que celle du panel 3 ($\sigma = 88$ et 171°Cj respectivement) et panel 4 ($\sigma = 91$ et 160°Cj respectivement) (Vear *et al.*, 2003 ; Lecoeur *et al.*, 2011). Cette variabilité restreinte de TTF1 du panel 2 reflète l'expression de la pression de sélection faite au sein du programme de création variétale de Syngenta. L'objectif de sélection sur les lignées parentales de Syngenta (panel 1), en terme de phénologie, était d'obtenir des hybrides à floraison « moyenne », voire « précoce », en éliminant les génotypes tardifs présentant une valeur TTF1 au-delà de 900°Cj (O.Cottet, comm.pers.). Le programme de sélection de Syngenta peut encore élargir sa gamme de précocité car la population du panel 2 reste classée comme une population de floraison tardive (Alza *et al.*, 1997).

Pour TTM3, le panel 2 présente une maturité précoce, avec une moyenne de 1835°Cj qui correspond à un cycle moyen d'environ 120 JAS. Pour le panel 3 et 4, la variabilité de TTM3 était deux fois plus large avec une gamme allant de 1578 à 2270°Cj (Vear *et al.*, 2003 ; Lecoeur *et al.*, 2011). Une gamme de précocité à la maturité physiologique est donc bien représentée dans le panel 2.

Les traits architecturaux étudiés ont également présenté de la variabilité génotypique. Le nombre de feuilles total ($N_{f_{max_{gen}}}$) est le caractère architectural le moins variable (panel 1 & 2). Ensuite, par ordre

croissant de variabilité, on trouve la surface foliaire maximale de la plante ($A1_{gen}$) et la surface de la plus grande feuille ($A3_{gen}$). Ces deux variables sont très corrélées pour tous les panels (Tableau II-7). Cette corrélation est due à la forme du profil de surface foliaire. Cette forme est assez conservée et caractéristique d'une espèce comme observée chez le tournesol (Rey *et al.*, 2008) et d'autres espèces comme le maïs (Lizaso *et al.*, 2000). Les valeurs moyennes et l'étendue des valeurs génotypiques pour $A3_{gen}$ observées sur le panel 2 sont proches de celles observées sur le panel 4 (Lecoœur *et al.*, 2011) (Figure II-5). Pour $A1_{gen}$, par contre, la gamme des valeurs ne couvre qu'une partie de celle du panel 4 avec des valeurs supérieures à 0.4 m². Le panel 2 présente cependant une importante ressource de variabilité en terme de surface foliaire. La position de la plus grande feuille ($A2_{gen}$) est le caractère ayant la plus grande variabilité, supérieure à celle des génotypes historiques. Les hybrides ont présenté des profils foliaires allant du type « sapin » (plus grande feuille placée vers le bas de la tige) au type « parasol » (plus grande feuille placée vers le haut de la tige). C'est également ce que l'on observe chez les lignées parentales. Sur les trois caractères ($A1_{gen}$, $A2_{gen}$, $A3_{gen}$) qui définissent l'architecture de la plante, les résultats indiqueraient qu'il n'y a pas de pression de sélection et de définition d'idéotypes pour l'architecture foliaire au niveau des panels. Cela suggère une variabilité non exploitée en sélection en terme de surface foliaire et de sa répartition le long de la tige.

II.4.3.1 Corrélation entre les traits de phénologie et d'architecture

Deux cibles phénotypiques permettent d'illustrer la stratégie de sélection du programme tournesol de Syngenta : la date thermique de la floraison TTF1 et la surface foliaire totale ($A1_{gen}$) de la plante. L'amélioration de la productivité obtenue dans le panel 2 a été orientée autour de la vigueur de la plante et sa date de floraison. Pour TTF1 l'essentiel des génotypes du panel de Syngenta a une floraison semi-tardive et est proche les uns des autres. Pour $A1_{gen}$, ces génotypes présentent une surface foliaire importante.

Des corrélations phénotypiques significatives ont donc été observées entre ces deux traits (Tableau II-7). Une apparition tardive de la floraison correspond à une durée de la phase de développement végétatif plus longue permettant à la plante de mettre en place une surface foliaire importante. Ce fort développement végétatif est relié à une bonne vigueur de la plante et associé à une production de biomasse potentiellement importante (Aguera *et al.*, 1997 ; Rey, 2003).

La pression de sélection faite sur ces deux traits a eu aussi des impacts sur les autres traits de la plante. Entre TTF1 et la date thermique de la maturité physiologique (TTM3), la corrélation était significative au niveau du panel 2 et 3 (Tableau II-7). Les génotypes qui présentent une valeur de TTF1 plus élevée présentaient ainsi les valeurs de TTM3 les plus élevées. La variabilité de TTM3 était, par contre, plus élargie par rapport à TTF1 du fait de la variabilité de la durée de la phase reproductive (F1M3).

La durée de la phase F1M3 ne présente pas de corrélation avec TTF1 (Chervet et Vear, 1990). Au niveau du panel 4, toutes les combinaisons possibles ont été retrouvées entre TTF1 et F1M3. Les corrélations entre les variables phénologiques sont donc perturbées par le fort déterminisme environnemental de TTM3 au niveau de ce panel 4. L'estimation de TTM3 pour chaque génotype a été obtenue sur plusieurs essais menés dans différentes conditions environnementales (Casadebaig, 2008 ; Lecoecur *et al.*, 2011). Toutefois, des classements entre génotypes ont été relativement conservés, ce qui a permis la définition d'idéotypes.

Pour l'architecture de la plante, une corrélation significative a été observée entre la surface foliaire totale ($A1_{gen}$) et la surface foliaire de la plus grande feuille ($A3_{gen}$) (Tableau II-7). $A3_{gen}$ et le nombre de feuilles total ($Nfmax_{gen}$) constituent des traits de décomposition de $A1_{gen}$. $A1_{gen}$ est, en effet, par construction le produit de $Nfmax_{gen}$ et la surface individuelle des feuilles (représentée par $A3_{gen}$). La corrélation entre $Nfmax_{gen}$ et $A3_{gen}$ a été négative au niveau du panel 2 (Tableau II-7). Plus un génotype a de feuilles, plus ses feuilles sont petites. Toutes les combinaisons entre nombre et taille des feuilles ne sont donc pas possibles. Par exemple, les génotypes du panel 2, qui ont présenté une valeur de $Nfmax_{gen}$ supérieure à 32, ont présenté une valeur de $A3_{gen}$ faible inférieure à la moyenne du panel ($<325 \text{ cm}^2$). Il est toutefois important de noter qu'entre les génotypes commerciaux du panel 4, la corrélation n'était pas significative entre $Nfmax_{gen}$ et $A3_{gen}$ (Tableau II-7). Des génotypes ont, en effet, présenté des comportements atypiques au niveau de ce panel par exemple les deux variétés NKMirasol et LG5660 qui présentent des valeurs élevées de $A3_{gen}$ (410 cm^2 et de 466 cm^2) en combinaisons avec des valeurs élevées de $Nfmax_{gen}$ de 28.

En terme de forme du profil foliaire, au niveau des lignées du panel 1, aucune corrélation significative de la position de la plus grande feuille $A2_{gen}$ avec $A3_{gen}$ n'a été observée (Tableau II-7). Au niveau du panel 2, même si $A2_{gen}$ a été corrélé avec $A1_{gen}$ et $Nfmax_{gen}$, toutes les combinaisons possibles entre ces traits ont été observées. De plus, si $A2_{gen}$ est exprimée relativement à $Nfmax_{gen}$, il n'est pas possible de relier la forme du profil foliaire au nombre de feuilles de la plante. Ainsi pour des génotypes présentant le même nombre de feuilles, la position de la plus grande feuille variait de 1/3 à 2/3 du profil.

II.4.3.2 Idéotype dans le programme de création variétal de Syngenta

Le phénotypage de plusieurs panels de génotypes (panels 1, 2 et 3), dont des principales variétés de Syngenta, permet de définir rétrospectivement les tendances en terme d'idéotype pour la phénologie et l'architecture de la partie aérienne, au sein du programme de création variétale de Syngenta.

Les géotypes issus de ce programme sont en moyenne mi-tardifs. Ils présentent une floraison tardive avec peu de variabilité entre géotypes. La date de maturité physiologique présente, quant à elle, une variabilité plus importante, mais plus restreinte que celle observée pour les géotypes historiques (Vear *et al.*, 2003, Lecoeur *et al.*, 2011). La combinaison de ces dates de floraison et de maturité conduit à une durée de la phase végétative courte et de la phase reproductive longue. Une longue phase reproductive avec une apparition précoce de la floraison peut être bénéfique pour la productivité de la plante dans des régions de saisons culturales courtes ou de conditions environnementales limitantes (e.g. Sadras et Connor, 1991 ; Pereira *et al.*, 1999b ; Dosio *et al.*, 2000). La détermination d'une durée optimale de cette phase dans l'interaction du géotype avec son environnement constitue donc une piste non négligeable à développer chez les plantes notamment pour une stratégie de maximisation de l'acquisition des ressources disponibles et pour un maintien, voire une amélioration de leur productivité en conditions de déficit hydrique.

En terme d'architecture de la partie aérienne, le nombre de feuilles, autour de 30 feuilles, est plus élevé, d'environ 3 feuilles, de ceux observés pour les géotypes historiques (Vear *et al.*, 2003 ; Lecoeur *et al.*, 2011). De plus, il est apparu dans les dernières générations des géotypes « courts » avec moins de 25 feuilles (e.g. Prodisol avec 23 feuilles inscrite en 1998). Ce nombre élevé de feuilles est donc en opposition avec la tendance générale. De plus, cette combinaison entre une phase végétative courte et un nombre élevé de feuilles est assez atypique. Elle ne peut résulter que d'une production rapide de feuilles au travers d'un phyllochrone élevé ou une durée d'expansion foliaire courte (e.g. Dosio *et al.*, 2003 ; Moriondo *et al.*, 2003). La surface foliaire de la plante est par contre plus élevée que celle des géotypes historiques. En utilisant une densité de peuplement agronomique, on obtient des indices foliaires à floraison de 3.5 à plus de 4. Cela correspond à une masse foliaire importante ce qui est également en opposition avec la tendance générale. Le CETIOM mentionnait dans ses brochures techniques que la tendance a été pendant longtemps de maîtriser le développement végétatif du tournesol pour deux raisons. La première était de limiter la compétition entre le développement végétatif et le développement reproducteur (CETIOM, 2008). Les suivis de parcelles indiquaient que pour un indice foliaire supérieur à 3, le nombre de grains était limitant pour atteindre les objectifs de rendement, du fait d'un capitule trop petit (CETIOM, 2008). De plus, il avait été montré qu'au-delà d'un indice foliaire de 3, le risque d'attaque fongique augmentait, notamment à cause de l'hygrométrie au sein du couvert végétal (e. g. Debaeke *et al.*, 2003 ; Debaeke et Estragnat, 2009). De plus, une surface foliaire importante peut permettre une conservation de l'eau par une bonne couverture du sol limitant l'évaporation du sol. Mais elle peut présenter des inconvénients au travers d'une plus forte demande hydrique pour la transpiration. Ceci peut contribuer à l'accélération de l'occurrence d'un stress hydrique sévère et de longue durée. La valeur d'indice foliaire de 3 est donc critique parce qu'elle représente également la valeur à atteindre pour permettre une interception d'au moins 90 % du rayonnement incident entre la floraison et le début du remplissage des graines (Flenét

et al., 1996 ; Cantallgo *et al.*, 1997 ; Connor et Hall, 1997 ; Mercau *et al.*, 2001). Jusque dans les années 1980, l'objectif a été de maintenir le potentiel d'indice foliaire autour de 3, donc des plantes avec une surface foliaire totale $A1_{gen}$ inférieure à 0.45 m^2 (Vear *et al.*, 2003 ; Casadebaig, 2004).

L'extensification de la culture à partir du milieu des années 1980 a fait que le développement végétatif de la plante est maintenant souvent limité par des contraintes abiotiques, notamment des déficits hydriques et des carences en azote. Dans ces conditions, il faut avoir un potentiel d'indice foliaire supérieur à la valeur critique de 3 pour compenser les effets limitants de ce potentiel. C'est ce qu'on observe pour les génotypes de Syngenta qui ont environ une marge de 35 % en terme de potentiel de surface foliaire. Atteindre ces niveaux de surface foliaire avec une phase végétative courte nécessite un plastochrone rapide pour produire rapidement les phytomères et maintenir une durée d'expansion suffisante (Dosio *et al.*, 2003). Cela nécessite également une vitesse d'expansion importante. Des études plus approfondies de l'organogenèse et de la morphogenèse de ces génotypes seraient donc intéressantes.

Si, en moyenne il faut atteindre un indice foliaire de 3 pour maximiser l'interception lumineuse, les génotypes peuvent aussi différer quant à leur efficacité d'interception lumineuse par unité de surface foliaire. Ce caractère n'a pas été évalué pendant cette étude. Les expérimentations mises en place à cette fin ont été détruites par des attaques de phomopsis et de phoma. Par contre, il a été montré que des génotypes présentant leurs plus grandes feuilles proches du capitule étaient plus efficaces dans l'interception lumineuse (Casadebeig, 2004 ; Rey *et al.*, 2008). Cette caractéristique est évaluée avec le trait position de la plus grande feuille $A2_{gen}$. Les génotypes de Syngenta ont des caractéristiques moyennes également en opposition avec la tendance générale (Lecoeur *et al.*, 2011). Ils présentent en moyenne un profil foliaire proche de la symétrie. Ce type de profil se positionne entre les profils symétriques des plus anciennes variétés (e.g. INRA6501, 1970) et quelques variétés récentes présentant un profil très dissymétrique avec la plus grande feuille très proche du capitule (e.g. Prodisol, 1998). La distance topologique de la plus grande feuille au capitule des génotypes récents est inférieure à 10 phytomères (Lecoeur *et al.*, 2011) alors que celle des génotypes de Syngenta (panel 3) est d'environ 13 à 14 phytomères. Les génotypes présentent de plus une importante variabilité pour ce caractère avec des distances topologiques allant de 18 à 11 phytomères. Il semble donc que $A2_{gen}$ n'ait pas été pris en compte dans le programme de création variétale. Une valeur de $A2_{gen}$ élevée permet de retarder l'occurrence de la sénescence des feuilles les plus grandes et donc d'améliorer la durée de vie des feuilles. Retarder la sénescence constitue un trait d'adaptation important dans des conditions hydriques limitantes (Rivero *et al.*, 2007). Il reste donc une marge de progrès sur l'efficacité du couvert pour l'interception du rayonnement incident.

II.4.4 Impact de la variabilité de la capacité d'extraction de l'eau sur l'accès aux ressources hydriques de la plante et faisabilité d'un phénotypage à grande échelle

Dans cette étude, la capacité d'extraction de l'eau a été caractérisée par la teneur en eau minimale d'extraction de l'eau ($T_{e_{min}}$) et l'Indice d'extraction de l'eau (IE_{gen}). La teneur en eau minimale d'extraction de l'eau a présenté une large variabilité génotypique au niveau du panel 3 et du panel 4. Cette variabilité de la capacité d'extraction de l'eau a déjà été observée chez le tournesol exprimée en potentiel hydrique de fermeture stomatique (Mojayad et Planchon, 1994) ou en quantité d'eau extractible (Dardanelli *et al.*, 1997 ; Angadi et Entz, 2002a ; Chimenti *et al.*, 2002). Cette importante variabilité génotypique de la teneur en eau minimale a également été observée chez d'autres cultures, comme le soja, variant de 0.057 à 0.091 g g⁻¹ (Hufsteler *et al.*, 2007).

La capacité d'extraction de l'eau serait reliée à la capacité d'ajustement osmotique des plantes. Des études ont montré que les génotypes présentant une capacité d'ajustement osmotique élevée étaient ceux qui prélevaient le plus d'eau du sol et pouvaient même ainsi résister aux contraintes hydriques (Chimenti *et al.*, 2002 ; Angadi et Entz, 2002 b). Chez différentes légumineuses, une bonne capacité d'extraction de l'eau est également associée à une bonne capacité d'ajustement osmotique (Lecoeur *et al.*, 1992 ; Subarrao *et al.*, 2000 ; Clavel *et al.*, 2005).

La variabilité génotypique pour la capacité d'extraction pourrait donc expliquer les différences de performances entre génotypes dans des conditions hydriques limitantes. Comme dans Expt.5, NKSsanbro et XRQxPPR9 ont présenté une $T_{e_{min}}$ de 0.076 et 0.108 g g⁻¹ respectivement. Ces valeurs correspondent à un pourcentage d'eau extractible de 69 et 79 %. Cette différence de 10 % d'eau extractible, pour un sol superficiel de 0.75 m de profondeur pouvant contenir une quantité d'eau disponible de 100 mm d'eau (Ratliff *et al.*, 1983), aurait permis au génotype NKSsanbro d'extraire 10 mm d'eau supplémentaire par rapport au génotype XRQxPPR9. Cela correspondra à la quantité d'eau nécessaire pour maintenir la transpiration d'une plante de tournesol pendant 3 jours (Sadras *et al.*, 1991 ; Karam *et al.*, 2007). Ces trois jours permettraient une production de biomasse et/ou une allocation de biomasse aux graines plus importantes. Les processus d'élaboration du rendement demeurent particulièrement sensibles au déficit hydrique durant la phase reproductive (e.g Sadras et Connor, 1992 ; Vilallobos *et al.*, 1996), une bonne capacité d'extraction de l'eau diminuerait donc l'incidence d'un déficit hydrique sur la productivité.

II.4.5 Variabilité de l'architecture racinaire et représentativité des résultats sous serre du comportement des géotypes au champ

Dans notre étude, les géotypes présentaient tous, au stade de floraison, la même allure générale de répartition de la biomasse racinaire en fonction de la profondeur d'enracinement (Figure II-6). La biomasse était plus importante en surface et elle décroissait exponentiellement avec la profondeur jusqu'à atteindre une valeur asymptotique, non nulle, dans les strates les plus profondes. Ainsi, 80 à 90 % des racines étaient situées dans les 40 premiers centimètres du sol puis la densité de racines diminuait avec la profondeur. L'exploration en profondeur du sol dépend de l'importance de la biomasse racinaire de la plante, mais aussi de l'environnement. La profondeur d'enracinement est sensible à la structure du sol, notamment aux obstacles physiques. Dans nos conditions d'expérimentations, les plantes ont été installées sur un substrat homogène utilisé de manière à faciliter le développement du système racinaire. Le développement d'une méthodologie standardisée permettant des comparaisons entre géotypes reste problématique dans l'étude de caractérisation du système racinaire (Pierret *et al.*, 2006). Le confinement des racines dans un volume restreint de sol peut modifier le comportement des géotypes (Lambers *et al.*, 2006), notamment leur distribution spatiale. Toutefois, nos résultats en colonne de sol sont cohérents avec des observations antérieures au champ indiquant que le système racinaire du tournesol aurait une distribution spatiale de forme conique (Cabelguenne *et al.*, 1999 ; Angadi et Entz, 2002a).

Notre indicateur de la profondeur effective d'enracinement (Z) a montré une corrélation significative avec la biomasse racinaire de la plante. Cet indicateur Z est, ainsi, représentatif du comportement relatif des géotypes entre eux et il permet de comparer les performances des géotypes. La variabilité géotypique de Z observée correspond à 65 % de variations entre deux géotypes extrêmes soit un écart de 0.37 m de profondeur effective d'enracinement. Sadras *et al.* (1989) ont rapporté un écart du même ordre de grandeur (0.4 m) pour leur indice de profondeur d'enracinement relative de géotypes étudiés au champ. Au champ, 10 jours après la floraison, Dardanelli *et al.* (1997) ont observé au sein d'un panel de géotypes de tournesol des valeurs de profondeur effective pour le prélèvement d'eau du système racinaire comprises entre 2.5 et 2.9 m respectivement pour un géotype précoce et un géotype tardif. Cet écart avait permis d'accroître de 60 mm la réserve utile pour le géotype ayant le système racinaire le plus profond (Dardanelli *et al.*, 1997). Ce surplus hydrique non négligeable permet un gain de rendement de 5q ha^{-1} (Cetiom, 2007). En l'absence d'obstacle physique et dans des conditions de sol profond, le potentiel d'enracinement maximal pourrait donc constituer un atout important pour améliorer la productivité de la plante. Des études ont été entreprises pour caractériser la variabilité de la profondeur d'enracinement entre les 90 géotypes du pool génétique de Syngenta. Les variétés commerciales issues de ce factoriel par exemple, NKSanbro et NKMelody, faisaient partie des groupes de géotypes présentant les valeurs les plus élevées de Z .

Il est toutefois important de noter que ces deux génotypes diffèrent par leur phénologie, le premier est un génotype précoce et le deuxième un semi-tardif. Cependant, NKSanbro présente la valeur de Z la plus élevée. L'analyse de la corrélation de ce trait avec la phénologie nécessitera plus d'investigations. Ceci n'empêche pas que la capacité de production de ces deux génotypes soit élevée et reste corrélée avec leur capacité d'enracinement. NKSanbro constitue un des meilleurs génotypes pour les milieux à fortes contraintes hydriques. Cette capacité de production de biomasse constitue déjà un indicateur de cette performance d'enracinement que la sélection peut utiliser.

II.5 CONCLUSION

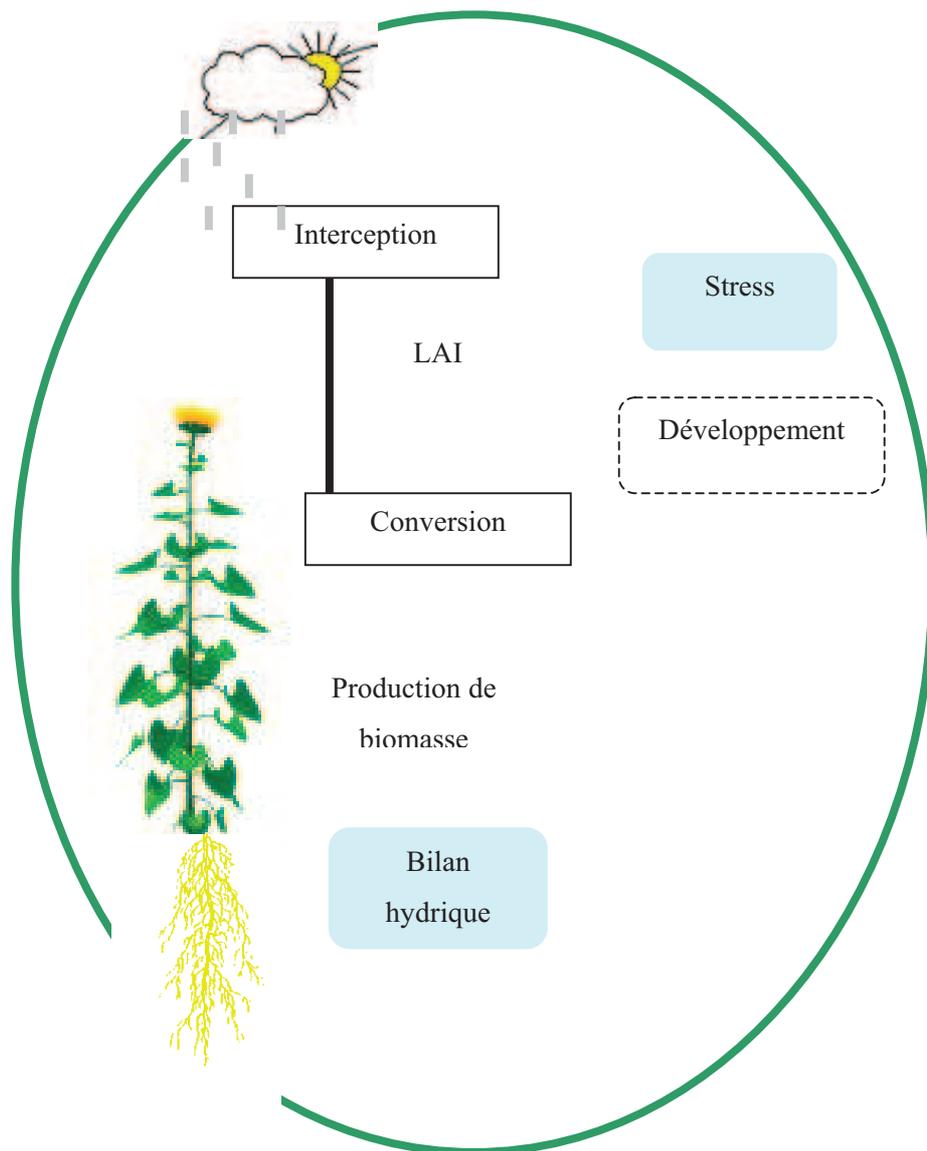
Les travaux de phénotypage au champ menés dans notre étude ont montré qu'il existe une variabilité phénotypique pour la phénologie et l'architecture foliaire au sein du panel de 90 hybrides de Syngenta. Cette variabilité est restreinte pour la phénologie avec un comportement général des génotypes à présenter un cycle de développement raccourci en combinaison avec une apparition tardive de la floraison. La durée de la phase végétative de ces génotypes leur permet de mettre en place un appareil végétatif important. La variabilité de la surface foliaire de ces génotypes couvre par contre une gamme de valeurs élevées correspondant à des indices foliaires supérieurs à 3 permettant une interception complète du rayonnement incident et de compenser les effets des conditions environnementales limitantes. La répartition de cette surface foliaire sur la tige présente une variabilité importante pour des génotypes de profil foliaire en « cloche » et en « parasol ». Le profil de type « sapin » est peu représenté. La variabilité restreinte de la phénologie au sein de ce panel est apparue indépendante de la variabilité des traits d'architecture. Il serait donc possible de cibler l'amélioration de l'efficacité d'interception au sein de ces génotypes et d'élargir en parallèle leur gamme de précocité en diminuant, par exemple la durée de leur phase végétative. Cette diminution n'entraînerait pas automatiquement une diminution du développement végétatif des plantes en faisant varier la variabilité de la surface foliaire individuellement des feuilles. La gamme de variabilité de la surface foliaire présente aussi une marge importante pour maintenir l'indice foliaire de ces génotypes dans une gamme acceptable pour maximiser leur efficacité d'interception à leur expansion maximale.

Les travaux de phénotypage sous serre ont montré que la capacité d'extraction de l'eau peut être quantifiée par l'indice d'extraction de l'eau IE_{gen} . Cet indice peut être utilisé pour discriminer les génotypes. Les génotypes actuellement cultivés en France ont présenté une bonne performance pour l'extraction de l'eau. La caractérisation sur les 25 hybrides expérimentaux de la recherche publique a montré une importante variabilité phénotypique pour ce trait. La profondeur d'enracinement a aussi présenté une variabilité génotypique. Il existe donc des ressources de variabilités importantes pour la sélection.

La caractérisation sur les populations de sélection (Panels 1, 2, 3) faite dans notre étude peut donc servir à évaluer l'intérêt d'un travail de sélection sur ces traits en estimant l'impact de ces variabilités sur la productivité de ces génotypes et en déterminant leur déterminisme génétique. Les questions que nous allons aborder par la suite seraient donc i) quel est l'effet de la variabilité observée de ces génotypes sur leur productivité et ii) le déterminisme génétique de ces caractères permet-il d'envisager de modifier leur valeur et de les combiner pour obtenir de nouveaux idéotypes plus performants en conditions de déficit hydrique.

En résumé, un phénotypage des caractères phénologiques, architecturaux et racinaires a été conduit sur trois panels de génotypes constitués de lignées et de combinaisons d'hybrides F1. Les résultats obtenus indiquent que :

- Des différences significatives entre les génotypes existent pour les huit traits caractérisés date thermique de la floraison TTF1 et de la maturité physiologique TTM3 (pour la phénologie) ; nombre de feuilles totales $Nf_{max_{gen}}$, surface foliaire totale $A1_{gen}$, position $A2_{gen}$ et surface de la plus grande feuille $A3_{gen}$ (pour l'architecture foliaire) ; indice d'extraction de l'eau IE_{gen} et Z profondeur d'enracinement (pour l'accès aux ressources hydriques).
- Une importante contribution de la variabilité environnementale est observée dans le déterminisme de TTM3 par rapport à TTF1 remettant en cause l'intérêt de TTM3 en tant que paramètre génotypique et indiquant que la description de la maturité physiologique doit être améliorée.
- Au niveau du panel 1 et 2, pour $A1_{gen}$, $A2_{gen}$, $A3_{gen}$, la variabilité génotypique est aussi large que celle observée au niveau des variétés représentatives des 40 années de sélection chez le tournesol alors que pour TTF1, TTM3 et $Nf_{max_{gen}}$ elle est plus restreinte.
- Z et IE_{gen} constitueraient des ressources de variabilité non exploitées par le programme de sélection de Syngenta
- Les génotypes commerciaux présentent de bonnes performances pour la capacité d'extraction de l'eau. Il s'agit donc de conserver ce niveau de performance pour les futures variétés
- Des groupes de génotypes pour Z peuvent être définis entre les génotypes commerciaux étudiés.



Chapitre 3 :

Analyse de sensibilité du rendement à la variabilité des cibles phénotypiques potentielles de sélection

Tableau II-10 : Paramètres génotypiques dans le modèle SUNFLO-CLIMATOR.

| Module | Paramètres génotypiques | | |
|--|---|-----------------------------------|-----------------|
| | Intitulé | Sigle | Unité |
| Phénologie | Date thermique du stade bouton étoilé | TTE1 | °Cj |
| | Date thermique de la floraison | TTF1 | °Cj |
| | Date thermique du stade de début de remplissage des graines | TTM0 | °Cj |
| | Date thermique de la maturité physiologique | TTM3 | °Cj |
| Architecture | Nombre de feuilles total | Nfmax _{gen} | |
| | Position de la plus grande feuille | A2 _{gen} | |
| | Surface foliaire de la plus grande feuille | A3 _{gen} | cm ² |
| | Coefficient d'extinction | k _{gen} | |
| Production de biomasse | Capacité photosynthétique | PHS _{gen} | |
| Allocation de biomasse | Indice de récolte capitule maximal | IR_capitulemaximal _{gen} | |
| | Indice de récolte graines | IR_graine _{gen} | |
| Accès aux réserves hydriques du sol | Profondeur d'enracinement maximal | Zmax _{gen} | mm |
| | Indice d'extraction de l'eau | IE _{gen} | |
| Réponses au stress | Indice d'état hydrique du sol critique pour la transpiration | RT _{gen} | |
| | Indice d'état hydrique du sol critique pour l'expansion des organes | RE _{gen} | |
| | Indice d'état hydrique du sol critique pour l'organogenèse | RO _{gen} | |

III. ANALYSE DE SENSIBILITÉ DU RENDEMENT À LA VARIABILITÉ DES CIBLES PHÉNOTYPIQUES POTENTIELLES DE SÉLECTION

III.1 INTRODUCTION

Dans ce chapitre, l'impact de la variabilité observée au sein des génotypes du panel 2 (cf. Chapitre 1) sur la variabilité du rendement est évalué au travers d'un modèle de culture de tournesol SUNFLO-CLIMATOR. L'approche consiste à générer l'expression phénotypique du rendement à partir du modèle pour des génotypes virtuels qui portent l'effet relatif aux traits de phénologie, d'architecture et d'accès aux ressources hydriques.

Dans une modélisation biophysique les relations quantitatives entre un processus de la plante et une variable environnementale sont formalisées avec des équations mathématiques dont les paramètres de contrôles permettent de prendre en compte des différences entre génotypes (e.g. Edmeades *et al.*, 2004 ; Jeuffroy *et al.*, 2006). Cette représentation permet de représenter le fonctionnement de la plante au travers de processus clés et d'identifier les traits déterminants de la productivité (Sinclair et Seligman, 1996 ; Hammer *et al.*, 1996). Dans ce travail de thèse, l'objectif est de définir comment les paramètres de contrôles d'un modèle de culture peuvent être de nouvelles cibles pour la sélection chez le tournesol.

Des modèles génériques comme STICS, APSIM sont disponibles pour simuler le fonctionnement du tournesol (Brisson *et al.*, 1998, Keating *et al.*, 2003). D'autres plus spécifiques (Hammer *et al.*, 1982 ; Meinke *et al.*, 1993a) existent aussi comme Oil-Crop Sun (Villalobos *et al.*, 1996). Mais la prise en compte de la variabilité génotypique dans ces types de modèles est assez limitée et n'est explicite généralement que pour la représentation de la phénologie. La capacité d'un modèle à rendre compte de la variabilité génotypique et à définir des combinaisons génotypiques les plus intéressantes pour l'adaptation à des conditions environnementales limitantes constituent des critères de choix d'une modélisation utilisée comme outil d'aide à la sélection. Le modèle de culture de tournesol, SUNFLO-CLIMATOR (Collectif d'auteurs, 2010 ; Lecoeur *et al.*, 2011), constitue un cadre d'analyse répondant à ces critères. Il a été construit essentiellement pour représenter le comportement des génotypes en réponse à leur environnement. Un jeu de paramètres génotypiques intègre la variabilité de ces réponses (Tableau II-10). Ces paramètres génotypiques ont été définis à partir des travaux d'analyses ecophysiologiques de la productivité du tournesol, menés sur des génotypes représentatifs des variétés cultivées en France depuis les 40 dernières années. (Debaeke *et al.*, 2004, Casadebaig, 2008, Lecoeur *et al.*, 2011) dont faisaient partie les génotypes du panel 4 phénotypés (cf. Chapitre 2). Les paramètres génotypiques pourraient être considérés comme des cibles phénotypiques dont le déterminisme génétique et l'héritabilité peuvent être estimés (Yin *et al.*, 2004). Pour cela, il faudrait évaluer s'ils représentent une variabilité génotypique et si cette variabilité présente un impact sur la variabilité de la productivité.

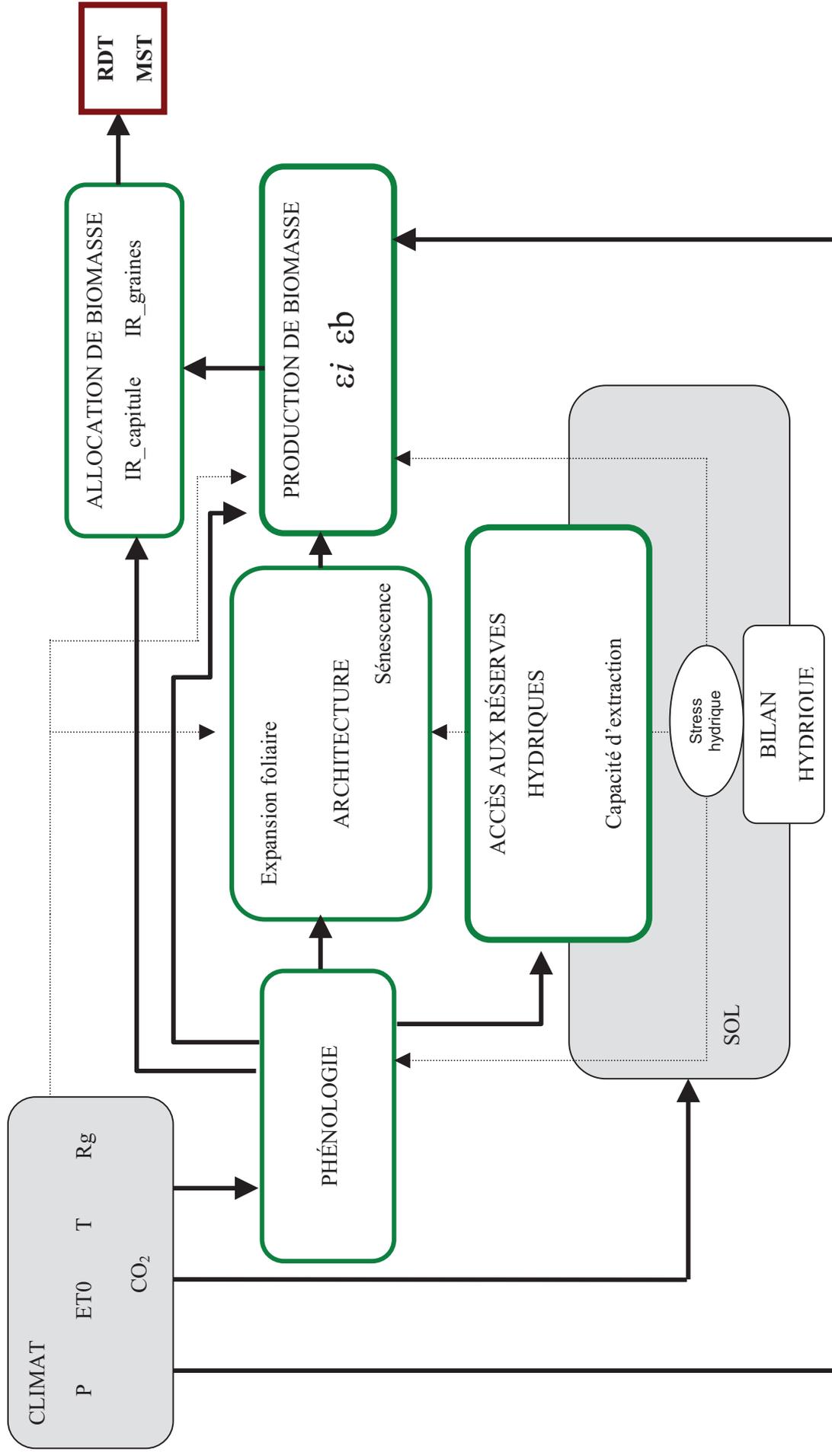


Figure III-1: Diagramme du modèle SUNFLO-CLIMATOR.

Les traits épais représentent les relations entre les compartiments et les traits fins les effets des contraintes environnementales au niveau des compartiments. P , pluviométrie ; ET_0 , évapotranspiration de référence ; T , température ; R_g , rayonnement global ; CO_2 , concentration en CO_2 ; ϵ_i , efficacité d'interception, ϵ_b , efficacité de conversion en biomasse du rayonnement intercepté ; RDT , rendement ; MST , biomasse totale produite de la plante.

Les travaux d'expérimentations au champ et sous serre, présentés dans le chapitre II précédent, ont rapporté que les traits associés à la phénologie, à l'architecture foliaire et à l'accès aux ressources hydriques qui constituent des paramètres génotypiques du modèle SUNFLO-CLIMATOR présentent une variabilité génotypique. Dans ce chapitre 3, après avoir présenté le modèle SUNFLO-CLIMATOR, une évaluation de l'importance relative de ces paramètres sur le rendement simulé du modèle est faite. Celle-ci a été conduite à l'aide d'une analyse de sensibilité des rendements simulés à des variations de ces paramètres génotypiques. La gamme de variabilité observée au sein des géotypes phénotypés du pool génétique de Syngenta a été utilisée. Cette analyse permettrait de quantifier la variation du rendement que l'on peut espérer pour une variation individuelle du paramètre, mais aussi de définir quelle combinaison pour les traits peut être ciblée pour améliorer les rendements en conditions de déficit hydrique.

III.2 MATERIELS ET METHODES

III.2.1 Présentation du modèle

Le modèle de culture utilisé dans cette thèse, SUNFLO-CLIMATOR, est basé sur une version développée en 2008 (SUNFLO ; Lecoecur *et al.*, 2008) dans le cadre du programme PROMOSOL productivité TOURNESOL II et III. Des évolutions du modèle ont amené à différentes versions intégrant les réponses des géotypes aux contraintes environnementales. (Casadebaig, 2008 ; Collectif d'auteurs, 2010).

Le modèle SUNFLO-CLIMATOR est un modèle de culture spécifique pour le tournesol. Il est construit sur la base de l'approche énergétique de production de la biomasse de Monteith (1977). Le couvert végétal est assimilé à un système qui intercepte les ressources disponibles du sol et de l'atmosphère : l'eau, la lumière et le CO₂. Le couvert transforme ensuite l'énergie lumineuse en biomasse et alloue cette production à ses différents organes. Le modèle est structuré en 5 modules qui définissent chacun des processus de phénologie, d'interception lumineuse, de production de biomasse, d'allocation de biomasse et d'accès aux réserves hydriques (Figure III-1). Chaque processus est pris en compte au pas de temps journalier. Ils sont contrôlés par la température, le rayonnement, le CO₂ et la disponibilité hydrique ainsi que le potentiel de croissance de la plante. Les entrées du modèle sont constituées des données caractéristiques du milieu : climat, sol et conduite culturale (Tableau III-1). Un groupe de paramètres génotypiques permet de prendre en compte la variabilité génotypique des traits déterminants les processus modélisés dans SUNFLO-CLIMATOR (Tableau II-10). Un ensemble de paramètres non génotypiques concerne les constantes du modèle qui caractérisent le fonctionnement de la plante lié à l'espèce et aux conduites culturales (Tableau III-2).

Tableau III-1 : Variables caractéristiques du milieu du modèle SUNFLO-CLIMATOR.

| | Intitulé | Sigle | Unité |
|---------------------|---|-------------------|-------------------------|
| Climat | Température de l'air minimum | Tmin | °C |
| | Température de l'air maximum | Tmax | °C |
| | Rayonnement global | Rg | Mj j ⁻¹ |
| | Évapotranspiration de référence | ET0 | mm j ⁻¹ |
| | Pluviométrie | P | mm j ⁻¹ |
| | Irrigation | I | mm j ⁻¹ |
| | Concentration en CO ₂ | CO ₂ | ppm |
| Sol | Charge en cailloux | Pc | % |
| | Densité apparente | da | g cm ⁻³ |
| | Profondeur maximale de sol | Prof_solmax | mm |
| | Seuil d'évaporation potentielle | Q0 | mm |
| | Teneur en eau à la capacité de rétention | Te _{cr} | % |
| | Teneur en eau minimale pour l'extraction de l'eau | Te _{min} | % |
| | Conduite culturale | Date de semis | |
| *Date de levée | | | jj/mm/aaaa |
| Densité | | <i>dens</i> | plantes m ⁻² |
| Profondeur de semis | | <i>zSemis</i> | mm |

* Variable facultative

Tableau III-2 : Paramètres non génotypiques dans le modèle SUNFLO-CLIMATOR.

| Module | Paramètres non génotypiques | | |
|--|--|--------------------------|---------------------------|
| | Intitulé | Sigle | Valeur (Unité) |
| Phénologie | Température de base | Tb | 4.8 °C |
| | Somme de température efficace pour la germination | TT _{germ} | 86.2 °Cj |
| | élongation de l'hypocotyle | <i>vEh</i> | 1.19 °Cj mm ⁻¹ |
| Architecture | Coefficient d'expansion foliaire | <i>Ke</i> | 0.01 |
| | Efficience d'interception maximale | <i>ε_{imax}</i> | 0.95 |
| Production de biomasse | Borne minimale de température optimale de la photosynthèse | Topt_min | 20 °C |
| | Borne maximale de température optimale de la photosynthèse | Topt_max | 28 °C |
| | Température maximale critique pour la photosynthèse | T _{max} | 37 °C |
| Accès aux réserves hydriques du sol | Profondeur initiale d'enracinement | Prof _{initiale} | 300 mm |
| | Vitesse d'enracinement | | 0.7 mm °C ⁻¹ |
| | Coefficient cultural | Kc | 1.2 |

III.2.1.1 La phénologie

Le cycle de développement du tournesol est divisé en 5 stades repères selon la description du CETIOM (2004) dans le modèle. Ces stades sont la levée A2, le stade bouton étoilé E1 qui marque le début du développement du capitule, le stade de la floraison F1 qui marque la fin du développement végétatif de la plante, le stade de début de remplissage des graines M0 et le stade de la maturité physiologique M3 qui marque la fin du cycle de développement de la plante. La date de levée est calculée en fonction de la profondeur de semis et de la vitesse d'élongation de l'hypocotyle (Tableau III-2). Les dates d'occurrence des 4 autres stades, date thermique de E1, de F1, de M0 et de M3, notées respectivement TTF1, TTF1, TTM0 et TTM3 sont définies pour chaque génotype et constituent les paramètres génotypiques caractérisant la phénologie dans le modèle (Tableau II-10). Ces dates sont déterminées par la somme de températures efficaces journalières depuis la levée avec une température de base de 4.8 °C (Granier et Tardieu, 1998).

III.2.1.2 Le module d'architecture

L'architecture foliaire est modélisée à l'aide de trois paramètres génotypiques que sont le nombre de feuilles total de la plante ($N_{\text{fmax}_{\text{gen}}}$), la position de la plus grande feuille ($A_{2_{\text{gen}}}$) et la surface foliaire de la plus grande feuille ($A_{3_{\text{gen}}}$). Ce module représente la dynamique de la surface foliaire au travers de l'apparition, de l'expansion et de la sénescence de chaque feuille de la plante (Figure III-2). À l'échelle du couvert, cette dynamique correspond à l'évolution de l'indice foliaire de la plante.

La taille finale potentielle de la feuille est fonction de son rang d'insertion, de la position de la plus grande feuille ($A_{2_{\text{gen}}}$) et de sa surface ($A_{3_{\text{gen}}}$) (Figure III-3). Deux paramètres a et b calculés à partir du nombre total de feuilles ($N_{\text{fmax}_{\text{gen}}}$) sont aussi utilisés (Lizaso *et al.*, 2003).

III.2.1.3 La production de biomasse et l'allocation de biomasse

Une production de biomasse journalière est calculée à l'aide de l'équation de Monteith (1977) puis celle-ci est cumulée depuis la levée pour estimer la biomasse totale de la plante au cours de son cycle.

$$MST(t) = \int_{\text{levée}} 0.48 Rg(t) \varepsilon_i(t) \varepsilon_b(t)$$

Avec MST , matière sèche totale produite par la plante cumulée depuis la levée jusqu'au temps t (g m^{-2}), ε_b efficacité biologique (g MJ^{-1}); ε_i , efficacité d'interception; Rg , rayonnement global incident (MJ m^{-2}).

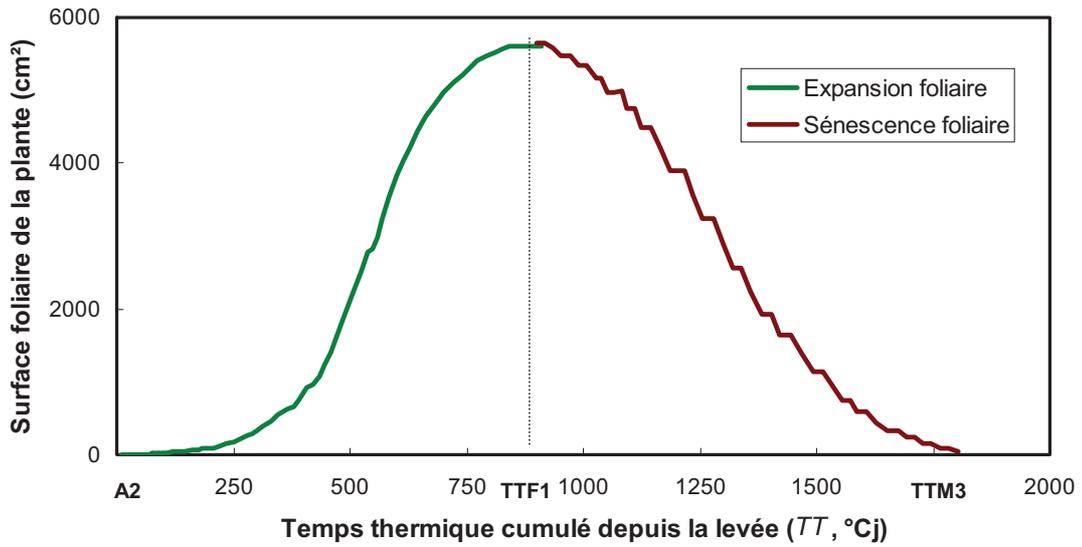


Figure III-2 : Évolution de la surface foliaire de la plante au cours de son cycle de développement.

A2, levée de la plante ; TTF1, date thermique de la floraison ; TTM3, date thermique de la maturité physiologique.

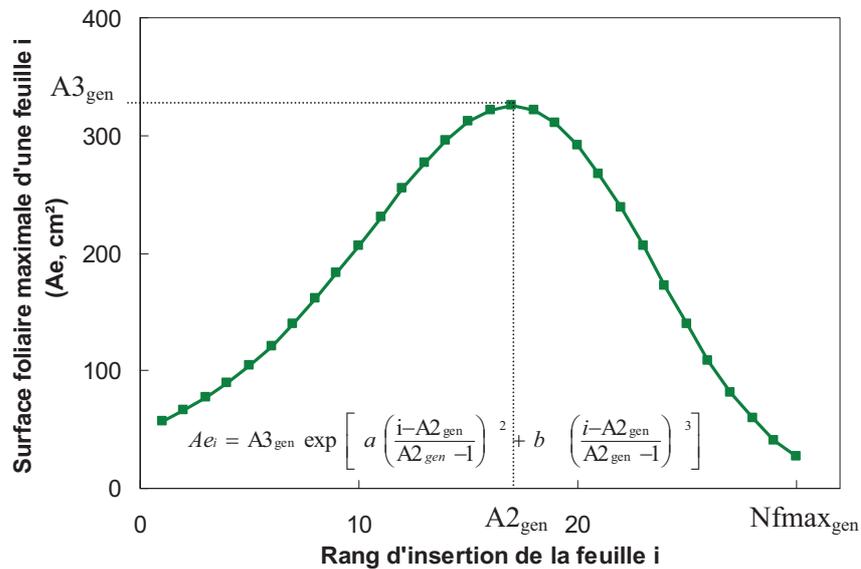


Figure III-3 : Surface foliaire maximale en fonction du rang d'insertion des feuilles sur la tige.

Ae, surface finale potentielle de la feuille (cm²) ; A2_{gen}, position de la plus grande feuille ; A3_{gen}, surface foliaire maximale de la plus grande feuille ; Nfmax_{gen}, nombre de feuilles total de la plante.

$$b = -2.210304 \cdot 10^{-1} A2_{gen} - 3.529 \cdot 10^{-4} A3_{gen} + 8.25307 \cdot 10^{-2} Nfmax_{gen}$$

$$a = -2.313409 + 1.8158 \cdot 10^{-2} A2_{gen} - 1.637 \cdot 10^{-3} A3_{gen} + 1.9968 \cdot 10^{-2} Nfmax_{gen} + 9.20874 \cdot 10^{-1} b$$

L'efficacité d'interception (ε_i) est calculée en transposant au couvert une loi sur l'extinction d'un flux lumineux dans un milieu diffusant homogène dite loi de Beer (Figure III-4). Le coefficient d'extinction est représenté comme un paramètre génotypique k_{gen}

$$\varepsilon_i(t) = \varepsilon_{i_{max}} (1 - \exp(-k_{gen} LAI(t)))$$

Avec ε_i , efficacité d'interception du couvert ; $\varepsilon_{i_{max}}$, efficacité d'interception maximale ; k_{gen} coefficient d'extinction ; LAI , indice foliaire.

L'efficacité biologique (ε_b) représente la capacité de la plante à convertir l'énergie lumineuse. Elle évolue en fonction du stade de développement de la plante (Figure III-5 ; Sinclair et Muchow, 1999 ; Lecoeur et Ney, 2003). Elle est constante de la levée jusqu'à 300 ° Cj (Figure III-5). Puis, elle présente une évolution linéaire croissante en fonction du temps thermique cumulé depuis la levée pour atteindre une valeur maximale au stade de la floraison (F1). Entre le stade de la floraison (F1) et du début de remplissage des graines (M0), elle reste constante à sa valeur maximale. À partir de M0, l'efficacité biologique décroît de manière exponentielle et atteint une valeur nulle au stade de la maturité physiologique M3 (Figure III-5). Cette dynamique d'évolution de l'efficacité biologique reste identique pour tous les génotypes et pour exprimer la variabilité génotypique de la capacité photosynthétique un paramètre génotypique (PHS_{gen}) a été attribué au calcul de l'efficacité biologique. PHS_{gen} constitue la capacité photosynthétique du génotype exprimé relativement à celui du génotype NKMelody.

III.2.1.4 L'allocation de biomasse

Dans la version actuelle du modèle, l'allocation de la biomasse est représentée au travers de la répartition de la biomasse entre plante entière et capitule, et au sein du capitule entre réceptacle et graines. Cette répartition est représentée par l'indice de récolte capitule et l'indice de récolte graine.

L'indice de récolte capitule ($IR_{capitule}$) est modélisé par une fonction logistique du développement du capitule depuis le stade bouton étoilé (E1) en fonction du temps thermique et une valeur maximale $IR_{capitulemax_{gen}}$ (Figure III-6). La variabilité de l'allocation de biomasse au capitule entre génotypes est prise en compte par $IR_{capitulemax_{gen}}$, qui est utilisé comme paramètre génotypique.

L'indice de récolte graine ($IR_{graine_{gen}}$) est aussi représenté par un paramètre génotypique. Il correspond à la fraction de la biomasse de capitule allouée aux graines.

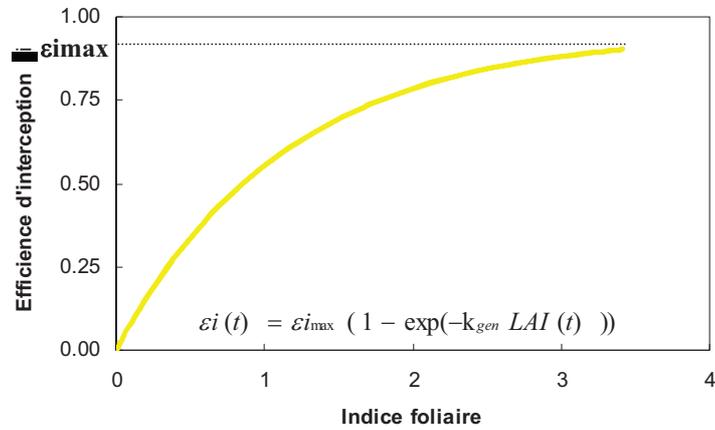


Figure III-4 : Représentation de l'évolution de l'efficacité d'interception en fonction de l'indice foliaire du couvert.

LAI, indice foliaire ; $\epsilon_{i_{max}}$, efficacité d'interception maximale du couvert ; k_{gen} , coefficient d'extinction.

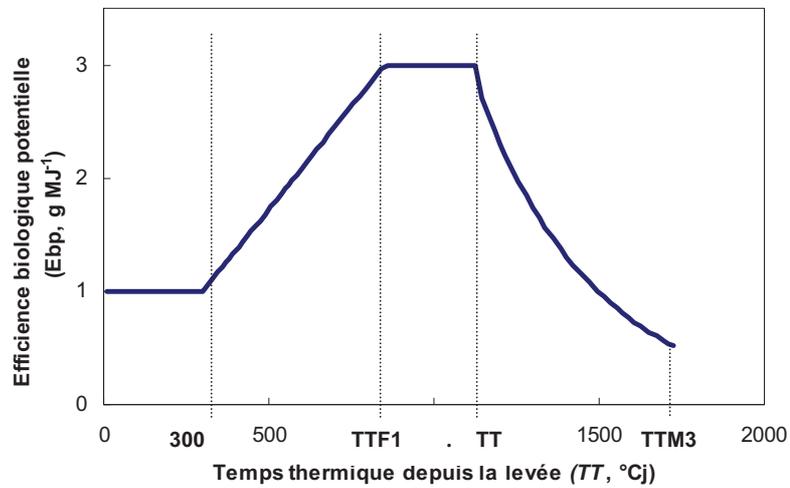


Figure III-5 : Évolution de l'efficacité biologique potentielle au cours du cycle de développement de la plante.

TTF1, date thermique de la floraison ; TTM0, date thermique du stade de début de remplissage des graines ; TTM3, date thermique de la maturité physiologique.

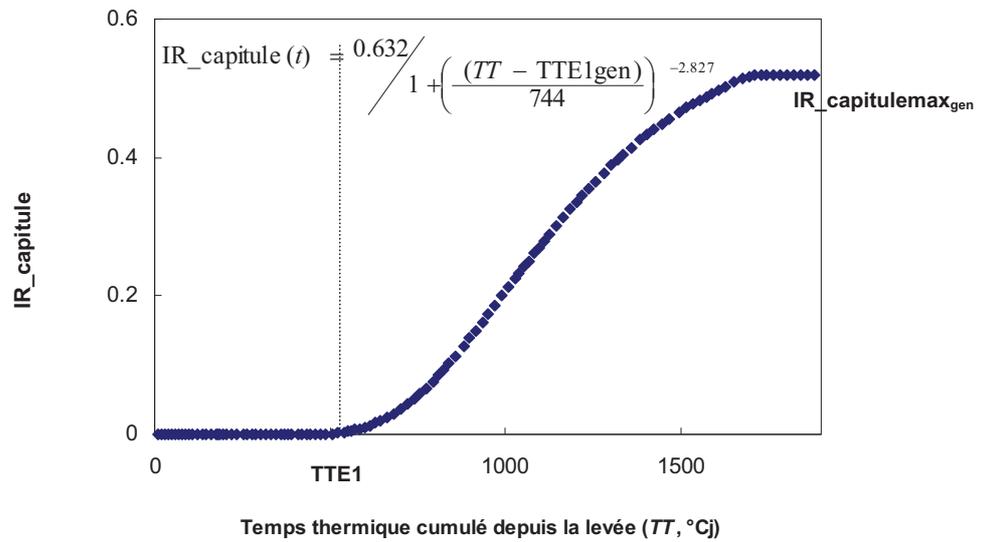


Figure III-6 : Part de la biomasse totale allouée au capitule au cours du cycle de développement du tournesol.

IR_{capitule} , indice de récolte capitule ; $IR_{\text{capitulemax}_{\text{gen}}}$, valeur maximale de l'indice de récolte de la plante ; $TTE1$, date thermique du stade d'apparition du bouton étoilé.

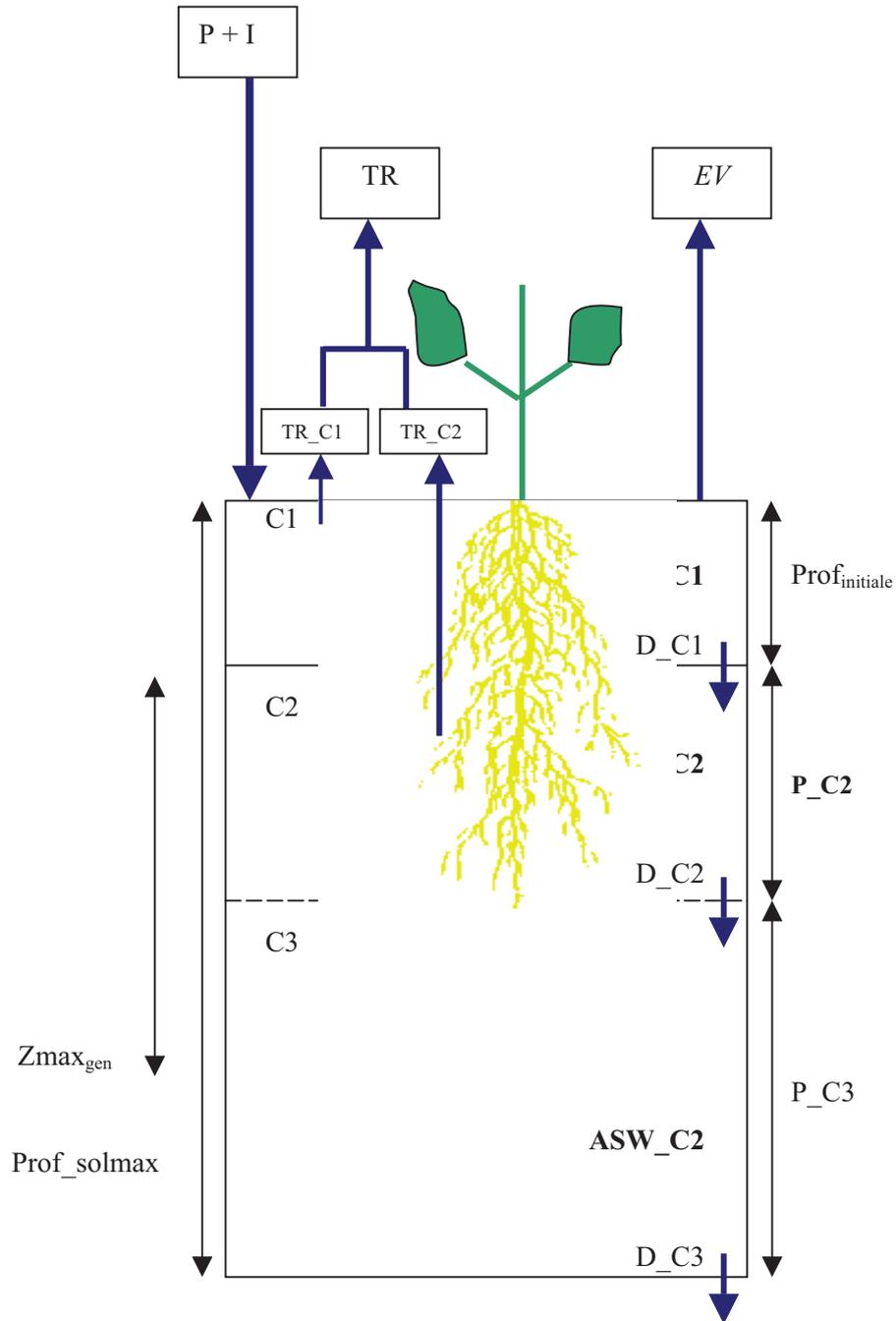


Figure III-7 : Représentation des compartiments du sol et des flux hydriques dans le module de bilan hydrique du modèle SUNFLO-CLIMATOR.

P, pluviométrie ; I, irrigation ; TR, transpiration ; *EV*, évaporation du sol ; *Tr_C1* et *Tr_C2*, transpiration de la plante prélevée à partir du compartiment C1 et C2 respectivement ; *ASW_C1*, *ASW_C2* et *ASW_C3*, quantité d'eau disponible pour la plante du contenu du compartiment C1, C2 et C3 respectivement ; *D_C1*, *D_C2* et *D_C3*, drainage respectif du compartiment C1, C2 et C3 ; *Zmax_gen*, profondeur maximale d'enracinement de la plante ; *Prof_solmax*, profondeur maximale du sol ; *Prof_initiale*, profondeur du compartiment C1 ; *P_C2* et *P_C3*, profondeur du compartiment C2 et C3 respectivement.

III.2.1.5 L'accès aux réserves hydriques du sol

Un module de bilan hydrique estime la quantité d'eau disponible du sol pour la culture (ASW) au pas de temps journalier

Le sol est assimilé à un réservoir hydrique dont la taille est limitée par sa profondeur maximale (Prof_solmax). Il est découpé en trois compartiments, C1, C2 et C3 (Figure III-7).

Le premier compartiment a une profondeur constante de 300 mm (Prof_initiale). Il correspond à la première couche de sol exploré par le système racinaire de la plante à la levée.

Le deuxième compartiment C2 correspond à la couche de sol que le système racinaire exploite au fur et à mesure de sa croissance. Sa taille (P_C2) évolue avec la progression du front racinaire de la plante. Cette progression est calculée comme le produit de la température moyenne de l'air avec une vitesse d'enracinement constante et identique pour tous les génotypes à $0.7 \text{ mm } ^\circ\text{C}^{-1}$ (Connor et Hall, 1997).

La profondeur maximale d'enracinement ($Z_{\text{max}_{\text{gen}}}$) constitue la limite de la somme de la taille du compartiment C1 et C2. Elle est un paramètre génotypique et en absence de valeur disponible, la version actuelle du modèle attribue à cette profondeur effective une valeur par défaut estimée à 1800 mm. Cette valeur correspond à la profondeur moyenne d'enracinement maximal pour un tournesol moyen dans la plupart des situations en sol profond (Cabelguenne et Debaeke, 1998).

Le compartiment C3 correspond au compartiment sous-racinaire. La taille de ce compartiment est égale à la profondeur maximale de sol (Prof_solmax) déduite de celle de C1 et C2.

Pour chaque compartiment, la capacité de stockage d'eau dépend de la texture granulométrique du sol, de sa densité apparente et aussi de sa charge en cailloux. Ces variables sont renseignées dans les caractéristiques du sol. La quantité d'eau disponible dans un compartiment est donc bornée d'une part, par l'humidité pondérale à la capacité de rétention d'eau maximale du sol ($T_{\text{e}_{\text{cr}}}$) et d'autre part, par une humidité critique correspondant à l'humidité minimale d'extraction d'eau du sol par la plante ($T_{\text{e}_{\text{min}}}$). En deçà de cette humidité, l'eau résiduelle du sol est inaccessible à la plante et la transpiration de la plante est réduite à 10 % de sa transpiration potentielle. $T_{\text{e}_{\text{min}}}$ caractérise la capacité intrinsèque de la plante à prélever l'eau par unité de volume de sol. La variabilité de la performance des génotypes pour l'extraction de l'eau est prise en compte au travers d'un paramètre génotypique, l'indice d'extraction de l'eau du sol (IE_{gen}). Ce paramètre est une expression de la performance du génotype pour la capacité d'extraction de l'eau relativement à celle du génotype NKMelody. Il est estimé comme le ratio de la teneur en eau minimale d'extraction d'eau du sol du génotype sur celui de NKMelody.

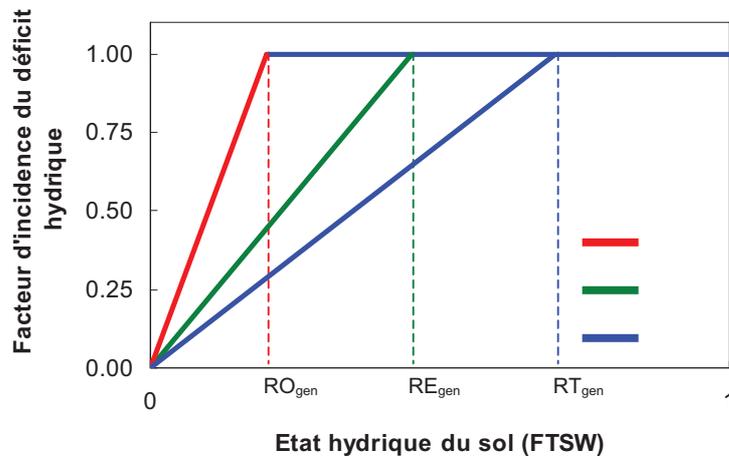


Figure III-8 : Représentation des réponses du fonctionnement de la plante en fonction de la variation de l'état hydrique du sol.

Les réponses sont exprimées au travers des facteurs d'incidence des effets des facteurs : FHTR, facteur d'incidence de la contrainte hydrique sur la vitesse de transpiration ; FHRO, facteur d'incidence de la contrainte hydrique sur l'organogénèse ; FHLE, facteur d'incidence de la contrainte hydrique sur la vitesse d'expansion foliaire ; FTSW, fraction d'eau disponible du sol ; RO_{gen} , RE_{gen} , et RT_{gen} , seuil de FTSW critique pour l'organogénèse, l'expansion foliaire et la transpiration de la plante respectivement.

La quantité d'eau maximale disponible du sol pour la plante est donc la somme de la quantité d'eau totale disponible du compartiment C1 et C2 calculée comme suit :

$$TTSW = da (\text{Prof_initiale} + P_C2) \frac{(\text{Te}_{cr} - (\text{Te}_{min} \cdot \text{IE}_{gen}))}{100} \left(1 - \frac{Pc}{100}\right)$$

Avec *TTSW*, quantité d'eau totale maximale disponible dans la profondeur de sol explorée par le système racinaire de la plante (mm) ; *da*, densité apparente du sol (g cm⁻³) ; *Prof_initiale*, *P_C2*, profondeur respective pour le compartiment C1 et C2 dont la somme correspond à la profondeur d'enracinement de la plante (mm) ; *Te_{cr}*, teneur en eau à la capacité de rétention du sol (% massique) ; *Te_{min}*, teneur en eau minimum du sol (% massique) ; *IE_{gen}*, indice génotypique d'extraction de l'eau du sol ; *Pc*, proportion estimée en cailloux du sol (%).

Au cours du cycle de développement de la plante, la quantité d'eau réellement disponible dans chaque compartiment C1, C2, C3 respectivement *ASW_C1*, *ASW_C2* et *ASW_C3* est estimée au travers de la dynamique des entrées et des sorties d'eau pour chaque compartiment. La pluviométrie (P) et l'irrigation (I) constituent les apports d'eau du premier compartiment du sol C1. Le drainage constitue l'apport d'eau des compartiments inférieurs (C2 et C3). Les pertes d'eau concernent ainsi l'évaporation du sol (Ev), la transpiration de la plante (TR) et le drainage des compartiments (D_C1, D_C2 et D_C3).

III.2.1.6 La prise en compte de l'effet des contraintes environnementales dans le modèle

Les effets de quatre facteurs sont représentés dans le modèle : l'eau, la lumière, la température et la concentration en CO₂. Ces effets sont pris en compte au travers de facteur multiplicatif appliqué à chaque fonction des processus considérés

- **Effet du déficit hydrique**

Le déficit hydrique affecte principalement le développement, la croissance des organes et le niveau de l'activité photosynthétique. La perception de la contrainte hydrique par la plante est exprimée au travers d'un indice calculé chaque jour en fonction de la fraction d'eau transpirable du sol (*FTSW*) (Figure III-8). *FTSW* est calculée comme le ratio de l'*ASW* sur la quantité d'eau totale disponible (*TTSW*). Des paramètres génotypiques représentant la sensibilité de l'organogenèse, de l'expansion foliaire et de la transpiration de la plante au déficit hydrique sont utilisés pour modéliser les réponses des génotypes à la contrainte hydrique. Ces paramètres génotypiques sont *RT_{gen}*, *RO_{gen}*, *RE_{gen}* qui correspondent respectivement à la valeur seuil de *FTSW* à laquelle les processus de transpiration, d'organogenèse et d'expansion foliaire sont affectés par le déficit hydrique (Figure III-8).

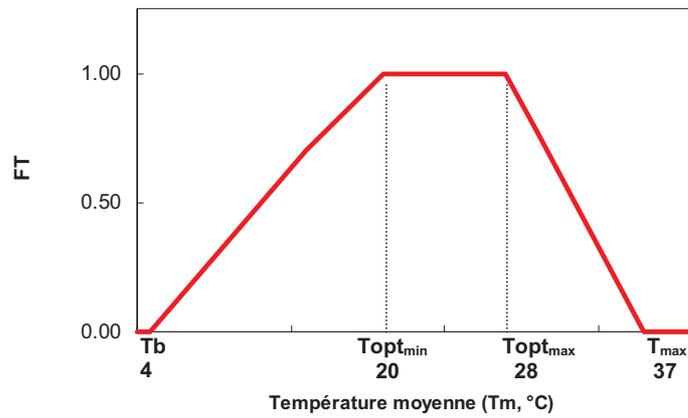


Figure III-9 : Représentation de la réponse de la plante à la température au travers du facteur d'incidence de la température FT.

FT, facteur d'incidence de l'effet de la température sur le fonctionnement de la plante ; Tb, température de base ; Topt_min et Topt_max, température minimale et maximale pour une activité photosynthétique optimale ; Tmax, température maximale pour laquelle l'activité photosynthétique est inhibée.

- **Effet du rayonnement**

Un facteur d'incidence de la lumière sur l'expansion foliaire (*Fle*) est calculé pour prendre en compte l'effet du rayonnement absorbé par unité de surface sur la vitesse d'expansion des limbes. Le paramétrage de cette fonction a été obtenu sur un génotype (Albena) (Rey, 2003), et a été généralisé sur l'ensemble du modèle comme suit :

$$Fle(t) = 2.5 \left(-0.139 + \left[\frac{1.128}{1 + \exp\left(-\frac{PARi(t) - 4.134}{2.093}\right)} \right] \right)$$

Avec *PARi* : rayonnement intercepté par plante évalué comme suit :

$$PARi(t) = 0.48 Rg(t) \frac{\varepsilon_i(t)}{SFp(t) \text{ dens } 10000}$$

Avec *PARi* : rayonnement photosynthétiquement actif intercepté par une plante au temps *t* (MJ plante⁻¹ j⁻¹), *Rg*, rayonnement global incident au couvert au temps *t* (MJ j⁻¹) ; *ε_i*, efficacité d'interception au temps *t* du couvert, *SFP*, surface foliaire totale de la plante au temps *t* (cm²) ; *dens*, densité de la plantation (plantes m⁻²).

- **Effet de la température**

La température module la photosynthèse de la plante au travers de quatre facteurs. La température de base (*T_b*, 4.8 °C) correspond à la température minimale au-dessous de laquelle la photosynthèse est nulle. La température maximale (*T_{max}*) correspond à la température moyenne au-delà de laquelle la photosynthèse est inhibée. Des expérimentations préliminaires (Guilioni, np) ont montré que chez le tournesol, la photosynthèse était optimale pour des températures de feuilles entre 25 et 35 °C, avec des différences entre génotypes. Ces températures de feuilles correspondent à des températures d'air comprises entre 20 et 28 °C. En absence de données sur l'ensemble des génotypes étudiés, *Topt_{min}* et *Topt_{max}* ont été prises égales à 20 et 28 °C pour l'ensemble des génotypes. Un facteur d'incidence de la température (*FT*) est donc calculé à partir de ces températures (Figure III-9).

- **Effet de la concentration de CO₂**

La prise en compte de l'effet du CO₂ a été proposée dans le projet CLIMATOR (Collectif d'auteurs, 2010) au travers d'un facteur d'incidence de la concentration en CO₂ de l'atmosphère sur l'efficacité biologique de la plante. Il est issu des travaux de Ainsworth *et al.* (2008) comparant les rendements de culture en C3 en conditions naturelles (CO₂ = 367 ppm) et en conditions d'enrichissement en CO₂ (CO₂ = 583 ppm).

Tableau III-3 : Modalités de simulation et valeur des facteurs et paramètres génotypiques utilisés.

Pour les paramètres génotypiques testés, les valeurs du trait représentées correspondent à la moyenne (\pm écartype) observée entre les 90 géotypes pour la phénologie et l'architecture et entre les 35 géotypes étudiés pour la capacité de l'extraction de l'eau.

| Modalités | Valeur du trait |
|--|------------------------------|
| Conditions de cultures testées | |
| Sol | |
| Profondeur 1 | 1000 mm |
| Profondeur 2 | 500 mm |
| Date de levée | |
| Levée1 | 04 Avril |
| Levée2 | 24 Avril |
| Levée3 | 15 Mai |
| Paramètres génotypiques testés | |
| Phénologie | |
| TTF1 | 851 \pm 27 °Cj |
| TTM3 | 1834 \pm 34 °Cj |
| Architecture | |
| Nfmax _{gen} | 30 \pm 2 |
| A2 _{gen} | 17 \pm 2 |
| A3 _{gen} | 325 \pm 29 cm ² |
| Accès à la réserve hydrique | |
| IE _{gen} | 1 \pm 0.23 |
| Paramètres génotypiques non testés | |
| Phénologie | |
| TTE1 | 0.8 (TTF1) –257 |
| TTM0 | 0.9 (TTF1) + 363 |
| Architecture | |
| A1 _{gen} | 5885 cm ² |
| K _{gen} | 0.88 |
| Accès à la réserve hydrique | |
| Zmax _{gen} | 1800 mm |
| Production de biomasse | |
| PHS _{gen} | 0.97 |
| Allocation de biomasse | |
| IR_capitulemax _{gen} | 0.52 |
| IR_graine _{gen} | 0.61 |
| Facteur d'incidence du déficit hydrique | |
| RT _{gen} | 0.40 |
| RE _{gen} | 0.61 |
| RO _{gen} | 0.25 |

III.2.2 Analyse de sensibilité

III.2.2.1 Les paramètres génétiques associés aux traits testés

Six paramètres génétiques ont été testés : date thermique de la floraison (TTF1), date thermique de la maturité physiologique (TTM3), nombre de feuilles total ($Nf_{max_{gen}}$), position de la plus grande feuille ($A2_{gen}$), surface foliaire de la plus grande feuille ($A3_{gen}$), indice d'extraction de l'eau (IE_{gen}). La gamme de variation de chacun des paramètres testés était comprise entre $\mu - 4\sigma$ et $\mu + 4\sigma$. μ et σ correspondent respectivement à la moyenne et l'écart type du paramètre observés sur les populations étudiées dans notre étude (cf. Chapitre.2). L'analyse de sensibilité est faite de manière à quantifier le degré d'influence individuel de chaque paramètre sur la variance totale du rendement simulé. Chaque variation d'un trait a donc été associée à une combinaison des autres traits testés à leur valeur moyenne. Pour le $Nf_{max_{gen}}$ et $A3_{gen}$, leur corrélation dans la variation de la surface totale de la plante ($A1_{gen}$) a été prise en compte dans leur variation individuelle. Pour ce faire, une relation linéaire a été établie entre $Nf_{max_{gen}}$ et $A3_{gen}$ afin de conserver une surface foliaire totale de la plante identique. Cette équation linéaire est obtenue à partir des paramètres génétiques des génotypes utilisés pour développer le modèle SUNFLO-CLIMATOR.

Pour une variation de $A3_{gen}$ de x % par rapport à la moyenne μ

$$Nf_{max_{gen}} = 30 \frac{1}{x}$$

Pour une variation de $Nf_{max_{gen}}$ de y % par rapport à la moyenne μ

$$A3_{gen} = 325 \frac{1}{y}$$

Pour les traits non testés, les valeurs retenues ont été la moyenne des génotypes utilisés pour le développement du modèle SUNFLO (Tableau III-3). Par contre, pour la date thermique du stade bouton étoilé TTE1 et la date thermique du début de remplissage des graines TTM0, une variation de leurs valeurs respectives a été considérée pour chaque variation de la date thermique de la floraison TTF1 testée à partir d'une relation linéaire entre ces deux stades et TTF1 (Tableau III-3).

III.2.2.2 Les données agroclimatiques et pédologiques de simulations

Au niveau des données d'entrée, une série chronologique de données climatiques de la région de Toulouse entre 1970 à 2007 a été utilisée pour permettre de prendre en compte l'effet de la variabilité interannuelle des conditions climatiques sur le rendement. Cette région est représentative des grandes zones de culture de tournesol du Sud-ouest de la France. La pluviométrie totale durant la période culturale variait de 54 à 421 mm entre ces années avec une moyenne de 218 mm.

Tableau III-4 : Caractéristiques du génotype de référence et son rendement moyen.

TTF1, date thermique de la floraison (°Cj) ; TTM3, date thermique de la maturité physiologique (°Cj) ; Nfmax_{gen}, nombre de feuilles total ; A2_{gen}, position de la plus grande feuille ; A3_{gen}, surface de la plus grande feuille (cm²), IE_{gen}, indice d'extraction de l'eau. Les valeurs du trait représentées correspondent à la moyenne (± écartype) observée entre les 90 génotypes pour la phénologie et l'architecture et entre les 35 génotypes étudiés pour la capacité de l'extraction de l'eau. Le rendement moyen correspond à la valeur moyenne observée pour la situation de référence entre les modalités (sol, années, date de levée).

| Trait | Valeur du trait | Rendement moyen (q ha ⁻¹) |
|------------------------------|------------------------|---------------------------------------|
| Phénologie | | |
| TTF1 moyenne | 851±27 °Cj | |
| TTM3 moyenne | 1834±34 °Cj | |
| Architecture | | |
| Nfmax _{gen} moyenne | 30±2 | 22 ±8 |
| A2 _{gen} moyenne | 17±2 | [14±7 - 33±4] |
| A3 _{gen} moyenne | 325±29 cm ² | |
| Accès à la réserve hydrique | | |
| IE _{gen} moyenne | 1±0.23 | |

Tableau III-5 : Rendement moyen (q ha⁻¹) du génotype de référence dans les conditions pedoclimatiques testées.

Les valeurs moyennes (±écartype) obtenues entre les 37 années de simulation pour le génotype de référence sont représentées. Pour chaque modalité, les valeurs d'une même colonne suivies de la même lettre ne présentent pas de différence significative au seuil $\alpha = 5\%$ ($p=0.0001$).

| Date de levée | Levée 1 04 avril | Levée 2 24 avril | Levée 3 15 mai |
|--------------------|---------------------|---------------------|-------------------|
| Sol 1 | | | |
| Profondeur 1000 mm | 29±5 ^d | 27±5 ^{cd} | 25±4 ^c |
| Sol 2 | | | |
| Profondeur 500 mm | 19±7 ^b | 17±7 ^b | 14±6 ^a |
| Moyenne | 24±8 | 22±8 | 20±7 |

La variation de l'indice de stress FTSW a été de 0.05 à 0.61 durant la période entre 60 et 150 JAS. L'effet du milieu de culture est représenté au travers des données caractéristiques du sol. Le sol est de type limoneux argileux avec une densité apparente de 1.3 et une teneur en eau à la capacité de rétention de 19.45 % et une teneur en eau minimale de 7.34 %. Deux profondeurs ont été utilisées : un sol superficiel de 500 mm de profondeur et un sol moyen de 1000 mm de profondeur. Ces conditions correspondent à des situations observées dans 70 % des zones culturales françaises (Flenet *et al.*, 2008).

III.2.2.3 Les modalités d'itinéraire technique

Les simulations ont été conduites sans irrigation avec 3 dates de levée (Tableau III-3). Ces dates correspondent respectivement à des dates de semis précoce usuel et tardif.

III.2.3 Analyse statistique

Une analyse de variance du rendement simulé a été faite avec comme facteur de variation chaque modalité de simulation et chaque trait testé.

La sensibilité du rendement simulé à chaque variation d'un trait est ensuite quantifiée au travers de la différence de celui-ci au rendement moyen simulé d'un génotype de référence parmi les situations expérimentales analysées. Ce génotype de référence présente la valeur moyenne observée pour chaque trait (Tableau III-4).

III.3 RÉSULTATS ET DISCUSSION

III.3.1 Variabilité du rendement entre les années de simulation

Les différences de conditions climatiques entre les 37 années de simulations ont présenté un effet significatif sur le rendement simulé. Pour le génotype de référence, le rendement variait de 14.5 à 32.8 q ha⁻¹ pour respectivement une pluviométrie totale comprise entre 55 et 605 mm (Figure III-10). Une corrélation linéaire significative est observée entre les valeurs de rendements simulés pour chaque année et les valeurs de pluviométrie totale du cycle de culture. Ceci confirme l'importance de la disponibilité hydrique dans la variabilité du rendement.

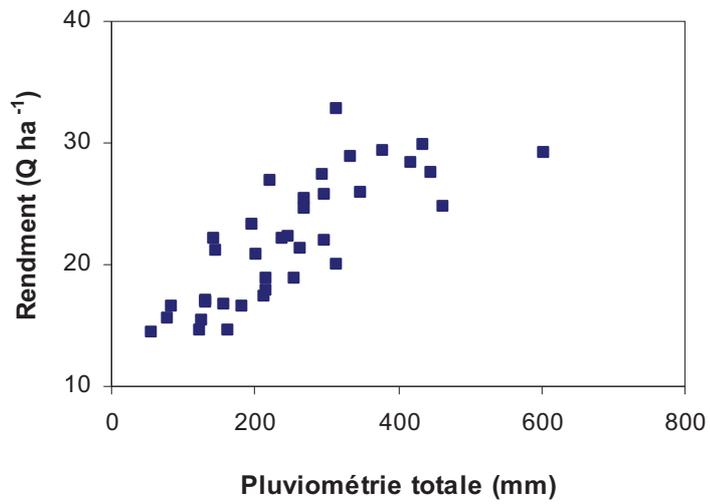


Figure III-10 : Rendement moyen du géotype de référence en fonction de la pluviométrie totale sur le cycle de développement de la plante.

Chaque point représente la valeur moyenne du rendement simulé entre les trois dates de levées et les deux types de sol pour l'année correspondante à la pluviométrie indiquée.

- **Impact du type de sol et des dates de levée sur le rendement**

Le rendement de référence simulé présentait aussi une différence significative entre les dates de levée et la profondeur de sol.

Sur les simulations, un semis précoce, qui correspond à la date de levée de début avril (4 avril), permet un gain de rendement de 4 q ha⁻¹ par rapport à un semis tardif qui correspond à la date de levée mi-mai (15 mai).

Ceci est d'autant plus vrai quand le sol est superficiel (500 mm), une diminution significative du rendement de 19±7 à 14±6 q ha⁻¹ a été observée entre une date de levée du 4 avril à une date de levée du 15 mai (Tableau III-5). Par contre, sur un sol de profondeur moyenne (1000 mm), le décalage de la date de levée n'a pas d'effet significatif sur le rendement.

Entre les deux profondeurs de sol, des différences significatives du rendement simulé ont aussi été observées. Les valeurs moyennes étaient respectivement de 27±5 q ha⁻¹ et de 17±7 q ha⁻¹ pour le sol moyen (1000 mm) et le sol superficiel (500 mm). Un sol profond permet toujours un gain de rendement, car il correspond à une réserve hydrique plus importante. Avec une augmentation de moitié de la profondeur de sol accessible à la plante, un gain de rendement de 10 q ha⁻¹ est obtenu. Ceci correspond à presque 50 % de rendement supplémentaire.

Dans la région toulousaine et en Midi-Pyrénées, la période de semis recommandée est généralement au cours du mois d'avril, plus de la moitié des parcelles sont semées à partir de la troisième décennie d'avril (CETIOM, 2010). L'anticipation du semis pour augmenter le rendement consiste à éviter les risques de stress hydrique en fin de cycle (e.g. Flagella *et al.*, 2002 ; Gimeno *et al.*, 1989). Cette anticipation n'a pas d'effet dans des situations de disponibilité hydrique plus importante comme observé pour les rendements simulés en sol de profondeur moyenne. Dans des situations de faibles températures en début de cycle, le semis précoce peut entraîner une mauvaise levée et limiter la production de biomasse au travers de la limitation de la photosynthèse par la température (Paul *et al.*, 1990 ; Wang *et al.*, 1997). L'intérêt d'un semis précoce reste donc fonction des conditions environnementales notamment de température.

III.3.2 Impact de la variabilité d'un trait individuel sur le rendement

La contribution individuelle de la variabilité de chaque trait testé était peu marquée par rapport à l'effet des différences interannuelles de conditions climatiques et de profondeur de sol (Tableau III-3) sur la variabilité du rendement. Cependant, une tendance d'évolution du rendement simulé est observée à chaque variation des traits testés.

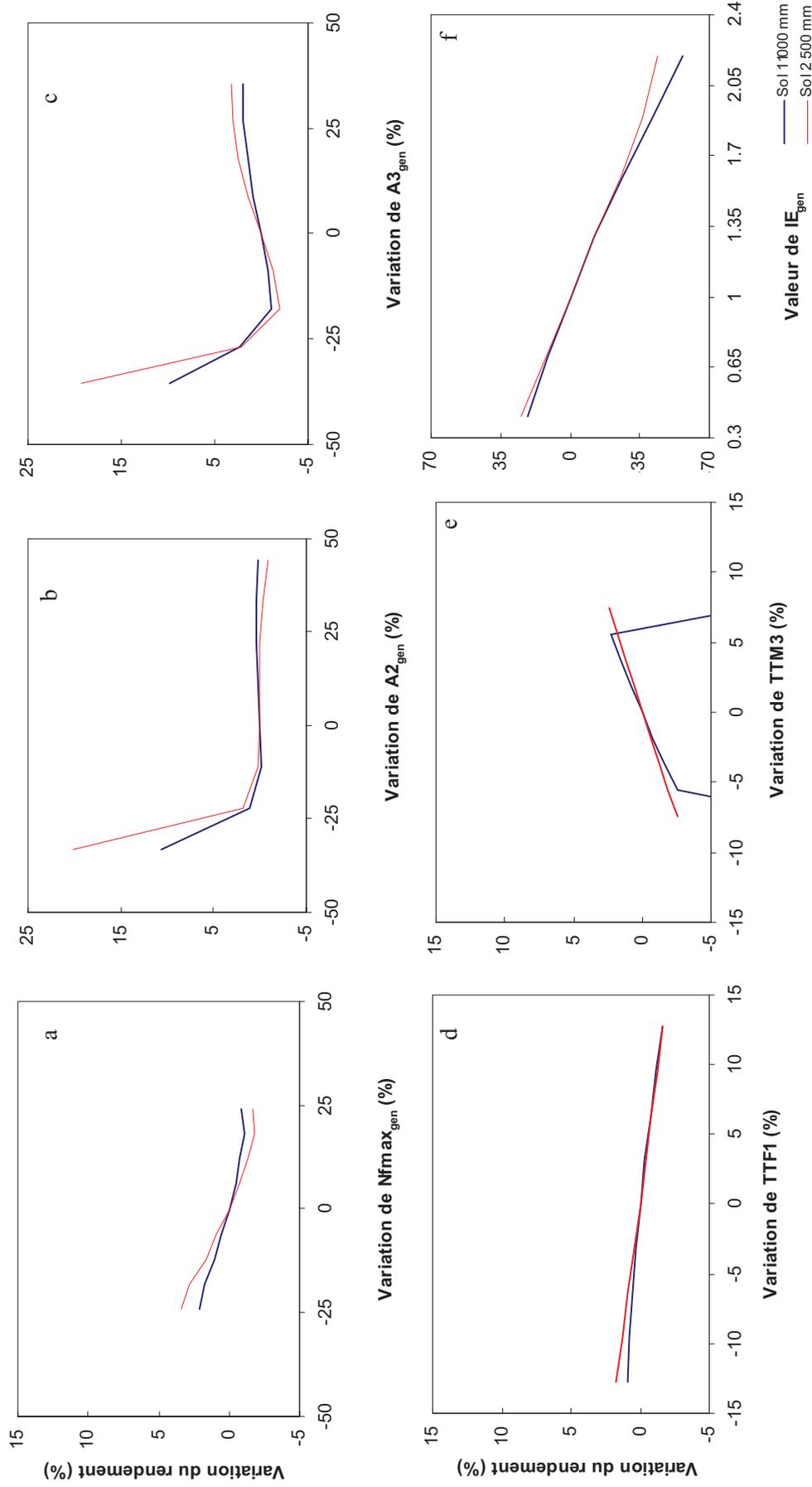


Figure III-11 : Evolution du rendement en fonction de la variation des traits étudiés par rapport à leur valeur moyenne observée.

Les valeurs de rendement présentées sont la moyenne sur les 37 années de simulations pour les 3 dates de levée sur chaque profondeur de sol. Elles sont exprimées en pourcentage du rendement simulé moyen du génotype de référence. Les valeurs en abscisses correspondent au pourcentage de variation du trait par rapport à la valeur moyenne de la gamme testée (la valeur du trait pour le génotype de référence) sauf pour l'indice d'extraction de l'eau qui correspond à la valeur réelle testée (IE_{gen}). a) nombre de feuilles total NFmax_{gen} ; b) position de la plus grande feuille A2_{gen} ; c) surface foliaire de la plus grande feuille A3_{gen} ; d) date thermique de la floraison TTF1 ; e) date thermique de la maturité physiologique TTM3 ; f) indice d'extraction de l'eau IE_{gen}.

- **Impact des traits de la phénologie**

La gamme de variabilité de TTF1 testée n'avait pas d'effet significatif sur le rendement ($p < 0.001$). Les valeurs obtenues ont varié de 21.6 ± 8 à 22.2 ± 7 q ha⁻¹ pour un décalage de TTF1, par rapport à une valeur moyenne de 851 °Cj (μ) de ± 108 °Cj (Figure III-11.d). Pour une floraison précoce de 108 °Cj (environ 5 jours) par rapport à la moyenne, un gain de rendement de l'ordre de 0.27 q ha⁻¹ est obtenu. Retarder la floraison du même ordre résulte par contre à une perte de rendement de 0.36 q ha⁻¹.

La variation de la date thermique de la maturité physiologique (TTM3) par rapport à une valeur moyenne de 1834 °Cj (μ), comprise entre $\mu \pm 102$ °Cj, n'a pas non plus montré d'effet significatif sur le rendement pour les deux types de sol (Figure III-11.e). Le rendement variait de 23 ± 8 à 24 ± 9 q ha⁻¹ pour respectivement une valeur de TTM3 de 1732 et 1936 °Cj. Cependant, sur le sol moyen de 1000 mm de profondeur, un raccourcissement et un rallongement de 34 °Cj au-delà de cette gamme entraînent une diminution significative du rendement de l'ordre de 4 et 2 q ha⁻¹ respectivement (Figure III-11.e). Cette baisse importante du rendement n'a pas été observée sur le sol superficiel (Figure III-11.e).

En utilisant la variabilité de TTF1 et TTM3, une analyse de sensibilité du rendement à la variabilité de la durée de la phase reproductive est aussi obtenue. Rallonger TTF1 ou raccourcir TTM3 revient à raccourcir la durée de la phase reproductive et le sens inverse à la rallonger. Le rendement simulé augmentait avec un rallongement de la phase reproductive F1M3 et diminuait lorsque cette durée était raccourcie.

Le gain de rendement obtenu dans les conditions de simulation avec une variation de TTF1 est faible. Une sélection sur TTF1 parmi le pool génétique de Syngenta est ainsi peu pertinente pour différencier la performance des génotypes pour la productivité. Par contre, la sélection sur la durée de la phase reproductive peut identifier des génotypes plus productifs présentant une longue durée de F1M3. Ainsi, une augmentation de la durée de F1M3 de 90 °Cj résulte à un gain de rendement de l'ordre de 1 q ha⁻¹.

- **Impact des traits caractéristiques de l'architecture**

Pour une variation de $Nf_{max_{gen}}$ de 36 à 22, les valeurs moyennes du rendement n'ont pas présenté de différence significative (Figure III-11.a). Pour une variation de la surface foliaire de la plus grande feuille ($A3_{gen}$) entre 238 et 440 cm², une diminution du rendement simulé de 24.8 ± 8 à 21.6 ± 7 q ha⁻¹ a été observée, mais ces valeurs ne présentaient pas de différence significative avec le rendement de référence (Figure III-11.c). L'interaction entre $Nf_{max_{gen}}$ et $A3_{gen}$ présente, par contre, un impact significatif sur le rendement. Une diminution de 35 % de $A3_{gen}$ avec une augmentation de 55 % de $Nf_{max_{gen}}$, permet un gain de rendement significatif de 2.9 q ha⁻¹ par rapport au rendement de référence (Figure III-11.c).

Pour une variation de la position de la plus grande feuille ($A2_{gen}$) comprise entre 13 et 26, aucune différence significative du rendement n'est observée (Figure III-11.b). Ces valeurs correspondent à

une position de la plus grande feuille après 44 et 82 % des feuilles de la plante. Il est important de remarquer ici qu'avec une valeur de $A2_{gen}$ à 11, à environ 38 % du profil, le modèle simule une augmentation significative du rendement avec un gain de $3 \pm 1 \text{ q ha}^{-1}$ par rapport au rendement de référence (Figure III-11.b). Cette hausse de rendement est en effet le résultat d'un biais dans le modèle, notamment une mauvaise estimation de la surface foliaire au travers des paramètres de description de l'asymétrie du profil foliaire peu robustes (Figure III-3).

L'analyse de sensibilité du rendement simulé à la variabilité des paramètres architecturaux a donc montré que la variabilité individuelle de ces traits dans la gamme de variabilité observée au sein du pool génétique de Syngenta n'avait aucun effet significatif sur le rendement. Le travail de sélection sur ces traits devrait être conduit de manière à prendre en compte leur interaction. Ainsi, la stratégie de conservation d'une bonne performance du génotype en terme de rendement peut être par le développement de génotype de surface foliaire individuelle avec une valeur inférieure ou égale à 35 % de $A3_{gen}$ moyenne du pool couplé à une diminution du nombre de feuilles total $Nf_{max_{gen}}$. La diminution de $Nf_{max_{gen}}$ peut être obtenue avec le développement de génotypes présentant une phyllochrone élevée et une floraison précoce. L'effet de $A2_{gen}$ est par contre à relativiser avec les conditions de simulations. L'impact de la variabilité de $A2_{gen}$ réside plutôt dans le maintien de la durée de vie de 50 % de la surface foliaire totale de la plante qui contribue plus de 33 % de la variabilité de la productivité de la plante (Casadebaig, 2004). Un maintien tardif d'une surface foliaire photosynthétiquement active est en effet permis par une position de la plus grande feuille plus près du capitule (profil de type parasol). Les plus grandes feuilles sont ainsi les dernières à entrer en sénescence. Cet effet positif reste peu marqué sur les rendements simulés, car il est donc fonction de la sénescence des feuilles de la plante. La représentation de la sénescence reste encore à améliorer dans le modèle pour bien rendre compte de ces effets, notamment en conditions de déficit hydrique. De plus, la version utilisée du modèle ne prend pas encore en compte la variabilité de la sensibilité à la sénescence des génotypes.

- **Impact de la capacité d'extraction de l'eau**

La variabilité de l'accès de la plante aux réserves hydriques du sol a été testée pour une gamme de variabilité de l'indice d'extraction de l'eau (IE_{gen}) correspondant à des teneurs en eau minimale du sol pour l'extraction de l'eau (Te_{min}) allant de 3 % à 16 %. Le rendement simulé augmente au fur et à mesure que la capacité de la plante à extraire l'eau du sol augmente (Figure III-11.f). Cette évolution était similaire sur le sol superficiel et sur le sol moyen. Une diminution de Te_{min} d'une unité correspondait à un gain de rendement significatif de 1.5 q ha^{-1} sur un sol moyen. Les valeurs du rendement étaient comprises entre 11.6 ± 4 à $32.2 \pm 4 \text{ q ha}^{-1}$. Sur un sol superficiel, le gain de rendement était de 0.8 q ha^{-1} avec des valeurs du rendement comprises entre 9.2 ± 4 et $20.5 \pm 7 \text{ q ha}^{-1}$. La capacité d'extraction de l'eau constitue donc une ressource intéressante pour augmenter la productivité

notamment dans des conditions de sol peu profondes, généralement rencontrées dans les zones de culture du tournesol en France.

III.3.3 Impact des interactions entre les traits sur le rendement

L'influence des différences phénotypiques sur la productivité est complexe. Elle résulte du fonctionnement intégré du couvert avec son environnement. Dans le cadre de cette étude, l'effet de la variation simultanée des traits n'a pas été analysé. La tendance de variation de chaque trait pour obtenir une augmentation du rendement a, par contre, été observée comme pour une augmentation de la durée F1M3 et une diminution de IE_{gen} .

Pour la phénologie, un gain de rendement peut être obtenu avec une augmentation de la durée de la phase F1M3 au travers d'une précocité de la floraison et un cycle de culture plus long. Cet effet peut correspondre à une meilleure remobilisation des assimilats vers les graines et un cumul suffisant de rayonnement pour assurer une bonne productivité durant cette phase (Aguirezabal *et al.*, 1997). Cependant, une durée de la phase reproductive plus longue peut augmenter les risques d'apparition de déficit hydrique et de maladies en fin cycle notamment pour des plantes présentant de grandes surfaces foliaires (Sadras *et al.*, 2000). L'intérêt d'une précocité ou d'une tardiveté reste donc dépendant des conditions environnementales. Des simulations réalisées dans les travaux de développement du modèle ont par exemple montré qu'en conditions peu contraignantes avec des événements pluvieux en fin de cycle et sol profond (e.g Auch, Villefranche-de-Lauragais), les géotypes tardifs sont les plus productifs. Par contre, en conditions hydriques plus limitantes (e.g zone du Languedoc de climat méditerranéen), les géotypes précoces sont les plus favorisés (Casadebaig, 2008).

Pour les traits architecturaux, Rey *et al.* (2008) a démontré que leur interaction contribue à la variabilité de l'efficacité d'interception de la plante. Des comportements atypiques observés sur les simulations confirment l'importance de cette interaction. Par exemple, une combinaison d'un nombre de feuilles très élevé avec une surface foliaire faible a permis une augmentation significative du rendement et cela a été associé à une position de la plus grande feuille dans la moitié inférieure du profil foliaire. Ces résultats mettent le point sur l'importance d'une évaluation de la pertinence des représentations des différents processus de la plante dans le modèle avant son utilisation pour la sélection. Une amélioration de la représentation de la date thermique de la maturité physiologique est par exemple nécessaire pour bien déterminer l'effet du géotype et de l'environnement dans sa variabilité (cf. Chapitre 2). Pour les traits architecturaux, la représentation de la variabilité génotypique de la sensibilité à la sénescence chez le tournesol devrait être prise en compte. En effet ce processus conditionne une capacité d'adaptation de la plante au déficit hydrique. Dans notre analyse, l'effet d'une stratégie basée sur la préservation des grandes feuilles de la sénescence n'a pas pu être mis en

valeur. Cette stratégie est de plus déterminante pour le rendement en combinaison avec d'autres processus comme l'ajustement stomatique de la surface évaporative disponible (Casadebaig *et al.*, 2008) et une meilleure allocation des réserves stockées au niveau de la tige vers les organes de production (Alkio *et al.*, 2003).

L'utilisation d'une modélisation du couvert en 3D permettrait aussi de hiérarchiser les variables architecturales à prendre en compte pour améliorer l'efficacité d'interception (Rey, 2003 ; Rey *et al.*, 2008). Cette plate-forme facilite, en effet, l'analyse des effets des combinaisons possibles entre ces traits, mais aussi leur interaction avec les facteurs environnementaux.

Dans tous les cas, une amélioration de la disponibilité hydrique reste le premier facteur qui permet un gain de rendement. Cette amélioration peut être liée à l'environnement c'est-à-dire la conduite culturale (e.g irrigation, date de semis) et les conditions pedoclimatiques (e.g culture en saison pluvieuse, sol profond). Elle peut aussi dépendre de la capacité intrinsèque du génotype à augmenter ses ressources hydriques par une capacité d'extraction de l'eau du sol élevée. L'effet d'un enracinement profond devrait aussi aller dans le même sens.

L'identification d'un idéotype nécessite donc la connaissance des interactions des effets des variations des traits caractéristiques de la plante. Pour cela, une analyse de sensibilité du modèle avec des variations simultanées des différents traits est nécessaire. Ceci nécessite un paramétrage complet des génotypes qui n'a pas pu être réalisé dans le cadre de ce travail. Il est cependant important de noter que l'analyse de sensibilité conduite dans ce travail a permis de définir que la sélection conduite au sein de l'équipe tournesol Syngenta a développé des génotypes présentant des gammes de variation pour chaque trait testé permettant un niveau de rendement simulé peu élevé (22 q ha⁻¹). En conditions favorables, les rendements simulés ont atteint pourtant un niveau élevé (environ 40 q ha⁻¹) correspondant au potentiel génétique de rendement usuellement mesuré chez le tournesol (Vear *et al.*, 2003). Cela confirme la performance limitée des génotypes développés par la sélection classique en parcelle agricole et ouvre de nouvelles gammes et de nouvelles pistes de variabilité à explorer pour améliorer ces génotypes. C'est le cas pour l'extension de la variabilité de la date thermique de la floraison pour la précocité, la définition d'un équilibre entre le nombre de feuilles total et la surface individuelle des feuilles et l'amélioration de la capacité d'extraction de l'eau.

En résumé, ce chapitre 3 avait pour objectif de présenter l'impact de la variabilité de traits caractéristiques de la phénologie, de l'architecture et de l'accès aux ressources hydriques du tournesol sur la variabilité du rendement. Ces traits sont associés à 6 paramètres génotypiques du modèle SUNFLO-CLIMATOR : date thermique de la floraison ($TTF1$), de la maturité physiologique ($TTM3$), nombre de feuilles total ($Nf_{max_{gen}}$), position ($A2_{gen}$) et surface foliaire de la plus grande feuille ($A3_{gen}$), indice d'extraction de l'eau (IE_{gen}). Leur importance relative a été évaluée à l'aide d'une analyse de sensibilité du rendement simulé par le modèle à leur variation individuelle. Cette analyse a ainsi montré que :

- IE_{gen} constitue le paramètre génotypique qui a présenté le plus d'impact sur la variabilité du rendement
- Dans la gamme de variabilité observée au niveau du pool génétique de Syngenta, aucune variation significative du rendement n'est observée pour chaque variation individuelle de $TTF1$, $TTM3$, $Nf_{max_{gen}}$, $A3_{gen}$ et $A2_{gen}$.
- Une augmentation du rendement peut cependant être obtenue
 - par un élargissement de cette gamme de $TTF1$ vers une précocité
 - par une combinaison d'une diminution de $Nf_{max_{gen}}$ et une conservation de $A3_{gen}$ dans la valeur moyenne de la gamme testée (325 cm^2) et/ou une augmentation jusqu'à un maximum de 35 % de cette valeur
- La mise en évidence de l'effet de $A2_{gen}$ sur la variabilité du rendement reste fonction de la prise en compte de la sénescence dans le modèle

III.4 CONCLUSION

L'utilisation de la modélisation peut permettre de mener des expérimentations virtuelles avec toutes les combinaisons de traits possibles, mais aussi d'évaluer leurs performances dans tous les scénarios environnementaux possibles. L'analyse de sensibilité du rendement menée dans cette étude a confirmé que les conditions environnementales demeurent un facteur important dans la variabilité du rendement. Avec la grande variabilité interannuelle des conditions climatiques des données de simulation, la variabilité individuelle des traits testés était peu marquée. Des gammes testées pour les traits de phénologie, d'architecture n'ont pas présenté un impact significatif sur la variabilité du rendement. Celles-ci ne sont pas représentatives des gammes observées chez le tournesol, mais elles correspondent à la gamme observée au sein de la population de sélection de Syngenta. Les résultats ne sont donc valides que pour cette population. Ainsi, un élargissement de la gamme de variabilité de la date thermique de la floraison testée vers une précocité pourrait constituer une piste d'amélioration de la productivité. Cette variation de TTF1 correspond à un rallongement de la phase reproductive F1M3 qui augmente le rendement dans le cas où le déficit hydrique en fin de cycle n'est pas trop drastique. Pour les traits architecturaux, la contribution individuelle des traits est peu significative dans la variabilité du rendement. Leur interaction, notamment entre le nombre de feuilles total et la position de la plus grande feuille, a, par contre, été significative. Des analyses sur les interactions entre les traits architecturaux restent ainsi nécessaires particulièrement pour déterminer le sens de variabilité qu'un programme de sélection devrait cibler pour ces traits.

Pour l'accès de la plante aux réserves hydriques du sol, la variabilité de IE_{gen} a présenté le plus grand impact sur la variabilité du rendement. Ce paramètre génotypique constitue la piste la plus prometteuse pour une augmentation de la productivité de la plante. Des ressources de productivité peuvent donc être explorées pour IE_{gen} . Il est cependant important de noter que ce trait peut entrer fortement en interaction avec les propriétés hydriques du sol et de la distribution des racines dans le profil racinaire. Des études pour améliorer la représentation du fonctionnement du système racinaire dans le modèle restent donc nécessaires. Les paramètres génotypiques de SUNFLO-CLIMATOR testés dans cette analyse de sensibilité peuvent donc être des cibles de sélection pour améliorer la productivité du tournesol. Des analyses plus approfondies sur une gamme de variabilité plus large et dans différentes situations environnementales pourraient encore plus confirmer leur impact sur le rendement. Leur utilisation en sélection nécessitera cependant la connaissance de leur déterminisme génétique. Le chapitre suivant abordera donc l'analyse génétique de ces paramètres du modèle au travers d'une analyse de leur variabilité au niveau d'une population génétiquement structurée. L'importance de l'effet additif et de dominance dans leur déterminisme sera évaluée et une identification de croisements favorables à leur amélioration sera faite.



Chapitre 4 :

**Déterminisme génétique de cibles potentielles de sélection
chez le tournesol**

Tableau III-6: Récapitulatif de la variabilité des traits phénotypés au niveau des 3 panels de génotypes caractérisés.

Min, Max, Moy, correspondent aux valeurs minimum, maximum et moyenne observées entre les génotypes ; cv, le coefficient de variation ; TTF1, date thermique de la floraison ; TTM3, date thermique de la maturité physiologique ; Nfmax_{gen}, Nombre de feuilles total ; A1_{gen}, surface foliaire totale ; A2_{gen}, position de la plus grande feuille ; A3_{gen}, surface foliaire de la plus grande feuille ; IE_{gen}, indice de la capacité d'extraction de l'eau. Pour le panel 1, les deux valeurs de cv données correspondent respectivement aux femelles et aux mâles.

| Traits | Panel 1 (19 lignées) | | | Panel 2 (factoriel 9x10) | | | Panel 3 (factoriel 5x5) | | | | | |
|----------------------------|-----------------------|------|------|---------------------------|------|------|-------------------------|-------|------|------|------|------|
| | Min | Max | Moy | cv | Min | Max | Moy | cv | Min | Max | Moy | cv |
| TTF1 | 805 | 1000 | 870 | 5% | 760 | 999 | 851 | 5.6% | 888 | 1218 | 1012 | 8.5% |
| TTM3 | | | | | 1559 | 2117 | 1834 | 9.1% | 1740 | 2270 | 1945 | 8.4% |
| Nfmax_{gen} | 20 | 35 | 27 | 11-12% | 26 | 35 | 30 | 9.4% | | | | |
| A1_{gen} | 2420 | 6141 | 3868 | 17-19% | 4415 | 7135 | 5887 | 18.9% | | | | |
| A2_{gen} | 11 | 19 | 14 | 7-13% | 12 | 23 | 17 | 19.4% | | | | |
| A3_{gen} | 153 | 371 | 242 | 20-22% | 258 | 439 | 325 | 20.1% | | | | |
| IE_{gen} | | | | | | | | | 0.66 | 1.44 | 1.08 | 24% |

IV. DÉTERMINISME GÉNÉTIQUE DE CIBLES POTENTIELLES DE SÉLECTION CHEZ LE TOURNESOL

IV.1 INTRODUCTION

Les programmes de sélection chez le tournesol ont longtemps eu comme objectif d'améliorer la productivité des variétés commerciales pour des environnements non limitants à fort potentiel de rendement (peu de déficit hydrique). Les sélectionneurs ont eu tendance à sélectionner des plantes présentant une longue phase végétative afin de permettre à la culture de profiter des périodes de disponibilité hydrique et minérale (Richards, 2006). En France, la durée de la phase reproductive a aussi été rallongée (Debaeke *et al.*, 2004). En Argentine, une autre stratégie a été mise en place consistant à diminuer la durée du cycle de la plante en développant des génotypes à floraison précoce, maintenant une longue durée de la phase reproductive (Pereira *et al.*, 1999b). La sélection en aveugle sur des critères de haute performance et de stabilité pour la productivité a conduit à une modification de l'architecture de la partie aérienne (Debaeke *et al.*, 2004). Les traits architecturaux, tels que la hauteur, le diamètre au collet, le nombre total de feuilles et leur surface ont subi de fortes pressions de sélection (Burke *et al.*, 2002).

Les bonnes performances du tournesol en conditions hydriques limitantes sont aussi attribuées, en grande partie, à la capacité élevée de son système racinaire à prélever l'eau du sol (Connor et Hall, 1997 ; Nielsen, 1998). Par rapport à d'autres cultures comme le soja, le maïs, le blé ou le sorgho, le tournesol présente une grande efficacité d'extraction d'eau au-delà de 1 m de profondeur de sol (Dardanelli *et al.*, 1997 ; Cabelguenne et Debaeke 1998 ; Stone *et al.*, 2001). La capacité d'extraction de l'eau du sol par unité de volume est un trait essentiel pour des sols superficiels où le volume de sol explorable par les racines est limité. Chez le tournesol, on observe des différences génotypiques significatives dans la capacité d'extraction d'eau du sol (Angadi et Entz, 2002b ; Guilioni *et al.*, 2008). La sélection en aveugle sur la base de la stabilité de la productivité aurait induit une pression sur les stratégies de l'efficacité de l'utilisation de l'eau comme l'optimisation de l'accès de la plante aux ressources hydriques du sol. Cependant, peu d'études ont été conduites pour définir l'intérêt d'une sélection sur ces traits caractéristiques.

Cette étude se propose de définir de nouvelles orientations à la sélection chez le tournesol pour améliorer la productivité sous contraintes hydriques. La stratégie est basée sur l'utilisation d'un modèle biophysique permettant d'intégrer des connaissances biologiques sur le fonctionnement de la plante. Le modèle SUNFLO-CLIMATOR (Lecoeur *et al.*, 2011) dispose de plusieurs modules représentant les processus impliqués dans ce fonctionnement. Le développement des plantes y est intégré, avec notamment les deux stades clés de la floraison (F1) et de la maturité physiologique (M3). Ces stades sont représentés sous la forme de dates d'apparition exprimées en temps thermique

(Lecoeur *et al.*, 2011). Chez le tournesol, la date de floraison est considérée comme constante et caractéristique d'un génotype donné lorsqu'elle est exprimée en temps thermique depuis la levée (Ritchie et Nesmith, 1991 ; Fereira et Abreu, 2001). Des travaux ont rapporté que la date de la floraison est variable génétiquement entre variétés. Quatre QTLs ont été identifiés pour la date thermique de la floraison chez le tournesol et deux autres à celle de sa sensibilité à la photopériode (Mestries *et al.*, 1998 ; Leon *et al.*, 2000, 2001 ; Fonts *et al.*, 2008). La date de la maturité physiologique dépend de la vitesse d'accumulation des assimilats dans les graines (phase de remplissage) et de la vitesse de dessiccation des graines, deux processus essentiellement déterminés par le génotype (Kole et Gupta, 1982 ; Connor et Hall, 1997). Chez le tournesol, la date de maturité physiologique est donc génétiquement déterminée (Fick et Miller, 1997) et des études ont permis d'identifier des zones du génome impliquées (Stoenescu, 1974 ; Bert *et al.*, 2003 ; Mishra *et al.*, 2005).

L'architecture foliaire est aussi généralement représentée dans les modèles de culture. La surface foliaire de la plante est modélisée par les croissances individuelles de chaque feuille et intègre les facteurs influençant son processus d'apparition, d'expansion et de sénescence foliaire (Lizaso *et al.*, 2003 ; Rosenthal et Vanderlip, 2004). Dans le modèle SUNFLO-CLIMATOR, cette représentation est déterminée par trois paramètres génotypiques : le nombre de feuilles total, la position et la surface foliaire de la plus grande feuille. La surface foliaire a été définie comme un trait phénotypique stable et héritable (Triboi *et al.*, 2004). Elle présente un effet de dominance (interaction entre allèles au même locus) dans son contrôle génétique (Burke *et al.*, 2002, Willis et Burke, 2007).

La caractérisation de l'accès aux ressources hydriques quant à elle est représentée au travers d'un module de bilan hydrique qui permet de quantifier l'eau disponible pour la plante au cours de son cycle de développement. Le modèle SUNFLO-CLIMATOR permet aussi d'estimer un indicateur de stress hydrique relatif à un seuil de sensibilité des processus de fonctionnement de la plante tels que l'organogenèse, la morphogenèse, la transpiration et la photosynthèse (Casadebaig *et al.*, 2008, Lecoeur *et al.*, 2011).

La variabilité génotypique est prise en compte par l'introduction dans le modèle SUNFLO-CLIMATOR d'un jeu de paramètres caractérisant le fonctionnement de chaque génotype. La variabilité des paramètres génotypiques et leur contribution à la variabilité du rendement constituent des critères essentiels pour leur éventuelle utilisation en sélection (Agüera *et al.*, 1997 ; Yin *et al.*, 2004 ; Jeuffroy *et al.*, 2006). Les deux premiers chapitres de ce document ont montré que les paramètres modélisant les traits de phénologie, d'architecture et de bilan hydrique présentent une variabilité significative entre les différents génotypes testés (cf.chapitre 2). Il est apparu que cette variabilité génotypique des paramètres permet d'expliquer une partie des différences de productivité entre des génotypes de tournesol simulée avec le modèle SUNFLO-CLIMATOR (cf.chapitre 3).

Dans cette partie, notre objectif est d'étudier le déterminisme génétique de ces paramètres génotypiques (effets parentaux, héritabilités, aptitudes à la combinaison). Le travail de phénotypage présenté dans le chapitre 2 ayant été mené sur deux plans de croisement factoriel, une analyse de génétique quantitative a pu être réalisée pour ces paramètres.

IV.2 MATERIELS ET METHODES

IV.2.1 Matériel végétal et essais

Les données phénotypiques utilisées dans cette étude concernent trois panels de génotypes structurés génétiquement (cf. chapitre 2). Les designs expérimentaux utilisés présentent l'avantage de pouvoir réaliser une analyse de génétique quantitative.

Pour le panel 1, constitué de 19 lignées élitaires de Syngenta et le panel 2, constitué de 90 combinaisons d'hybrides F1 issus du croisement factoriel 9x10 de ces lignées, les données de phénologie et d'architecture ont été utilisées (Expts.1, 2,3 & 5) (Tableau II-1). Pour le panel 3, constitué des 25 combinaisons d'hybrides issus du croisement factoriel 5x5 de la recherche publique (INRA), les données de phénologie (Expt.4) et de capacité d'extraction de l'eau (Expts.9 et 10) ont été utilisées.

Les traits analysés ont donc été la date thermique de la floraison (TTF1), la date thermique de la maturité physiologique (TTM3), le nombre de feuilles total ($N_{fmax_{gen}}$), la surface foliaire totale ($A1_{gen}$), la surface foliaire de la plus grande feuille ($A3_{gen}$), la position de la plus grande feuille ($A2_{gen}$), et l'indice d'extraction de l'eau (IE_{gen}).

IV.2.2 Analyses statistiques

IV.2.2.1 Modèle génétique et analyse de la variance

Dans un plan factoriel, toutes les combinaisons possibles entre un groupe de génotypes femelles i et un groupe de génotypes mâles j sont considérées. Dans notre étude, les groupes de génotypes, i et j , utilisés étaient des lignées parentales fixées homozygotes. Ces lignées sont à l'origine d'une population d'hybrides F1. La valeur d'un phénotype au niveau de chaque combinaison d'hybride ixj résulte ainsi de la somme d'effets génétiques et environnementaux pouvant être décomposés comme suit :

$$P_{ijkm} = \mu + AGC_i + AGC_j + ASC_{ij} + E_k + AGC_i * E_k + AGC_j * E_k + ASC_{ij} * E_k + \varepsilon_{ijkm}$$

Avec p_{ijkm} , valeur phénotypique du trait pour l'individu m de l'hybride issu du croisement entre la lignée parentale femelle i et mâle j dans l'essai k ; μ , moyenne générale du trait ; AGC_i et AGC_j , effet de la lignée parentale respectivement femelle i et mâle j au travers de leur aptitude générale à la combinaison (AGC) respective ; E_k , effet de l'essai k ; ASC_{ij} , effet du croisement des lignées parentales i x j au travers leur aptitude spécifique à la combinaison (ASC) ; $AGC_i * E_k$ et $AGC_j * E_k$, interaction de l'AGC de la lignée parentale respectivement femelle i et mâles j avec son environnement dans l'essai k ; $ASC_{ij} * E_k$ interaction de l'ASC des lignées parentales i et j avec son environnement dans l'essai k ; ε_{ijkm} , effet résiduel.

Tableau IV-1 : Tableau d'analyse de variance du phénotype.

Df, degré de liberté ; SCE, comme des carrés des écarts ; CM carré moyen ; E(CM), estimateur des carrés moyens, AGC_i et AGC_j, effet de l'aptitude générale à la combinaison des lignées parentales respectivement femelles et mâles pour i et j ; ASC_{ij}, effet de l'aptitude spécifique à la combinaison entre les lignées i et j ; E, effet essai ; AGC_i x E, interaction entre l'AGC des lignées femelles et les essais ; AGC_j x E, interaction entre l'AGC des lignées mâles et les essais ; ASC_{ij} x E, interaction entre l'ASC des lignées et les essais ; ni, nombre de lignées femelles, nj ; nombre de lignées mâles ; nk, nombre d'essais, N, nombre des individus par environnement et par croisement mâlexfemelle, σ_e^2 , variance résiduelle ; Q, quantité de variation (moyenne pondérée des carrés des effets AGC mâles, AGC femelle ou ASC).

| Source de variation | Df | SCE | CM | E(CM) |
|-----------------------|--------------------|----------------------------|--|---------------------------------------|
| E | nk-1 | SCE(E) | $CM(E) = \frac{SCE(E)}{nk-1}$ | $\sigma_e^2 + N ni nj Q_E$ |
| AGC i | ni -1 | SCE(AGCi) | $CM(AGC_i) = \frac{SCE(AGC_i)}{ni-1}$ | $\sigma_e^2 + N nj nk Q_{AGCi}$ |
| AGC j | nj -1 | SCE(AGCj) | $CM(AGC_j) = \frac{SCE(AGC_j)}{nj-1}$ | $\sigma_e^2 + N ni nk Q_{AGCj}$ |
| ASCij | (ni-1) (nj-1) | SCE(ASCij) | $CM(ASC_{ij}) = \frac{SCE(ASC_{ij})}{(ni-1) (nj-1)}$ | $\sigma_e^2 + N nk Q_{ASC}$ |
| AGC _i x E | (ni-1)(nk-1) | SCE(AGC _i x E) | $CM(AGC_i \times E) = \frac{SCE(AGC_i \times E)}{(ni-1) (nk-1)}$ | $\sigma_e^2 + N nj Q_{AGCi \times E}$ |
| AGC _j x E | (nj-1)(nk-1) | SCE(AGC _j x E) | $CM(AGC_j \times E) = \frac{SCE(AGC_j \times E)}{(nj-1) (nk-1)}$ | $\sigma_e^2 + N ni Q_{AGCj \times E}$ |
| ASC _{ij} x E | (ni-1)(nj-1)(nk-1) | SCE(ASC _{ij} x E) | $CM(ASC_{ij} \times E) = \frac{SCE(ASC_{ij} \times E)}{(ni-1) (nk-1)}$ | $\sigma_e^2 + N Q_{ASC \times E}$ |
| Erreur | ni nj nk (N-1) | SCEr | $CM_r = \frac{SCE_r}{ni nj nk (N-1)}$ | σ_e^2 |

Pour chaque trait, une analyse de la variance a donc pu être réalisée pour étudier la significativité des effets parentaux (logiciel R, Development Core Team, 2008). Pour cela, le modèle linéaire utilisé considère trois effets fixes : un effet « mâle », un effet « femelle » et un effet de l'interaction « mâle x femelle ». En effet, les lignées parentales ont été choisies délibérément et ne représentent donc pas un échantillon aléatoire de géniteurs représentatif de la variabilité observée chez le tournesol.

L'effet « mâle » est ici assimilé à l'effet de l'« aptitude générale à la combinaison » (AGC) du parent mâle et l'effet « femelle » à l'effet de l'« aptitude générale à la combinaison » (AGC) du parent femelle. L'interaction « mâle x femelle » est définie comme l'effet de l'« aptitude spécifique à la combinaison » (ASC) entre ces deux parents. L'effet essai, ainsi que son interaction avec chaque composante de l'effet génotype, ont également été pris en compte.

L'analyse de la variance d'un trait, en ne considérant que des effets fixes, s'écrit donc comme illustré dans le Tableau IV-1 (Lynch et Walsh, 1997). Dans ce modèle linéaire à effets fixes, les carrés moyens des écarts (CM) permettent d'estimer la quantité de variation associée à chaque source de variation par rapport à la variabilité totale du trait.

La comparaison entre les quantités de variation d'AGC et d'ASC a donc été réalisée avec un test de Fisher pour estimer si les effets d'AGC dus aux mâles sont significativement plus variables que les effets d'AGC dus aux femelles (cf. encadré 1).

IV.2.2.2 Aptitudes générales à la combinaison (AGC) des lignées parentales

Un test de Newman-Keuls ($\alpha=0.05$) a été réalisé sur les valeurs d'AGC des parents pour identifier l'existence de groupes homogènes à l'intérieur des lignées paternelles et des lignées maternelles. L'aptitude générale à la combinaison (AGC) d'une lignée parentale pour chaque trait a été calculée comme la moyenne des valeurs de tous les hybrides du croisement ayant cette lignée comme un de ses parents.

IV.2.2.3 Analyse des corrélations

- **Corrélation entre caractères**

Une analyse de corrélation (test de Spearman, $p<0.05$) a aussi été réalisée entre les valeurs d'AGC de tous les traits. Ces corrélations peuvent renseigner sur les possibilités de sélection indirecte d'un trait à partir d'un autre.

Encadré 1 : Illustration de la démarche pour comparer les variations dues aux aptitudes générales à la combinaison (AGC) des parents mâles et des femelles.

À partir du tableau d'analyse de variance du modèle à effets fixes, il est possible d'estimer une quantité de variation des aptitudes générales à la combinaison des parents femelles Q_{AGC_i} et des parents mâles Q_{AGC_j} et ensuite de tester si ces deux quantités sont significativement différentes.

$$\text{Ainsi } Q_{AGC_i} = \frac{1}{n_j - 1} \sum_{i..} (AGC_i)^2 \quad \text{et} \quad Q_{AGC_j} = \frac{1}{n_i - 1} \sum_{j.} (AGC_j)^2$$

Le test est effectué sur le rapport $r = \frac{CM(AGC_i)}{CM(AGC_j)} \sim F(n_i - 1, n_j - 1)$ qui revient à tester le rapport

$$\frac{\sigma^2 + N \sum_{i..} (AGC_i)^2 / (n_j - 1)}{\sigma^2 + N \sum_{j.} (AGC_j)^2 / (n_i - 1)} \sim F(n_i - 1, n_j - 1)$$

Avec l'hypothèse que $n_i \approx n_j$, si la valeur de r s'éloigne significativement de 1, c'est que Q_{AGC_i} est significativement plus grand que Q_{AGC_j} .

Et donc, que les effets d'AGC dus aux mâles sont significativement plus variables que les effets d'AGC dus aux femelles dans la population étudiée.

- **Corrélation entre valeurs des hybrides et valeurs en combinaison de leurs parents**

Une régression linéaire entre la valeur moyenne de l'hybride et la somme des AGC de ses parents a été réalisée. Ici, les AGC utilisées ont été estimées par le calcul des BLUP (Best Linear Unbiased Predictions) correspondant aux valeurs d'AGC centrées autour de la moyenne. Le coefficient de détermination de ces régressions linéaires, exprimé en pourcentage, a été interprété comme la part de variation du phénotype de l'hybride prédictible par la valeur des AGC de ses parents.

- **Corrélation entre valeurs propres et valeurs en combinaison des lignées**

Une régression linéaire entre la valeur propre d'une lignée et sa valeur en combinaison (BLUP) a été réalisée pour cinq traits : la date thermique de la floraison TTF1, le nombre de feuilles total $NF_{max_{gen}}$, la surface foliaire totale $A1_{gen}$, la position de la plus grande feuille $A2_{gen}$ et enfin la surface foliaire de la plus grande feuille $A3_{gen}$ (Expts1, 3 & 5). Ces analyses ont permis de discuter, avec les réserves liées à la taille de l'échantillon de parents utilisés dans cette étude, si la valeur propre des lignées explique une part significative de leur valeur en combinaison ; et dans l'affirmative, de discuter la possibilité de sélectionner directement sur la valeur propre des lignées en pépinière en fin de fixation de la sélection généalogique plutôt que de mettre en place des expérimentations, plus laborieuses, de valeur en test pour obtenir des estimations de l'AGC de ces lignées.

IV.2.2.4 Calcul de l'hétérosis

À partir de la valeur moyenne des hybrides et la moyenne des lignées parentales, l'hétérosis moyenne pour les cinq précédents traits a aussi été calculée. Elle est définie comme la différence entre ces deux valeurs. L'hétérosis est en effet la supériorité d'une combinaison par rapport au meilleur de ses parents. Dans le cas de développement d'une variété hybride, cette propriété est utilisée pour distinguer les meilleures combinaisons à développer entre plusieurs lignées élités.

IV.2.2.5 Héritabilités des paramètres

Les analyses précédentes ont toutes été réalisées à partir d'un modèle à effets fixes puisque nous ne voulions pas considérer dès le départ que le choix des lignées a été fait de manière aléatoire au niveau du pool des lignées parents d'hybrides de Syngenta et de l'INRA et que les hybrides obtenus étaient représentatifs de la variabilité observable en les croisant. Avec toutes les réserves d'usage qu'il faut manifester à cet égard et au vu du nombre encore relativement faible de parents utilisés, on se propose maintenant de faire l'hypothèse d'un échantillonnage aléatoire.

Encadré 2 : Calcul de la variance additive VA et de dominance VD

Dans un plan factoriel, les composantes de variance relatives aux AGC des parents femelles ($V_{AGCfemelles}$) et des parents mâles ($V_{AGCmâles}$) correspondent respectivement à la covariance (Cov) entre les hybrides demi-frères (HS) et leurs parents femelles communs (F) et les hybrides demi-frères (HS) et leurs parents mâles communs (M) (Gallais, 1992 ; Lynch et Walsh, 1997).

Ainsi, il est alors possible d'estimer la variance additive VA.

$$V_{AGCfemelle} = Cov(HS,F) = 2 \varphi_i VA$$

Comme les lignées femelles sont fixées le coefficient de covariance est $\varphi_i = 1/4$.

$$V_{AGCfemelle} = 1/2 VA$$

De même

$$V_{AGCmâle} = Cov(HS,M) = 2 \varphi_j VA$$

Comme les lignées males sont fixées le coefficient de covariance est $\varphi_j = 1/4$.

$$V_{AGCmâle} = 1/2 VA$$

La somme de $V_{AGCfemelle}$ et $V_{AGCmâle}$ donne donc la variance additive VA

$$V_{AGCfemelle} + V_{AGCmâle} = 1/2 VA + 1/2 VA = VA$$

Comme la covariance entre les hybrides pleins frères (FS) s'écrit

$$Cov(FS) = V_{AGCfemelle} + V_{AGCmâle} + V_{ASC} = 2 \varphi_{ij} VA + \varphi_d VD$$

Avec $\varphi_{ij} = 1/2$ et $\varphi_d = 1$

$$Cov(FS) = V_{AGCfemelle} + V_{AGCmâle} + V_{ASC} = VA + VD$$

Il est aussi possible d'estimer la variance de dominance VD comme suit

$$VD = V_{AGCfemelle} + V_{AGCmâle} + V_{ASC} - VA$$

Avec $VA = V_{AGCfemelle} + V_{AGCmâle}$

$$VD = V_{ASC}$$

La variance de dominance (VD) correspond donc à la variance des ASC (V_{ASC}).

Il devient alors possible d'utiliser un modèle linéaire mixte et d'estimer non plus les valeurs individuelles des paramètres, mais d'en calculer les variances et de procéder à une première estimation de leur héritabilité. L'approche en modélisation écophysiologique est très consommatrice de temps et de moyen et cette thèse est une première étape vers les études de l'architecture génétique des composantes du modèle de croissance et de développement du tournesol.

Sous cette hypothèse, le phénotype observé au niveau d'une combinaison parentale est maintenant décomposé en un effet fixe « essai » et trois effets aléatoires relatifs aux AGC femelles et mâles et à leur ASC.

$$P_{ijkm} = \mu + (AGC_i) + (AGC_j) + (ASC)_{ij} + E_k + (AGC_i * E_k) + (AGC_j * E_k) + (ASC_{ij} * E_k) + \varepsilon_{ijkm}$$

Avec p_{ijkm} , valeur phénotypique du paramètre pour l'individu m de l'hybride issu du croisement entre la lignée parentale femelle i et mâle j dans l'essai k ; μ , moyenne générale du trait; AGC_i , effet de la lignée parentale femelle i au travers de son aptitude générale à la combinaison (AGC); AGC_j , effet de la lignée parentale mâle j au travers de son aptitude générale à la combinaison; E_k ; effet de l'essai k ; $(ASC)_{ij}$, effet du croisement des lignées parentales $i \times j$ au travers leur aptitude spécifique à la combinaison (ASC); $AGC_i * E_k$, interaction de l'AGC de la lignée parentale femelle i avec son environnement dans l'essai k ; $AGC_j * E_k$, interaction de l'AGC de la lignée parentale mâle j avec son environnement dans l'essai k ; $ASC_{ij} * E_k$ interaction de l'ASC des lignées parentales i et j avec son environnement dans l'essai k ; ε_{ijkm} , effet résiduel. Les effets aléatoires correspondent aux effets représentés entre parenthèses dans le modèle.

La significativité des effets de chaque composante du phénotype a été évaluée selon la valeur d'AIC (Akaike Information Criterion) du modèle testé par la méthode de Maximum de Vraisemblance restreinte (REML, Restricted maximum likelihood; Patterson et Thompson, 1975). Une hypothèse pour une distribution normale des AGC des lignées parentales mâles et femelles et de leur ASC, avec une espérance nulle et une variance $V_{AGC_{m\grave{a}le}}$ et $V_{AGC_{femelle}}$ et V_{ASC} respectivement, a été faite. Le modèle présentant la valeur la plus faible d'AIC est donc à retenir et à utiliser par la suite pour estimer ces variances.

La variance des AGC des parents (V_{AGC}) correspond, à la part additive de la variance génotypique des traits étudiés entre les hybrides c'est-à-dire la variance additive. La différence de la valeur de l'hybride à la somme des AGC des deux parents constitue l'aptitude spécifique à la combinaison des deux lignées en croisement (ASC). La variance des ASC (V_{ASC}) des parents correspond donc à la part non additive de la variance génotypique c'est-à-dire la variance de dominance (cf. Encadré 2).

L'héritabilité au sens large (H^2) et l'héritabilité au sens strict (h^2) de chaque trait ont ensuite été calculées. Ces indices d'héritabilité renseignent, respectivement, sur la part de la variance phénotypique totale de nature génotypique (héritabilité au sens large, H^2) et de nature additive (héritabilité au sens strict, h^2) (Falconer et McKay, 1996).

$$H^2 = \frac{V_{AGC\text{mâles}}+V_{AGC\text{femelles}}+V_{ASC}}{V_{AGC\text{mâles}}+V_{AGC\text{femelles}}+V_{ASC}+V_e} \quad h^2 = \frac{V_{AGC\text{mâles}}+V_{AGC\text{femelles}}}{V_{AGC\text{mâles}}+V_{AGC\text{femelles}}+V_{ASC}+V_e}$$

H^2 , héritabilité au sens large ; h^2 , héritabilité au sens strict ; $V_{AGC, \text{ mâles}}$, variance des aptitudes générales à la combinaison des mâles ; $V_{AGC, \text{ femelles}}$, variance des aptitudes générales à la combinaison des femelles, V_{Asc} , Variance des aptitudes spécifiques à la combinaison, V_e , variance environnementale.

IV.3 RÉSULTATS

IV.3.1 Analyse de variance des traits en modèle à effets fixes

Les analyses de variance des traits de phénologie, d'architecture et d'accès aux ressources hydriques ont montré qu'il y avait des différences significatives entre les aptitudes générales à la combinaison (AGC) des lignées parentales pour les panels 2 et 3 (Tableau IV-2), au sein des lignées mâles et que des lignées femelles. Des différences significatives d'aptitudes spécifiques à la combinaison (ASC) ont aussi été observées pour ces traits, à l'exception des traits de phénologie mesurés sur le panel 3. Pour l'ensemble des traits, le carré moyen des ASC parentales était de faible magnitude par rapport à celui des AGC (Tableau IV-2), suggérant une part importante des effets généraux dans l'aptitude à la combinaison de ces lignées.

Pour la date thermique de la floraison $TTF1$, la date thermique de la maturité physiologique $TTM3$, la position de la plus grande feuille $A2_{gen}$ et l'indice d'extraction de l'eau IE_{gen} , un important effet paternel a été observé. Le carré des écarts moyens des AGC mâles était environ deux fois plus important que celui des femelles (Tableau IV-2). Le rapport entre la quantité de variation des AGC mâles et des AGC femelles était compris entre 1.18 et 3.25 respectivement pour IE_{gen} et $A2_{gen}$. Pour la surface foliaire totale $A1_{gen}$ et la surface de la plus grande feuille $A3_{gen}$, des observations inverses ont été faites. L'effet maternel avait une contribution plus importante dans leur variation observée. Le rapport entre la quantité de variation des AGC femelles et des AGC mâles était compris entre 0.11 et 0.32 respectivement pour $A3_{gen}$ et $A1_{gen}$. Enfin, pour le nombre de feuilles total $Nfmax_{gen}$, l'apport des deux parents était équilibré avec un rapport entre la quantité de variation des AGC mâles et femelles de 0.81.

Les analyses de variance ont aussi montré d'importants effets environnementaux sur les traits (Tableau IV-2). Une prépondérance de l'effet de l'environnement sur la variabilité de $TTM3$ a ainsi été observée. Pour le panel 2, le carré des écarts entre essais représentait 100 fois la somme des carrés des écarts des aptitudes à la combinaison des parents (Tableau IV-2).

Une interaction significative entre les essais et les aptitudes à la combinaison (AGC, ASC) pour $TTF1$, $Nfmax_{gen}$ et IE_{gen} a aussi été observée (Tableau IV-2).

Tableau IV-2 : Carrés moyens et significativité du test de Fisher obtenue de l'analyse de variance des traits caractérisés pour chaque facteur considéré en effet fixe.

Le modèle linéaire considéré est de la forme :

$$P_{ijkm} = \mu + AGC_i + AGC_j + ASC_{ij} + E_k + AGC \times E_{ik} + AGC \times E_{jk} + ASC \times E_{ijk} + \varepsilon_{ijkm}$$

Avec μ , la moyenne générale ; AGC_i et AGC_j , effet de l'aptitude générale à la combinaison des lignées parentales femelle i et mâle j respectif ; ASC_{ij} , effet de l'aptitude spécifique à la combinaison des deux parents i et j ; E_k , effet de l'environnement ; $AGC \times E_{ik}$, $AGC \times E_{jk}$, $ASC \times E_{ijk}$, interaction de l'environnement avec l'AGC mâle, l'AGC femelle et l'ASC ; ε_{ijkm} , erreur

TTF1, date thermique de la floraison ; TTM3, date thermique de la maturité physiologique ; IE_{gen} , indice de la capacité d'extraction de l'eau ; $A1_{gen}$, surface foliaire totale ; $A2_{gen}$, position de la plus grande feuille ; $A3_{gen}$, surface foliaire de la plus grande feuille ; $Nfmax_{gen}$, Nombre de feuilles total.

| Facteur | TTF1 | TTM3 | Nfmax _{gen} | A1 _{gen} | A2 _{gen} | A3 _{gen} | IE _{gen} |
|------------------------------------|------------|--------------|----------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|
| Panel 2 | | | | | | | |
| E | 589 639*** | 1 850 760*** | 1 298*** | | | | |
| AGC _i | 57 577*** | 57 421*** | 792*** | 14 709 467*** | 98*** | 82 609*** | |
| AGC _j | 47 532*** | 37 408*** | 1081*** | 5 774 630*** | 257*** | 15 139*** | |
| ASC _{ij} | 1 510*** | 8 122** | 39*** | 2 139 466*** | 17*** | 7486*** | |
| AGC _i x E _k | 2 270*** | 20 120*** | 26*** | | | | |
| AGC _j x E _k | 4 023*** | 10 039* | 69*** | | | | |
| ASC _{ij} x E _k | 562* | 3 683 | 9*** | | | | |
| Erreur | 437 | 5 266 | 3 | 1 016 220 | 7 | 3243 | |
| Panel 3 | | | | | | | |
| E | | | | | | | 1.8*** |
| AGC _i | 43 854*** | 111 096*** | | | | | 0.79*** |
| AGC _j | 36 518*** | 156 524*** | | | | | 0.67*** |
| ASC _{ij} | 4127 | 15 083 | | | | | 0.1586*** |
| AGC _i x E _k | | | | | | | 0.3751*** |
| AGC _j x E _k | | | | | | | 0.1804*** |
| ASC _{ij} x E _k | | | | | | | 0.1043*** |
| Erreur | 3773 | 17 126 | | | | | 0.013 |

*** Seuil de significativité $p < 0.001$

** Seuil de significativité $p < 0.01$

* Seuil de significativité $p < 0.05$

Pour les traits architecturaux, l'effet « macro environnemental » n'a pas été testé, car les données ont été obtenues sur une seule expérimentation. L'analyse de variance pour ces traits a par contre montré une part importante de la résiduelle dans leur variabilité totale (Tableau IV-2).

IV.3.2 Analyse de la variabilité des traits en modèle mixte : héritabilité des traits

Cette analyse de variabilité correspond à l'analyse de l'importance de chaque facteur de variation dans la variance phénotypique totale des différents traits et ainsi à l'estimation de leur héritabilité.

IV.3.2.1 Modèle de décomposition du phénotype

Pour l'ensemble des traits, la décomposition de l'effet génotype en effet des AGC et des ASC constitue le modèle le plus significatif pour analyser la variance du trait indiquant un effet significatif des parents (Tableau IV-3). Le modèle prenant en compte les interactions AGCxE et ASCxE est le meilleur modèle de décomposition de la variance pour les traits de phénologie et d'extraction de l'eau (Tableau IV-3). Ceci suggère une importance significative de ces interactions dans la variabilité de ces traits.

IV.3.2.2 Héritabilité des traits

Au niveau du panel 3, les valeurs d'héritabilité au sens large des traits de phénologie date thermique de la floraison TTF1 et date thermique de la maturité physiologique TTM3 estimées étaient, respectivement, de 0.64 et de 0.67 (Tableau IV-3). L'indice d'héritabilité au sens strict était aussi élevé de 0.59 et 0.40. Ceci confirme l'absence de l'effet des ASC sur ces deux traits au niveau de cette population (Tableau IV-1). Au niveau du panel 2, la valeur observée de H^2 et de h^2 pour TTF1 était aussi du même ordre, respectivement de 0.62 et 0.58. Par contre pour TTM3, H^2 n'était que de 0.20 et h^2 de 0.15. Ces faibles valeurs confirment l'effet important de l'environnement dans la variabilité de ce trait.

Pour les traits d'architecture, les valeurs de H^2 observées ont été comprises entre 0.52 et 0.20 respectivement pour le nombre de feuilles total $N_{\text{fmax}_{\text{gen}}}$ et la surface foliaire totale $A_{1_{\text{gen}}}$ (Tableau IV-3). Le trait position de la plus grande feuille $A_{2_{\text{gen}}}$ et surface foliaire de la plus grande feuille $A_{3_{\text{gen}}}$ ont présenté respectivement une H^2 de 0.39 et 0.26. Pour $N_{\text{fmax}_{\text{gen}}}$ et $A_{2_{\text{gen}}}$, les valeurs de h^2 restaient du même ordre que H^2 , de 0.46 et 0.30, respectivement (Tableau IV-3). Ces résultats confirment l'importance de l'effet additif dans le déterminisme de ces traits.

Tableau IV-3 : Modèle de décomposition de la variance et héritabilité pour les traits de phénologie d'architecture et de capacité d'extraction de l'eau.

AIC, Akaike Information Criterion ; H², héritabilité au sens large ; h², héritabilité au sens strict ; TTF1, date thermique de la floraison ; TTM3, date thermique de la maturité physiologique ; Nfmax_{gen}, Nombre de feuilles total; A1_{gen}, surface foliaire totale ; A2_{gen}, position de la plus grande feuille ; A3_{gen}, surface foliaire de la plus grande feuille ; IE_{gen}, indice de la capacité d'extraction de l'eau.

Pour les traits estimés sur plusieurs essais, les modèles testés sont :

modele 1<-lmer(P ~ essai+(1|AGC_{male})+(1|AGC_{femelle})+(1|ASC))

modele 2<-lmer(P ~ essai+(1|AGC_{male})+(1|AGC_{femelle})+(1|ASC)+(1| AGC_{male}:essai)+(1| AGC_{femelle}:essai) + (1|ASC:essai))

Pour les traits estimés sur un seul essai, les modèles testés sont :

Modele 1<-lmer (P ~ 1i+(1|Genotype))

Modele 2<-lmer (P ~ 1+(1|AGC_{male})+(1|AGC_{femelle})+(1|ASC))

Les héritabilités sont calculées avec les variances estimées à partir du meilleur modèle présentant la valeur d'AIC la plus faible.

Panel 2 correspond à la population d'hybrides issu du croisement factoriel 9x10 de Syngenta et Panel 3 correspond à la population d'hybrides issus du croisement factoriel 5x5 de l'INRA (cf.Tableau II-2 & Tableau II-3; Chapitre 2)

| Traits | Essais | Population | AIC | | H ² | h ² | |
|--------------------------------|----------------------|---------------|----------|----------|----------------|----------------|------|
| | | | Modele 1 | Modele 2 | | | |
| Phénologie | TTF1 | Expts.1,2 & 3 | Panel 2 | 10 388 | 10 278 | 0.61 | 0.58 |
| | | Expt. 4 | Panel 3 | 962 | 854 | 0.64 | 0.59 |
| | TTM3 | Expts.1&2 | Panel 2 | 6068 | 6058 | 0.22 | 0.15 |
| | | Expt. 4 | Panel 3 | 1080 | 960 | 0.67 | 0.40 |
| Architecture | Nfmax _{gen} | Expts.1&3 | Panel 2 | 16 155 | 16 453 | 0.52 | 0.46 |
| | A1 _{gen} | Expt. 3 | Panel 2 | 16 960 | 16 944 | 0.20 | 0.12 |
| | A2 _{gen} | Expt. 3 | Panel 2 | 5020 | 4972 | 0.39 | 0.30 |
| | A3 _{gen} | Expt. 3 | Panel 2 | 11 177 | 11 150 | 0.26 | 0.17 |
| Capacité d'extraction de l'eau | IE _{gen} | Expt. 9&10 | Panel 3 | -161.1 | -288.1 | 0.29 | 0.19 |

Par contre, pour les traits de surface foliaire, h^2 diminuait de 0.17 et 0.12 respectivement pour $A1_{gen}$ et $A3_{gen}$. Ceci indique une importance similaire de l'effet non additif et de l'effet additif dans le déterminisme génétique de ces traits.

Pour l'indice d'extraction de l'eau IE_{gen} , H^2 présentait une valeur élevée comprise entre 0.77 et 0.80 respectivement pour Expt.9 et Expt.10. Par contre, en prenant en compte l'effet des deux essais, la part de l'effet génotype diminuait et H^2 présentait une valeur plus faible de 0.29 (Tableau IV-3). L'effet environnemental constitue donc un facteur prépondérant dans la variabilité de ce trait. Au sens strict, l'héritabilité de IE_{gen} a été respectivement de 0.44 et 0.20 pour Expt.9 et Expt.10. Pour l'ensemble des deux essais, h^2 était de 0.19 (Tableau IV-3).

IV.3.3 Aptitudes générales à la combinaison (AGC) des lignées parentales

- **AGC des traits de phénologie au niveau de panel 2 et 3**

Des différences significatives ont été observées entre les AGC des lignées pour les traits date thermique de la floraison (TTF1) et date thermique de la maturité physiologique (TTM3) (Tableau IV-4 & Tableau IV-5) estimées au niveau du panel 2 et 3. Des groupes homogènes de lignées ont été obtenus.

Au niveau des lignées femelles du panel 2, pour TTF1, toutes les lignées ont des valeurs significativement différentes à l'exception de la paire de lignées « A » et « E » et la paire « C » et « D » (Tableau IV-4). Pour les lignées mâles, par contre, la moitié des lignées mâles composaient un groupe avec des valeurs d'AGC comprises entre 840 et 850°Cj (lignées 1, 2, 6, 8 et 9). Pour TTM3, la magnitude de la variabilité des AGC femelles et mâles était similaire (Tableau IV-4). Deux groupes homogènes de lignées ont ainsi été identifiés : les lignées présentant des valeurs d'AGC inférieures ou égales à 1834°Cj et celles présentant des valeurs d'AGC supérieures.

Au niveau du panel 3, trois groupes homogènes de lignées femelles ont été identifiés à partir des valeurs d'AGC de TTF1 et TTM3 (Tableau IV-5). Au niveau des lignées mâles, seules les lignées PAR6 et PST5 n'ont pas présenté de différence significative pour TTF1. Par contre pour TTM3, deux groupes homogènes ont été identifiés. L'un des groupes n'était cependant composé que du génotype OPB4, présentant la valeur de TTM3 la plus élevée (2047 °Cj). Globalement, au niveau de ce panel, les lignées favorables pour une floraison précoce (TTF1 faible) favorisaient des cycles de développement courts (TTM3 faible) ; alors que les lignées favorables à une floraison tardive (TTF1 élevé) favorisaient des cycles longs (TTM3 élevé).

- **AGC pour les traits d'architecture au niveau du panel 2**

Au niveau des lignées parentales du panel 2, les valeurs d'AGC pour le nombre de feuilles total $N_{fmax_{gen}}$ ont présenté une faible variabilité (entre 28 et 32 feuilles).

Tableau IV-4 : Aptitude générale à la combinaison des lignées parentales (AGC) pour les traits de phénologie et d'architecture.

TTF1, date thermique de floraison (°Cj) ; TTM3, date thermique de la maturité physiologique (°Cj) ; Nfmax_{gen}, Nombre de feuilles total ; A1_{gen} (cm²), surface foliaire totale ; A2_{gen}, rang d'insertion de la plus grande feuille ; A3_{gen} (cm²), surface foliaire de la plus grande feuille. Les valeurs des AGC ont été estimées pour chaque lignée à partir de leur valeur en combinaison estimée sur les plantes représentant leur hybride descendant sur Expt.3 pour A1_{gen}, A2_{gen}, A3_{gen}, sur Expts. 1 & 3 pour Nfmax_{gen}, sur Expts. 1, 2, 3 pour TTF1 et Expts1 & 2 pour TTM3. Pour chaque trait les valeurs moyennes suivies de la même lettre ne présentent aucune différence significative au seuil $\alpha = 0.05$. Les valeurs d'AGC présentées ne sont pas des données centrées, mais calculées comme la somme de la moyenne phénotypique et la valeur BLUP des AGC.

| | AGC | | | | | |
|-------------------------|-------------------|---------------------|----------------------|---------------------|-------------------|--------------------------------------|
| | TTF1 | TTM3 | Nfmax _{gen} | A1 _{gen} | A2 _{gen} | A3 _{gen} (cm ²) |
| Lignées femelles | | | | | | |
| A | 865 _f | 1870 _d | 29 _c | 6442 _f | 18 _b | 370 _f |
| B | 859 _e | 1841 _{bcd} | 28 _b | 6251 _{ef} | 18 _b | 354 _e |
| C | 820 _a | 1820 _{ab} | 28 _a | 5845 _{bcd} | 16 _a | 331 _{cd} |
| D | 854 _e | 1869 _d | 29 _d | 5392 _a | 16 _a | 299 _{ab} |
| E | 868 _f | 1813 _{ab} | 32 _f | 5992 _{cde} | 18 _b | 300 _{ab} |
| F | 847 _d | 1813 _{ab} | 29 _{de} | 5710 _{abc} | 17 _b | 311 _b |
| G | 827 _b | 1801 _{ab} | 32 _g | 5403 _a | 16 _a | 291 _a |
| H | 835 _c | 1826 _{abc} | 30 _e | 5528 _{ab} | 16 _a | 319 _{bc} |
| I | 876 _g | 1856 _{cd} | 29 _{bc} | 6109 _{de} | 16 _a | 343 _{de} |
| Lignées mâles | | | | | | |
| 1 | 841 _c | 1810 _{ab} | 31 _h | 6380 _d | 18 _d | 340 _{bc} |
| 2 | 842 _{cd} | 1815 _{ab} | 32 _i | 5883 _{abc} | 18 _{cd} | 308 _a |
| 3 | 806 _a | 1799 _a | 28 _a | 5574 _a | 16 _b | 330 _{abc} |
| 4 | 861 _e | 1859 _{cde} | 28 _c | 5864 _{abc} | 15 _a | 342 _c |
| 5 | 835 _b | 1814 _{ab} | 30 _f | 6013 _{bc} | 20 _e | 310 _a |
| 6 | 843 _{cd} | 1845 _{bcd} | 29 _e | 6039 _c | 17 _c | 330 _{abc} |
| 7 | 884 _f | 1886 _e | 30 _g | 5978 _{abc} | 17 _c | 318 _{ab} |
| 8 | 849 _d | 1834 _{abc} | 29 _d | 5587 _{ab} | 16 _b | 315 _{ab} |
| 9 | 845 _{cd} | 1807 _{ab} | 28 _b | 5617 _{abc} | 18 _d | 329 _{abc} |
| 10 | 887 _f | 1874 _{de} | 31 _h | 5895 _{abc} | 16 _b | 325 _{abc} |

Tableau IV-5 : Aptitude générale à la combinaison des 10 lignées parentales des 25 hybrides.

TTF1, date thermique de la floraison ; TTM3, date thermique de la maturité physiologique ; IE_{gen}, Indice d'extraction de l'eau. Les valeurs représentées correspondent à la valeur moyenne de six plantes suivies sur Expt.4 pour TTM3 et TTF1 et des plantes mesurées sur Expts.9 & 10 pour IE_{gen}. Pour chaque trait du pool mâle et femelle, les valeurs moyennes suivies de la même lettre ne présentent aucune différence significative au seuil $\alpha = 0.05$. Les valeurs d'AGC présentées ne sont pas des données centrées, mais calculées comme la somme de la moyenne phénotypique et la valeur BLUP des AGC.

| | TTF1 (°Cj) | TTM3 (°Cj) | IE _{gen} |
|-------------------------|--------------------|--------------------|--------------------|
| Lignées femelles | | | |
| FN | 1057 _c | 2092 _a | 1,09 _b |
| VAQ | 1002 _{ab} | 1938 _b | 1,20 _c |
| VDQ | 968 _a | 1813 _b | 1,02 _{ab} |
| VHQ | 985 _a | 1910 _b | 0,94 _a |
| XRQ | 1031 _{bc} | 1984 _c | 0,98 _a |
| Lignées mâles | | | |
| OPB4 | 977 _b | 2047 _c | 1,06 _b |
| PAR6 | 1015 _c | 1909 _a | 1,06 _b |
| PPR9 | 938 _a | 1823 _a | 1,17 _c |
| PSC8 | 1072 _d | 1958 _{ab} | 0,86 _a |
| PST5 | 1025 _c | 2000 _{ab} | 1,06 _b |

Les variabilités pour les trois autres traits architecturaux, surface foliaire totale $A1_{gen}$, position de la plus grande feuille $A2_{gen}$ et surface foliaire de la plus grande feuille $A3_{gen}$, étaient par contre plus fortes et ont permis de définir des groupes homogènes de lignées. Ainsi pour $A1_{gen}$, la lignée femelle « A » et la lignée mâle « 1 » constituaient des groupes individuels présentant des valeurs d'AGC supérieures ou égales à 0.64 m² (Tableau IV-4).

Pour $A2_{gen}$, la variabilité des AGC au niveau des lignées mâles était plus forte que chez les femelles, avec des valeurs comprises entre 16 et 20 contre 16 et 18 (Tableau IV-4). En exprimant $A2_{gen}$ en pourcentage de $Nfmax_{gen}$, parmi les 19 lignées du panel 1, les lignées mâles « 5 » et « 9 » avaient présenté les valeurs d'AGC de $A2_{gen}$ les plus élevées, respectivement de 67 % et 68 %.

Pour la surface foliaire de la plus grande feuille $A3_{gen}$, la lignée « A » se distinguait des autres lignées femelles en composant un groupe individuel présentant une valeur égale à 370 m². Au niveau des lignées mâles, sept des neuf lignées composaient un groupe avec des valeurs d'AGC inférieures ou égales à 330 cm².

- **AGC pour l'indice d'extraction de l'eau IE_{gen} au niveau du panel 3**

Au niveau du panel 3, une importante variabilité de IE_{gen} a été observée pour les valeurs d'AGC des lignées avec une gamme comprise entre 0.86 et 1.20. La lignée mâle PSC8 et femelle VHQ ont été les lignées les plus favorables pour la capacité d'extraction de l'eau, avec des valeurs de IE_{gen} respectivement de 0.86 et 0.94 (Tableau IV-5).

IV.3.4 Analyse des corrélations entre les traits

- **Corrélations au niveau des combinaisons d'hybrides**

Des corrélations significatives ont été observées entre les traits pour les valeurs d'AGC des lignées (Tableau IV-6). Au niveau des lignées parentales mâles du panel 2, les corrélations entre TTF1 et TTM3 et entre $Nfmax_{gen}$ et $A1_{gen}$ ont été significatives avec des coefficients positifs respectivement de 0.83 et 0.66 ($p < 0.05$). Pour les lignées parentales femelles, aucune corrélation significative n'a été observée entre ces traits (Tableau IV-6). Les corrélations ont été par contre significatives entre $A3_{gen}$ et $A1_{gen}$ ($r = 0.87$, $p < 0.05$), entre $Nfmax_{gen}$ et $A1_{gen}$ ($r = -0.73$, $p < 0.05$) et entre $Nfmax_{gen}$ et $A3_{gen}$ ($r = -0.52$, $p < 0.05$). Au niveau du panel 3, la seule corrélation significative observée a été entre TTF1 et TTM3 au niveau des lignées femelles. Cependant, entre TTF1 et IE_{gen} , un coefficient de corrélation négatif élevé a été observé au niveau des mâles, mais avec une faible significativité ($r = -0.90$, $p = 0.08$). Il faudrait donc vérifier la significativité de ce résultat avec un échantillon plus important.

Tableau IV-6 : Valeurs des coefficients de corrélations entre aptitudes générales à la combinaison (AGC) des lignées parentales sur différents caractères de croissance chez le tournesol.

TTF1, date thermique de la floraison ; TTM3, date thermique de la maturité physiologique ; IE_{gen}, Indice d'extraction de l'eau ; Nfmax_{gen}, Nombre de feuilles total ; A1_{gen} (cm²), surface foliaire totale ; A2_{gen}, rang d'insertion de la plus grande feuille ; A3_{gen} (cm²), surface foliaire de la plus grande feuille. Les valeurs propres ont été estimées sur les plantes suivies représentant les lignées sur Expt.5. Les valeurs des AGC ont été estimées pour chaque lignée à partir de leur valeur en combinaison estimée sur les plantes représentant leur hybride descendant sur Expts. 1,2,3 & 4 pour TTM3 et TTF1, sur Expts.9 & 10 pour IE_{gen} et sur Expt.3 pour A1_{gen}, A2_{gen}, A3_{gen}, et sur Expts.1 & 3 pour Nfmax_{gen}. Les valeurs en caractère gras correspondent aux coefficients pour une corrélation significative au seuil p<0.05.

| | TTF1 | TTM3 | Nfmax _{gen} | A1 _{gen} | A2 _{gen} | A3 _{gen} | IE _{gen} |
|-------------------------|-------------|-------|----------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|
| Lignées mâles | | | | | | | |
| TTF1 | 1 | | | | | | |
| TTM3 | 0.83 | 1 | | | | | |
| Nfmax _{gen} | 0.11 | 0.34 | 1 | | | | |
| A1 _{gen} | -0.04 | 0.27 | 0.66 | 1 | | | |
| A2 _{gen} | -0.50 | -0.47 | 0.29 | 0.44 | 1 | | |
| A3 _{gen} | -0.01 | -0.12 | -0.41 | 0.018 | -0.33 | 1 | |
| IE _{gen} | -0.90 | -0.60 | | | | | 1 |
| Lignées femelles | | | | | | | |
| TTF1 | 1 | | | | | | |
| TTM3 | 0.46 | 1 | | | | | |
| Nfmax _{gen} | -0.08 | -0.55 | 1 | | | | |
| A1 _{gen} | 0.60 | 0.38 | -0.52 | 1 | | | |
| A2 _{gen} | 0.30 | -0.21 | 0.06 | 0.50 | 1 | | |
| A3 _{gen} | 0.36 | 0.61 | -0.73 | 0.87 | 0.12 | 1 | |
| IE _{gen} | 0.30 | 0.30 | | | | | 1 |

Tableau IV-7 : Hétérosis et valeurs moyennes des hybrides (panel 2) et des lignées parentales (panel 1) pour la date de floraison et les traits d'architecture.

TTF1, date thermique de la floraison ; Nfmax_{gen}, nombre de feuilles total ; A1_{gen} (cm²), surface foliaire totale ; A2_{gen}, rang d'insertion de la plus grande feuille ; A3_{gen} (cm²), surface foliaire de la plus grande feuille. Les génotypes correspondants aux valeurs moyennes (± écartype) sont donnés entre parenthèses. Le coefficient de variation (CV, %) de chaque trait a été calculé entre les plantes suivies de Expt1&3 pour Nfmax_{gen} et entre les plantes suivies de Expt.3 pour A1_{gen}, A2_{gen}, A3_{gen}.

| Traits | Hybrides | Parents | Hétérosis |
|----------------------|----------------------|----------------------|-----------|
| TTF1 | 851 °Cj | 871°Cj | -2 % |
| Nfmax _{gen} | 30 | 27 | 11 % |
| A1 _{gen} | 5887 cm ² | 3868 cm ² | 52 % |
| A2 _{gen} | 17 | 14 | 21 % |
| A3 _{gen} | 325 cm ² | 243 cm ² | 34 % |

- **Corrélation entre valeurs des hybrides et valeurs en combinaison de leurs parents**

Pour tous les traits, les régressions linéaires entre les valeurs phénotypiques des hybrides et la somme des AGC de leurs parents ont été significatives ($p < 0.05$). Ainsi pour les traits de phénologie : TTF1 et TTM3, la valeur phénotypique des hybrides peut être prédite à partir des AGC des parents avec des coefficients de détermination de 90 % et 48 % respectivement pour le panel 2 et de 69 % et 82 % pour le panel 3 (cf. Annexe 5 & 6). Pour les traits architecturaux au niveau du panel 2, les coefficients de détermination observés entre les hybrides et les AGC des parents pour $A1_{gen}$, $A2_{gen}$, $A3_{gen}$ et $Nfmax_{gen}$ ont été respectivement de 49 %, 71 %, 62 %, et 87 % (cf. Annexe 7).

Et enfin, pour IE_{gen} , le coefficient de détermination obtenu était de 67 % au niveau du panel 3 (cf. Annexe 8).

- **Corrélation entre valeurs propres et valeurs en combinaison des lignées**

Ces analyses concernent cinq traits : date thermique de la floraison TTF1, nombre de feuilles total $Nfmax_{gen}$, surface foliaire totale $A1_{gen}$, position de la plus grande feuille $A2_{gen}$, et position de la plus grande feuille $A3_{gen}$.

Les régressions linéaires entre les valeurs propres et les valeurs en combinaison des lignées du panel 1 ont été significatives. Les plus fortes valeurs ont été observées pour les lignées femelles avec des valeurs comprises entre 68 et 93 % pour $A1_{gen}$ et $A3_{gen}$ respectivement (cf. Annexe 9). Au niveau des lignées mâles, les coefficients de détermination des régressions étaient plus faibles et compris entre 8 et 57 % respectivement pour TTF1 et $A2_{gen}$ (cf. Annexe 9).

IV.3.5 Hétérosis des traits

Les traits architecturaux ont montré une forte hétérosis contrairement à la date thermique de la floraison (TTF1) où la moyenne des hybrides était inférieure à celle des lignées parentales (Tableau IV-7). La plus forte valeur observée a été pour $A1_{gen}$ de 52 % (2017 cm² de plus au niveau des hybrides par rapport à la moyenne des valeurs propres parentales). Puis, par ordre décroissant viennent ensuite $A3_{gen}$ et $A2_{gen}$, l'hétérosis était respectivement de 34 % (82 cm² de plus) et de 19 % (3 rangs supérieurs d'insertion de plus). $Nfmax_{gen}$ a présenté la plus faible valeur. Il a augmenté de 11 % (3 feuilles) par rapport à la moyenne des lignées parentales.

IV.4 DISCUSSION

Dans le présent chapitre, l'objectif était de conduire une analyse de génétique quantitative sur 6 paramètres génotypiques du modèle SUNFLO-CLIMATOR, relatifs à la phénologie, à l'architecture et à l'accès aux ressources hydriques du sol sur la surface foliaire totale de la plante $A1_{gen}$. Il s'agissait alors d'étudier le déterminisme génétique de leur variabilité puis de réfléchir à la façon de les intégrer dans un programme de sélection récurrente phénotypique.

IV.4.1 Déterminisme génétique des traits

Les six paramètres génotypiques du modèle SUNFLO-CLIMATOR, date thermique de la floraison TTF1, date thermique de la maturité physiologique TTM3, nombre de feuilles total $NFmax_{gen}$, surface foliaire totale $A1_{gen}$, position de la plus grande feuille $A2_{gen}$ et enfin indice d'extraction de l'eau IE_{gen} , constituent des cibles phénotypiques potentielles pour la sélection. En effet, nous avons vu dans le chapitre précédent que ces cibles présentaient une variabilité génotypique, essentielle pour la sélection. Dans ce chapitre, nous avons mené une analyse génétique de ces caractères au travers de modèles considérant les effets génétiques en effet fixe et en effet aléatoire. Ces deux modèles ont confirmé l'importance des effets parentaux ainsi que les interactions de ces effets avec l'environnement.

IV.4.1.1 Héritabilité des caractères

Les résultats de génétique quantitative montrent que les paramètres TTF1, $NFmax_{gen}$ et $A2_{gen}$ sont fortement héritables avec des valeurs d'héritabilité au sens strict (h^2) les plus élevées ($h^2 \geq 0.30$, Tableau IV-3). Des études ont montré que la date de floraison (TTF1) et $NFmax_{gen}$ présentent des héritabilités fortes avec des valeurs pouvant aller jusqu'à 0.9 (Shabana, 1990 ; Alza et al., 1997). Il est toutefois important de noter que les valeurs d'héritabilités peuvent varier avec les populations étudiées (Fick et Miller, 1997)

TTM3, $A1_{gen}$, $A3_{gen}$ et IE_{gen} ont présenté des h^2 inférieures à 0.30. Ces faibles valeurs d'héritabilité suggèrent une plus grande importance des effets environnementaux dans leur variabilité phénotypique totale (cf. Chapitre 3). Pour TTM3, l'héritabilité observée de 0.15 a été plus faible que dans la littérature. Par exemple, pour le tournesol, Chervet (1988) avaient observé une héritabilité de 0.28 sur une population d'hybrides F1. Pour la date de maturité physiologique avec une teneur en eau des graines de 40 % (PM), Bert *et al.* (2003) ont aussi rapporté des valeurs d'héritabilité un peu plus élevées de 0.45 et 0.60 pour deux conditions expérimentales différentes. L'héritabilité, pour les traits de surface foliaire $A1_{gen}$ (0.12) et $A3_{gen}$ (0.17) estimée dans cette étude, a été de même ordre que celle

observée par Venkateswarlu *et al.* (1980) de 0.19. Des études rapportées par Miller et Fick (1997) ont trouvé des valeurs plus élevées pour la surface foliaire totale de la plante allant de 0.58 à 0.88 (Shabana, 1990 ; Vrebalov, 1975). Iqbal *et al.* (2009) ont estimé cette valeur à 0.45. La surface foliaire présente un déterminisme génétique assez complexe. Elle présente un fort effet d'hétérosis (Triboi *et al.*, 2004 ; Vear *et al.*, 2010) et sa variabilité peut ainsi dépendre de la population étudiée et sûrement aussi de la manière dont elle a été calculée.

Pour IE_{gen} , l'héritabilité au niveau de chaque expérimentation a été très élevée avec des valeurs de 0.77 pour Expt.9 et 0.83 pour Expt.10. Par contre, en regroupant les données des deux essais, cette valeur chute à 0.19. En effet, les essais étaient très hétérogènes (substrat, VPD, température, surface foliaire) favorisant ainsi de plus forts effets expérimentaux et dégradant l'héritabilité. Dans la littérature, des traits associés au statut hydrique de la plante ont été étudiés et ont présenté de fortes héritabilités, comme l'ajustement osmotique avec une valeur de 0.96 (Rauf *et al.*, 2009). Ceci suggère que les traits relatifs aux propriétés hydriques des plantes, comme la capacité d'extraction de l'eau, peuvent être très héritables et travaillés en sélection. Il faut cependant prendre en compte qu'une part de leur variabilité est fortement déterminée par les conditions environnementales notamment le type de sol. Des études ont déjà rapporté que la capacité d'extraction de l'eau du sol d'un génotype peut varier avec la teneur en argile du sol (Meinke *et al.*, 1993b).

IV.4.1.2 Additivité des traits

L'importance de la quantité de variation des aptitudes générales à la combinaison (AGC) par rapport à celle des aptitudes spécifiques à la combinaison (ASC) souligne une importance de la variabilité additive dans le déterminisme des traits étudiés (Tableau 7). La quantité de variation des AGC est significativement supérieure à la quantité de variation des ASC.

Chez le tournesol, l'importance des effets additifs a été largement rapportée dans la littérature pour la date de floraison (TTF1) (Miller *et al.*, 1980 ; Roath *et al.*, 1982 ; Alvarez *et al.*, 1992), la date de la maturité physiologique (TTM3) (Fick et Miller 1997) et pour le nombre de feuilles total $N_{fmax_{gen}}$ (Shabana, 1990 ; Nedeljkovic *et al.*, 1992). L'importance des effets additifs dans la variabilité d'un trait suggère que le trait peut être utilisé en sélection pour prédire la valeur des variétés et pour effectuer une sélection des meilleurs parents.

Par ailleurs, les résultats de régressions entre les valeurs phénotypiques des hybrides et les aptitudes générales à la combinaison (AGC) des lignées parents, ont présenté des coefficients de détermination élevés pour tous les traits (variant de 48 et 89 %) témoignant de la possibilité de prédiction de la valeur d'un hybride à partir des AGC parentales et suggérant également leur forte additivité. Cependant, pour TTM3, ce résultat est à nuancer, car les effets environnementaux tiennent une place

très importante dans le déterminisme de sa variabilité et dégrade sa variabilité génotypique. Son utilisation comme cible de sélection reste peu pertinente.

Pour la surface foliaire totale ($A1_{gen}$) et la surface de la plus grande feuille ($A3_{gen}$), il est aussi important de noter que l'effet de dominance a contribué à 47 % à la variabilité phénotypique totale (Tableau IV-3) et, de plus, une forte hétérosis a été observée pour ces traits (Tableau IV-7). Au niveau du panel 2, la valeur moyenne de $A1_{gen}$ des hybrides était de 1.5 fois de la moyenne parentale (Tableau IV-7). Des travaux antérieurs ont déjà rapporté des effets d'hétérosis sur la surface foliaire (Triboi *et al.* 2004 ; Vear *et al.*, 2010). Ce résultat reste à confirmer, car la surface foliaire des lignées mâles n'était considérée que sur les feuilles de l'axe principal. Il est donc nécessaire de prendre en compte cette mesure de la surface foliaire des lignées mâles dans l'exploration de cet effet de dominance et d'hétérosis dans un schéma de sélection. De plus, ces résultats n'ont été obtenus que sur une seule expérimentation.

Pour IE_{gen} , des études plus approfondies restent aussi nécessaires pour préciser l'importance de l'effet de dominance. En effet, IE_{gen} a présenté une forte additivité dans l'Expt.9 et un fort effet de dominance dans Expt.10. Cependant, en regroupant les données des deux essais, la quantité de variation des AGC est largement supérieure à celle des ASC. Ceci peut suggérer l'intérêt certain de ce trait dans la prédiction de la performance des hybrides pour l'extraction de l'eau, mais aussi dans la sélection des meilleurs parents.

IV.4.2 Stratégie de sélection

Les cibles phénotypiques évaluées dans ce chapitre ont été observées comme des traits variables et héréditaires, avec un important effet additif dans leur déterminisme génétique. Les traits peuvent donc être proposés en sélection.

IV.4.2.1 Des traits pour la sélection de groupes de lignées parentales mâles et femelles

Chez le tournesol, pour des contraintes liées à la production de semences F1, les lignées femelles doivent être disponibles sous la forme stérile et la forme fertile, les lignées parentales mâles sont porteuses des gènes restaurateurs de fertilité et les lignées femelles sont généralement stériles, mais mainteneuses de gènes favorables notamment pour l'architecture monocaule. L'architecture de ces dernières est d'ailleurs toujours très proche des hybrides. La sélection des lignées favorables pour les deux sexes peut donc être conduite indépendamment. Selon l'importance de la variation de l'effet mâle ou femelle dans la variance additive des traits, il est possible de proposer des traits de sélection plus discriminants pour chaque groupe à partir du panel de génotypes de cette étude.

Ainsi, l'amélioration de la surface foliaire ($A1_{gen}$) et de la surface de la plus grande feuille ($A3_{gen}$) peut être réalisée en sélectionnant les meilleures lignées femelles pour ces traits. Un fort effet parental femelle a en effet été observé dans la variabilité additive de ces traits. Une importante part de l'effet du génotype du parent femelle dans la variabilité de la surface foliaire a déjà été observée chez le tournesol (Fick et Miler, 1997).

La date thermique de la floraison (TTF1), la position de la plus grande feuille (IE_{gen}) et la capacité d'extraction de l'eau (IE_{gen}) peuvent par contre servir pour la sélection des meilleurs parents mâles pour améliorer la précocité, la répartition des feuilles sur la tige et la capacité d'extraction de l'eau des hybrides. Ces traits ont en effet montré un fort effet paternel dans leur variabilité additive. Une importante part de l'effet paternel dans la variabilité de la date de floraison a déjà été observée chez le tournesol (de Vega *et al.*, 2002).

IV.4.2.2 Une sélection indirecte à partir des valeurs d'aptitude générale à la combinaison (AGC) pour la floraison et l'indice d'extraction de l'eau

L'absence de corrélation entre la valeur propre et la valeur en combinaison d'un parent ne permet pas la sélection directe du trait sur la valeur propre des parents, mais oblige à la mise en place d'une estimation des AGC en croisement sur testeurs. Ainsi, pour TTF1 et IE_{gen} , la sélection des meilleures lignées mâles doit être réalisée sur la base de leur aptitude générale à la combinaison (AGC). Les lignées 3 et 5 peuvent donc être identifiées comme les meilleures lignées mâles pour améliorer la précocité de la floraison des hybrides du panel 2. Ces lignées devraient aussi être croisées avec des lignées femelles favorables à l'apparition précoce de la floraison (AGC de TTF1 faible) comme les lignées C, G et H. D'ailleurs, des combinaisons d'hybrides (e.g C3, G3, H3, C5) obtenues avec ces lignées ont été parmi les groupes d'hybrides les plus précoces du panel 2 ($TTF1 < 851^{\circ}Cj$, cf. Chapitre 2). Une absence d'hétérosis a aussi été observée pour TTF1. Cela a déjà été rapporté par la littérature chez le tournesol (Cheres *et al.*, 2000). Les hybrides disposent généralement une date de la floraison plus ou moins égale à la moyenne de ses parents et de plus, la précocité est un caractère dominant sur l'apparition tardive du stade de la floraison chez le tournesol (Fick, 1978 ; Jan, 1986). La lignée parentale (10) présentait l'occurrence de la floraison la plus tardive parmi les 19 lignées parentales de la population principale (Annexe 4) et aucun hybride ne présentait une valeur de TTF1 supérieure (Annexe 2). La combinaison entre lignées précoces ou lignée tardive et lignée précoce favoriserait donc toujours la précocité. L'introduction de nouvelles ressources de précocité dans le programme de sélection de Syngenta favoriserait donc l'amélioration la précocité de la floraison de leur population. L'exploration du matériel génétique de Monsanto, récemment acquis par la société, serait bénéfique dans ce sens.

Pour la capacité d'extraction de l'eau, la lignée parentale mâle PSC8 a été identifiée comme la plus favorable pour une meilleure capacité d'extraction de l'eau. Aucune combinaison d'hybride obtenue de cette lignée avec les lignées parentales femelles du panel 3 n'a présenté une capacité d'extraction faible ($IE_{gen} > 1$). La combinaison PSC8xVHQ a été la combinaison d'hybride la plus performante.

IV.4.2.3 Une sélection directe en pépinière pour les traits d'architecture

Les corrélations significatives entre les valeurs propres des lignées et leur valeur d'AGC indiquent une possibilité de sélection directe en pépinière des meilleurs parents. La surface foliaire totale ($A1_{gen}$) et la surface de la plus grande feuille ($A3_{gen}$) peuvent donc être utilisées en sélection directe en pépinière des meilleures lignées femelles. Ces deux traits étant fortement corrélés, $A3_{gen}$ constitue un indicateur suffisant de la surface foliaire de la plante. Les groupes de lignées femelles A, B C et I peuvent être retenues comme les lignées les plus favorables pour une surface foliaire élevée. Les lignées femelles restantes pourront, par contre, être sélectionnées si l'objectif de sélection est de diminuer la surface foliaire des hybrides, mais dans une gamme suffisante pour avoir une valeur d'indice foliaire entre 3 et 4 à la floraison. Cette stratégie pourrait éviter la forte compétition entre appareil végétatif et capitule.

La sélection des lignées mâles avec la position de la plus grande feuille ($A2_{gen}$) peut aussi être faite en sélection directe en pépinière. La valeur propre des lignées mâles a présenté une corrélation significative avec leur valeur en AGC. Les lignées mâles 5, 7 et 9 sont les meilleures lignées du panel 1 favorables à une distribution des grandes feuilles en hauteur, plus proche du capitule (profil de type « parasol »). Les lignées femelles du panel 1 ont présenté des valeurs de $A2_{gen}$ plus élevées que les lignées mâles et proches des hybrides. Pour une amélioration de $A2_{gen}$, l'introduction de lignées mâles présentant des valeurs de $A2_{gen}$ plus élevées est donc intéressante. Cette stratégie permettrait une distribution de la majorité de la surface foliaire de la plante plus proche du capitule, ce qui permettrait une conservation plus durable de l'efficacité maximale d'interception de la plante en retardant la sénescence des feuilles les plus larges.

Comme un fort effet hétérosis existe pour les traits architecturaux, les évaluations en combinaisons avec des lignées « testeurs » peuvent aussi être explorées. De meilleures combinaisons potentielles peuvent ainsi être identifiées et utilisées pour la création variétale au cours des étapes de fixation des lignées élites.

IV.4.3 Création de variétés précoces et à forte capacité d'extraction de l'eau

Une corrélation entre TTF1 et IE_{gen} a été observée avec les valeurs d'AGC des lignées parentales du panel 3. Les lignées qui présentent une meilleure AGC pour la précocité (TTF1 faible) sont les moins

performantes pour l'extraction de l'eau du sol (IE_{gen} élevé). Les génotypes précoces terminent généralement leur cycle dans des conditions non limitantes et semblent suffisamment adaptés. Cependant, si le déficit intervient dès la phase végétative, un génotype précoce avec une forte capacité d'extraction de l'eau pourrait aussi être un idéotype à développer. Au contraire, les génotypes tardifs doivent s'adapter à des conditions hydriques plus stressantes qui peuvent intervenir en fin de cycle. Une capacité d'extraction de l'eau plus performante est donc nécessaire. La capacité d'extraction de l'eau peut ainsi être assimilée à un trait d'adaptation aux conditions du milieu pour ces génotypes tardifs. Pour les futures variétés adaptées aux situations de déficit hydrique, il est donc intéressant de conserver ce trait. La sélection en aveugle sur la productivité a déjà défini des hybrides précoces performants pour IE_{gen} comme la variété commerciale NKSanbro (C2) et la variété publique Inedi (PSC8xXRQ). Au niveau du panel génétique de Syngenta, la lignée femelle C a été l'une des lignées présentant des valeurs d'AGC favorables à la précocité. Pour la capacité d'extraction de l'eau, la lignée mâle PSC8 a été la plus performante en combinaison. L'hybride expérimental VHQxPSC8, constitue par exemple, une meilleure combinaison pour une forte capacité d'extraction de l'eau et une floraison plus précoce. L'intégration des paramètres TTF1 et IE_{gen} comme cibles de sélection permettrait donc de donner plus de précision au sélectionneur sur sa stratégie et de mieux cibler les processus d'adaptation au déficit hydrique à développer, sans perdre sur son potentiel de productivité. Cette nouvelle stratégie l'emmènerait à conduire des expérimentations de phénotypage couvrant autant d'environnements cibles possibles (niveau de précocité, période, fréquence et intensité du déficit, type de sol). Dans cette optique, l'utilisation de la sélection assistée par marqueurs moléculaires pour TTF1 et IE_{gen} pourrait trouver un intérêt notamment pour accélérer et alléger cette stratégie.

IV.4.4 Corrélations génétiques entre les paramètres pour orienter une sélection indirecte de la productivité : la sélection sur index

Au sein du pool génétique de Syngenta, les lignées parentales ont été choisies pour leur forte productivité et leur forte tolérance au stress abiotique. Cette tolérance est essentiellement estimée par la stabilité de leur performance en combinaison. Cette performance est pour chaque hybride le résultat d'une combinaison différente de traits favorables. Une tendance bien marquée a été observée entre la précocité de la floraison (TTF1) et la capacité d'extraction de l'eau du sol (IE_{gen}). Ceci suggère une possibilité de sélection indirecte entre ces deux traits. L'absence de corrélations entre les autres cibles phénotypiques au niveau des lignées permettrait par contre de faire une sélection individuelle des paramètres et de conduire différents croisements pour chaque valeur de paramètre (Tableau IV-8). Ainsi, l'utilisation de la lignée « A » peut par exemple permettre le développement de génotypes performants pour la capacité d'extraction de l'eau et présentant une surface foliaire maximisant l'interception lumineuse. Sa combinaison avec des lignées comme « 9 » et « 7 » peut de plus améliorer

la répartition de sa surface foliaire. Il a d'ailleurs été déjà développé des hybrides commerciaux issus de la lignée « A » et « 7 » (XRQxPSC8, Inedi, NKArmoni E7).

La variété NKMelody, par exemple, est un génotype mi-tardif peu performant pour extraire l'eau du sol, mais elle dispose d'une meilleure capacité de régulation stomatique lui permettant une meilleure conservation des ressources hydriques en conditions limitantes (Casadebaig *et al.*, 2008). Ces caractéristiques confèrent à ce génotype une stabilité de ses performances. Le génotype tardif NKTekny assure par contre sa stabilité au travers d'une bonne performance pour l'extraction de l'eau. Au niveau des variétés commerciales cultivées en France ces 40 dernières années, différentes stratégies de combinaisons des paramètres génotypiques du modèle SUNFLO-CLIMATOR ont aussi été observées (Vear *et al.*, 2003 ; Lecoœur *et al.*, 2011). La sélection en aveugle sur la stabilité de la productivité gagnerait donc à être plus raisonnée en combinant ces paramètres génotypiques. L'identification de leurs combinaisons favorables et de leur contrôle génétique constitue une piste à explorer. Cela nécessite de définir un index de cumul de traits favorables pour un environnement cible au travers d'une sélection sur index. La sélection sur index consiste à établir un indice de combinaison linéaire des traits en affectant un poids relatif à la contribution de chaque trait à la productivité de la plante (Falconer et Mckay, 1996). Pour Syngenta, ceci pourrait permettre de construire ses futurs génotypes pour chaque marché cible avec plus d'efficacité.

IV.5 CONCLUSION

L'analyse génétique conduite dans cette étude a montré que les paramètres génotypiques du modèle SUNFLO-CLIMATOR sont des traits héréditaires. Un travail de sélection est possible ainsi que leur intégration dans une sélection récurrente phénotypique comme représentée dans le tableau IV-8. L'effet additif constitue une part importante de leur variabilité génétique. Les traits architecturaux « surface foliaire de la plus grande feuille $A3_{gen}$ » et « position de la plus grande feuille $A2_{gen}$ » peuvent de plus être améliorés au travers des valeurs propres des lignées. L'absence de corrélation entre ces deux traits facilite de plus leur amélioration individuelle.

La date d'apparition de la floraison reste un bon indicateur pour sélectionner sur la précocité de la floraison des génotypes. Par contre, pour la longueur totale du cycle, date thermique de la maturité physiologique, sa variabilité génétique est limitée. L'utilisation de la date de maturité physiologique en tant que paramètre génotypique est ainsi peu pertinente. Des investigations sur sa représentation et le déterminisme de sa variabilité sont nécessaires pour améliorer sa modélisation.

$A2_{gen}$ et $A3_{gen}$ peuvent être directement intégrés dans un schéma de sélection en pépinière pour discriminer le génotype le mieux adapté à des conditions de déficit hydrique en fin de cycle parmi des génotypes de vigueur *a priori* identique. L'objectif de sélection serait d'avoir des génotypes qui maximisent leur efficacité d'interception et qui la conservent le plus longtemps durant la phase critique d'élaboration du rendement.

Tableau IV-8 : Récapitulatif de l'analyse génétique des cibles potentielles de sélection.

TTF1, date thermique de la floraison ; TTM3, date thermique de la maturité physiologique ; Nfmax_{gen}, nombre de feuilles total ; A1_{gen}, surface foliaire totale ; A2_{gen}, position de la plus grande feuille ; A3_{gen}, surface foliaire de la plus grande feuille ; IE_{gen}, indice d'extraction de l'eau ; CVp : coefficient de variation phénotypique au niveau du panel 2 (factoriel 9x10) et du panel 3 (factoriel 5x5)

L'additivité correspond à la valeur de R² de la régression entre valeur d'aptitude générale à la combinaison et valeur des hybrides. Le mode de sélection est défini comme direct si elle est en valeur propre en pépinière et indirecte si elle est en valeur en combinaison. Les meilleurs parents sont ceux favorables à la précocité pour TTF1, une surface foliaire élevée pour A1_{gen} et A3_{gen}, un profil de type « parasol » pour A2_{gen} et une forte capacité d'extraction de l'eau pour IE_{gen}.

| Traits | CVp | Heritabilité | Additivité | Effet parental | Mode de selection | Meilleurs parents |
|----------------------|--------|--------------|------------|----------------|-------------------|--------------------------------|
| TTF1 | 4 - 8% | 0.58 | 89-69% | mâle | indirect | "1" "3" "5" "C" "G" "H" "F" |
| TTM3 | 9-8 % | 0.15 | 48-82% | - | - | - |
| Nfmax _{gen} | 9% | 0.46 | 87% | mâle -femelle | indirect | |
| A1 _{gen} | 19% | 0.12 | 49% | femelle | direct | "A" et "B" |
| A2 _{gen} | 19% | 0.30 | 71% | mâle | direct | "4" "5" "7" "9" |
| A3 _{gen} | 20% | 0.17 | 62% | femelle | direct | "A" "B" "C" "I" |
| IE _{gen} | 24% | 0.19 | 67% | mâle | indirect | "PSC8" "XRQ=A", "VHQ" |

L'indice d'extraction de l'eau IE_{gen} constitue aussi un nouveau trait potentiel pour améliorer l'accès aux ressources hydriques des génotypes. Les individus seront ainsi sélectionnés sur leurs valeurs en combinaison. Les évaluations devraient être faites sur plusieurs types de sol. La caractérisation de IE_{gen} est cependant très laborieuse et consommatrice de temps, donc peu adaptée pour une population de sélection de grande taille. Une méthodologie de phénotypage plus simple et rapide est donc nécessaire, car la variabilité de IE_{gen} est fortement influencée par le type de sol et l'environnement.

Les combinaisons favorables entre ces paramètres pour améliorer la productivité ne sont pas pour autant uniques. Elles dépendent de l'environnement cible et des événements de déficit hydrique que subit la culture. Ces analyses génétiques devraient donc être conduites sur l'ensemble des paramètres du modèle. La recherche de marqueur moléculaire pour ces traits reste aussi une piste intéressante pour améliorer l'efficacité de la sélection et à terme développer des modèles génétiques permettant de prédire leur valeur et alléger les expérimentations de phénotypage.

Dans ce chapitre 4, le déterminisme génétique de potentielles cibles phénotypiques de sélection a été évalué à partir de l'analyse de leur variabilité au sein de croisement factoriel. Les résultats obtenus peuvent se résumer avec les points suivants :

- Un travail de sélection peut être fait sur les paramètres génotypiques du modèle SUNFLO-CLIMATOR définis comme cibles phénotypiques héritables.
- L'effet additif est l'effet le plus important dans le déterminisme de leur variabilité génétique
- La date thermique de la floraison, TTF1, le nombre de feuilles total $Nf_{max_{gen}}$, et l'indice d'extraction de l'eau IE_{gen} doivent être sélectionnés indirectement en valeur en combinaison des parents.
- La surface foliaire totale $A1_{gen}$ et la surface foliaire de la plus grande feuille, $A3_{gen}$, peuvent être sélectionnées directement sur la valeur propre des parents femelles. Un fort effet hétérosis existe aussi pour ces traits
- La position de la plus grande feuille, $A2_{gen}$, peut être sélectionnée directement sur valeur propre des parents mâles.

CONCLUSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES

CONCLUSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES

Cette dernière partie a plusieurs objectifs. Le premier est de synthétiser les résultats obtenus ayant fait l'objet de discussion dans les 3 chapitres de ce document de thèse. Le deuxième est de présenter des applications qui peuvent être faites pour l'amélioration variétale chez le tournesol. Des perspectives d'investigation seront d'une part, proposées pour confirmer les résultats, mais aussi, d'autre part pour élargir les pistes d'identification des ressources de productivité en situation de contraintes abiotiques chez le tournesol. Le but est d'améliorer les outils de modélisation et de sélection.

1. Synthèse générale des résultats

Ce travail a été conduit dans le cadre d'un programme de recherche pour l'identification de nouveaux traits de sélection chez le tournesol. L'objectif est d'améliorer la productivité dans des situations de déficit hydrique.

La démarche se voulait aussi proche que possible de celle du sélectionneur faisant appel à des approches de phénotypage, d'analyses écophysiologiques, de modélisation biophysique et de génétique quantitative.

Les travaux de **phénotypage** servent à évaluer la possibilité d'une technique de mesure simplifiée pour un trait, sa variabilité et sa stabilité. L'importance de la variabilité génotypique pour un trait et la possibilité de quantification de cette variabilité sont les conditions nécessaires pour discriminer les individus entre eux et orienter le sens des améliorations à faire.

Les **connaissances écophysiologiques disponibles** au sein d'un **modèle biophysique** constituent une représentation du fonctionnement de la plante et de ses interactions avec les facteurs environnementaux. Elles peuvent contribuer à l'évaluation de la pertinence des traits pour un objectif de sélection. Le modèle SUNFLO-CLIMATOR (Lecoeur *et al.*, 2011) constitue un outil adéquat permettant l'analyse des réponses intégrées de la plante aux facteurs environnementaux. Il permet aussi d'évaluer l'impact de la variabilité d'un trait sur la productivité. L'utilisation de cet outil peut aboutir à trois définitions : celle d'idéotypes adaptés à un environnement cible (Target Prone Environment), celle de la variabilité à explorer pour les traits cibles et enfin, celle de leurs combinaisons favorables. L'identification de ces cibles permet de travailler sur leur variation qui peut apporter une augmentation significative du rendement.

La **génétique quantitative** permet de définir le mode de transmission que l'on peut maîtriser du trait au travers d'une reproduction sexuée. Elle peut être appliquée sur le choix des croisements et sur le schéma de sélection à conduire selon l'additivité et la dominance des gènes impliqués dans la variabilité génétique des traits.

Dans le cadre de ce travail, trois facteurs clés de la productivité du tournesol ont été analysés : la phénologie, l'architecture aérienne et l'accès aux ressources hydriques. Les cibles phénotypiques identifiées devraient permettre à la sélection d'améliorer la précocité, l'efficacité d'interception et l'accès aux ressources hydriques des plantes. Ces processus constituent des facteurs clés pour l'amélioration de la productivité en situation de déficit hydrique.

➤ **Des traits pour valider la démarche et améliorer la précocité chez le tournesol**

Les paramètres génotypiques du modèle SUNFLO-CIMATOR, date thermique de la floraison (TTF1) et nombre de feuilles total ($N_{\text{fmax}_{\text{gen}}}$) constituent les traits de référence pour la démarche. La date de la floraison (F1) est largement utilisée dans les programmes de sélection et permet au sélectionneur et à l'agriculteur de discriminer les génotypes entre eux. Le nombre de feuilles total $N_{\text{fmax}_{\text{gen}}}$ est un trait peu utilisé par le sélectionneur. Il présente une forte corrélation avec la floraison F1 (e.g Villalobos *et al.*, 1996 ; Granier et Tardieu, 1998).

Dans le modèle SUNFLO-CLIMATOR, ces deux traits sont modélisés par des paramètres génotypiques qui présentent une stabilité et une robustesse pour rendre compte des différences entre les génotypes (Casadebaig, 2008, Lecoecur *et al.*, 2011).

La gamme de variabilité de TTF1 et $N_{\text{fmax}_{\text{gen}}}$ au sein du pool génétique de Syngenta (Panel 2) est bien plus restreinte que celle observée entre les variétés cultivées depuis ces trente dernières années. La date de floraison aurait subi une forte pression de sélection et cela s'est également répercuté sur la variabilité du nombre total de feuilles.

La gamme de variabilité observée de TTF1 et de $N_{\text{fmax}_{\text{gen}}}$ ne présente aucun effet significatif sur la variabilité du rendement simulé avec le modèle SUNFLO-CLIMATOR (cf.Chapitre 3). Pourtant la variabilité de TTF1 et de $N_{\text{fmax}_{\text{gen}}}$ contribue significativement à la variation totale du rendement. Ceci a été observé avec les variétés utilisées pour le développement du modèle (Casadebaig, 2008 ; Lecoecur *et al.*, 2011).

La variabilité additive a présenté une importance relativement élevée dans la variabilité génotypique de TTF1 (cf.Chapitre 4). En effet, 90 % de sa valeur phénotypique au niveau des hybrides peuvent être prédits par les aptitudes générales à la combinaison (AGC) des parents. Ce trait est donc un trait stable et fortement héritable.

Les mêmes observations ont aussi été faites pour $N_{\text{fmax}_{\text{gen}}}$ (cf. Chapitre 4).

La date thermique de la maturité physiologique, usuellement mesurée avec la date de la floraison en sélection, ne présentait pas les mêmes résultats. La variabilité de ce trait était plus large (CV= 9 %) que celle de TTF1 (CV=5%) au sein du pool génétique de Syngenta (cf.Chapitre.2). Cette gamme de variabilité ne présentait pas un impact sur la productivité. Cependant, au-delà de la gamme testée, un raccourcissement ou un rallongement de TTM3 produisait une chute de rendement (Cf.Chapitre.3).

La variabilité de ce trait présentait aussi un impact majeur sur la variabilité du rendement des géotypes historiques (Vear *et al.*, 2003) utilisés pour développer le modèle (Casadebaig, 2008 ; Lecoeur *et al.*, 2011). Plus de 70 % de la variance phénotypique de TTM3 était expliquée par la variance environnementale. Ces effets environnementaux étaient relatifs aux conditions de dessèchement passif des graines. L'irrigation peut augmenter l'humidité du couvert et rallonger par voie de conséquence la durée de dessèchement de celles-ci. L'apparition de périodes de haute température peut, par contre, raccourcir cette durée. La représentation de TTM3 dans le modèle SUNFLO-CLIMATOR comme paramètre génotypique ne semble donc pas pertinente pour représenter la variabilité génotypique de la durée du cycle chez le tournesol. TTM3 a de plus été observé comme un trait peu héritable (cf. Chapitre 4). Ces résultats remettent en question la représentation du trait comme paramètre génotypique dans le modèle et bien évidemment aussi son utilisation en sélection pour définir la précocité des géotypes.

- Notre démarche a confirmé la pertinence de la représentation de la date thermique de la floraison (TTF1), comme paramètre génotypique utilisé pour rendre compte des différences entre géotypes dans le modèle SUNFLO-CLIMATOR. TTF1 est un trait héritable, il est efficace pour sélectionner des individus pour la durée de leur phase végétative, mais il est moins pertinent comme indicateur de la précocité du cycle des géotypes.
- Pour la date de la maturité physiologique (TTM3), sa représentation dans le modèle n'est pas satisfaisante en l'état actuel. Ce qui nécessite des investigations complémentaires pour comprendre le déterminisme de sa variabilité et améliorer sa modélisation. Une décomposition de la phase reproductive constitue une piste. Elle permet en effet, de décrire dans une première étape, le développement de la graine jusqu'à sa maturité physiologique, et dans une deuxième étape, son dessèchement passif.
- Des essais ont montré que la date de 30-40 % de teneur en eau des graines et la date de sénescence foliaire présentaient une variabilité génotypique et une forte héritabilité. Ces traits peuvent servir d'indicateur pour la précocité des géotypes, et ainsi devenir des cibles pour le développement des géotypes adaptés à la disponibilité des ressources hydriques des zones de fort stress hydrique.

➤ **Des traits d'architecture pour améliorer l'efficacité d'interception post floraison chez le tournesol**

L'architecture est généralement travaillée par la sélection au travers des indicateurs de vigueur de la plante. Le modèle SUNFLO-CLIMATOR propose une décomposition de l'architecture du couvert chez le tournesol au travers de la représentation de son développement. Cette décomposition permet de prendre en compte l'effet direct de l'architecture sur la performance des génotypes. La variabilité de la surface foliaire et de son profil a déjà été observée entre les génotypes représentatifs des variétés cultivées en France depuis les 30 dernières années (Vear *et al.*, 2003 ; Lecoecur *et al.*, 2011). Une large variabilité est retrouvée au sein du pool génétique de Syngenta (Panel 2, cf.Chapitre 2). L'analyse de l'effet individuel de chaque trait sur la variabilité de la productivité a mis en avant l'intérêt de leur interaction au titre de l'amélioration de l'efficacité d'interception (cf.Chapitre 3). Des études ont déjà montré cet impact sur l'efficacité d'interception et la productivité (Casadebaig, 2004 ; Rey *et al.*, 2008 ; Lecoecur *et al.*, 2011). Ces traits ont présenté une héritabilité moyenne (cf.Chapitre.4). Des progrès seront ainsi possibles, pour maximiser l'efficacité d'interception de la plante, pour le sélectionneur au travers des traits architecturaux.

Deux cibles phénotypiques potentielles ont été identifiées dans l'analyse de l'architecture de la plante.

- La position de la plus grande feuille ($A_{2_{gen}}$) est un trait variable et facile d'accès. Il peut être directement utilisé pour discriminer les lignées mâles. Ce qui conduit à une amélioration de la capacité des hybrides, à maintenir pendant la phase reproductive, une plus longue durée de vie de la surface foliaire active. La répartition des grandes feuilles en hauteur sur la tige (profil de type « parasol ») permet de retarder la chute de l'efficacité d'interception.
- La surface foliaire de la plus grande feuille ($A_{3_{gen}}$) constitue un bon indicateur de la surface foliaire totale de la plante ($A_{1_{gen}}$). $A_{3_{gen}}$ devrait être conservée dans la gamme actuelle observée pour les génotypes du pool de Syngenta ($\mu=325 \text{ cm}^2$) afin de maintenir un bon potentiel de productivité et d'éviter de développer des génotypes plus sensibles au déficit hydrique ou moins productifs. Les surfaces foliaires totales des plantes sont en effet suffisamment élevées ($>0.4 \text{ m}^2$) dans ce pool, pour permettre une interception totale du rayonnement au début de la floraison ($LAI>3$). Une plus grande surface augmenterait les besoins hydriques de la plante et les risques phytosanitaires. Cette conservation peut se faire en utilisant $A_{3_{gen}}$ comme trait de sélection des lignées femelles sur leur valeur propre.

➤ **De nouveaux traits à explorer pour améliorer l'accès aux ressources hydriques du tournesol**

L'accès aux ressources hydriques a été caractérisé dans ce travail au travers du fonctionnement et de l'architecture du système racinaire.

Les études menées pour le fonctionnement du système racinaire concernaient les analyses de la variabilité et de l'héritabilité de la capacité d'extraction de l'eau. Cette partie a été valorisée par une publication acceptée à *Functional Plant Biology* (Annexe 10). La capacité d'extraction de l'eau a présenté une large gamme de variabilité phénotypique (cf. Chapitre.2). L'effet du type de sol présente un effet significatif dans sa variabilité. Cet effet est aussi important que l'effet du génotype. Une relation linéaire significative a été observée entre ce trait et le rendement (cf. Chapitre.3). L'importance de l'effet additif et de dominance reste encore à définir dans le déterminisme de sa variabilité génétique. Nos résultats sur Expts.9 et 10 ne nous ont pas en effet permis de conclure sur son déterminisme génétique. Il a cependant été observé comme un trait héritable que l'on pourrait sélectionner en valeur en combinaison des lignées (cf. Chapitre 4). La définition d'un indicateur plus simple à mesurer faciliterait son intégration dans un schéma de sélection récurrente phénotypique. Dans ce sens, la corrélation entre la teneur en eau minimum pour l'extraction de l'eau, l'ajustement osmotique et le potentiel foliaire, peut être explorée.

Les études menées pour l'architecture racinaire concernaient une approche exploratoire de la variabilité qui peut exister chez le tournesol. Les premiers résultats obtenus ont montré qu'une large variabilité génotypique existe chez le tournesol concernant la profondeur d'enracinement, l'allocation de la biomasse au système racinaire et celle existant entre les différents types de racines. Les résultats obtenus indiquaient aussi que le déterminisme de ces caractères serait indépendant. Toutes les combinaisons possibles ont aussi été observées entre l'indicateur de la profondeur d'enracinement effective et la capacité d'extraction de l'eau des génotypes évalués sur des génotypes commerciaux représentatifs des variétés cultivées en France (panel 4, cf. Chapitre 2).

De potentielles ressources de variabilité pourraient donc être proposées à la sélection pour les traits racinaires. L'impact de cette variabilité sur l'accès à l'eau du sol serait très significatif et aurait des conséquences importantes sur les performances des génotypes, si les valeurs phénotypiques de ces caractères pouvaient être associées. Pour obtenir un génotype optimisé pour l'utilisation des ressources en eau du sol, il faudrait coupler ensemble une forte proportion de racines fines par rapport aux racines structurales avec une profondeur d'enracinement, une longueur volumique racinaire et une capacité d'extraction élevées (Radanielson, 2007). Cette stratégie devrait veiller à limiter l'investissement de biomasse dans le système racinaire. La grande variété de combinaisons observée pour ces caractères

au sein du panel 4, montre qu'il y a eu jusqu'à présent, une faible pression de sélection sur les caractéristiques du système racinaire. Aucune tendance d'évolution de leur variabilité avec les années d'inscription de ces géotypes n'a été observée (cf. Chapitre 2).

Même si les résultats ont été obtenus avec des plantes en pot et sous serre, ils peuvent être reliés aux performances des géotypes chez l'exploitant. Ainsi, le géotype NKSanbro particulièrement performant dans les environnements à fortes contraintes hydriques, comme dans le Sud de l'Espagne, a présenté un fort enracinement et une meilleure capacité d'extraction de l'eau (Cottet, 2007 comm. pers.). Il en est de même aussi pour le géotype NKMelody et Prodisol. NKMelody, conseillé pour les situations à fort potentiel avec des sols profonds, était caractérisé par une forte profondeur d'enracinement. Prodisol est préconisé pour les situations à faible potentiel généralement associées à des sols superficiels. Il était caractérisé par une forte capacité d'extraction de l'eau. Même si la caractérisation du système racinaire au champ reste très lourde, des essais devraient être conduits pour confirmer ces résultats et modifier la modélisation du système racinaire. Des indicateurs faciles d'accès pour leur phénotypage à grande échelle restent un défi nécessaire. Des relations entre des variables d'état du système racinaire à un stade précoce de son développement (e.g. longueur du pivot) et entre la dynamique de croissance de son système racinaire (e.g. vitesse de croissance) peuvent être explorées (e.g. Aguirrezabal et Tardieu, 1996). Ce type d'approche est déjà utilisé chez les plantes pérennes (Lecompte *et al.*, 2001).

- Pour l'accès aux ressources hydriques, notre démarche a permis de définir un nouveau trait que la sélection a rarement observé : la capacité d'extraction de l'eau caractérisée par l'Indice d'Extraction de l'eau (IE_{gen}). Ce trait est le plus prometteur pour améliorer la productivité de la plante en condition de déficit hydrique.
- Les traits caractéristiques de l'architecture racinaire constitueraient aussi des cibles potentielles de sélection. Des essais de plus grande envergure ont été menés à la fin de la thèse pour évaluer leur déterminisme génétique au niveau du pool génétique de Syngenta (panels 1 & 2). Il serait alors possible de construire des idéotypes pour les sols profonds avec une profondeur d'enracinement importante. Une densité racinaire de moyenne à faible permettrait une exploitation optimale de l'eau du sol sans un investissement trop important en biomasse dans le système racinaire. À l'inverse, pour les sols superficiels, il faudrait privilégier les enracinements superficiels ayant une forte densité racinaire et une forte capacité à extraire l'eau du sol.

➤ **Des techniques de phénotypage à grande échelle pour intégrer les nouveaux traits en sélection**

Le progrès génétique chez le tournesol a toujours été basé sur l'évaluation phénotypique des performances. L'évaluation du phénotype est toujours lourde surtout quand il s'agit de caractériser des milliers d'individus. Il est alors nécessaire de choisir les traits les plus pertinents pour l'amélioration de la population.

Notre démarche a proposé un choix de ces cibles phénotypiques au travers d'une décomposition de la plante par des traits ecophysiologiques. Les corrélations phénotypiques, entre le rendement et différents traits usuellement utilisés par la sélection, sont alors décortiquées et explicitées par des fonctions contrôlées par des paramètres. Ces paramètres permettent de prendre en compte la variabilité des facteurs environnementaux et celles des facteurs biologiques. Les paramètres génotypiques sont ceux qui permettent de représenter les différences entre génotypes.

Dans le cas de notre étude, sept paramètres génotypiques du modèle SUNFLO-CLMATOR ont été testés. La capacité de ce modèle à représenter la variabilité génotypique de la productivité chez le tournesol a déjà été validée (Lecoeur *et al.*, 2011). De plus, il prend en compte les effets des contraintes environnementales sur le fonctionnement de la plante (Collectif d'auteurs, 2010 ; Casadebaig *et al.*, 2011).

Ces sept paramètres sont associés à des traits mesurables au niveau de la plante et qui présentent une variabilité phénotypique (cf. Chapitre 2). Leur caractérisation a été faite sur un nombre d'individus suffisant pour estimer la possibilité d'un phénotypage à grande échelle.

Notre étude a montré que les traits de phénologie sont les plus simples à mesurer, mais les traits d'architecture et d'accès aux ressources hydriques nécessitent des indicateurs plus faciles d'accès.

Le phénotypage de la position de la plus grande feuille $A2_{gen}$ et celui de la surface de la plus grande feuille $A3_{gen}$ sont faciles à réaliser, mais ils sont consommateurs de temps. Avec un phénotypage de 14 à 18 plantes par heure pour un binôme d'expérimentateurs, les mesures sur une population de sélection suffisamment large, nécessitent la mobilisation d'une main d'œuvre importante. L'indicateur du volume de tige est déjà utilisé par les sélectionneurs, notamment pour identifier les plantes les plus vigoureuses et productives. Cet indicateur peut être utilisé en même temps pour renseigner l'importance relative de $A3_{gen}$. Pour la répartition des feuilles sur la tige, le phénotypage de $A2_{gen}$ pourrait être fait par une notation visuelle. Celle-ci se servirait du découpage de la tige en zones foliaires.

Pour la capacité d'extraction de l'eau, le suivi journalier de la transpiration des plantes peut être réalisé avec une efficacité de 30-35 pots par heure et par personne. À grande échelle, cette vitesse risque d'étaler la pesée des pots au cours de la journée. Ceci peut affecter la valeur de la transpiration mesurée entre les pots. Plusieurs méthodes peuvent être évaluées pour diminuer, voire même supprimer les pesées. D'après nos résultats, une bonne corrélation entre la teneur en eau minimale d'extraction de l'eau du sol par la plante ($T_{e_{min}}$) et la teneur en eau au point de flétrissement de la plante est obtenue. La définition des symptômes visuels pour caractériser l'état du flétrissement de la plante peut donc être développée pour déterminer le temps d'arrêt de l'extraction de l'eau du sol par la plante. La variabilité du potentiel hydrique de base des feuilles peut aussi être une piste pour déterminer ce moment. Des études ont déjà été initiées pour évaluer ces possibilités.

2. Perspectives

Les perspectives immédiates à l'issue de cette thèse concernent l'intégration dans un schéma de sélection de nouvelles cibles identifiées. Des résultats nécessitent cependant des confirmations et des investigations un peu plus approfondies. Les propositions avancées concernent le schéma de sélection pour l'intégration de ces traits, les essais et les nouvelles investigations à réaliser. D'éventuels outils ainsi que des ouvertures pour améliorer l'efficacité de la sélection, seront aussi présentés.

2.1 Perspectives à court terme

➤ Une intégration des traits identifiés dans un schéma de sélection récurrente phénotypique

Chez le tournesol, dans un schéma de sélection récurrente phénotypique, le développement de lignées mâles et femelles élites repose sur des processus d'autofécondation, d'introgession et de fixations d'individus choisis par l'expérience du sélectionneur comme potentiellement productif. En parallèle pour chaque pool, à chaque étape, les critères d'évaluation restent les mêmes : date de floraison, vigueur, résistance aux maladies, robustesse et productivité. Les traits proposés et identifiés dans ce travail de thèse devraient permettre de conserver l'efficacité de cette méthodologie et surtout de discriminer entre génotypes *a priori* identiques, celui qui aura la capacité de maintenir sa productivité dans des conditions environnementales limitantes.

Les traits d'architecture favorables à une sélection en valeur propre seront plutôt à intégrer à la sélection au niveau de la population de départ, mais, aussi en sélection au cours de l'autofécondation des individus retenus.

- Ainsi, la surface de la plus grande feuille $A_{3_{gen}}$ peut être utilisée pour la sélection de lignées femelles. La valeur de ce trait devrait être maintenue dans la gamme moyenne du pool actuel ($\mu = 325 \text{ cm}^2$) et ne devrait pas être supérieure à 25 % de cette valeur moyenne. Cette stratégie peut permettre de diminuer le nombre de feuilles de la plante favorisant ainsi la précocité de la floraison. Elle devrait être accompagnée d'une vitesse d'expansion des feuilles élevée. Elle est aussi favorable à une maximisation de l'efficacité d'interception conservant un indice foliaire suffisamment élevé en dépit de la limitation de l'expansion foliaire par le déficit hydrique.
- La position de la plus grande feuille $A_{2_{gen}}$ peut être utilisée pour la sélection des lignées mâles. L'absence de corrélation entre ce trait et différents traits caractéristiques de l'architecture de la plante facilite le travail de sélection directe sur ce trait. La durée de vie des 50 % de la surface foliaire totale de la plante pendant la phase reproductive présente une

- relation linéaire avec le rendement. Favoriser une répartition des plus grandes feuilles plus proche du capitule, retarde en effet la sénescence des plus grandes feuilles de la plante. Et ceci permet de conserver au maximum une partie de cette surface. Il est toutefois important de rappeler que cette stratégie peut favoriser l'initiation de la sénescence au niveau des feuilles basses, ce qui contribue à diminuer la surface évaporative. Ce qui revient donc, à diminuer la demande hydrique de la plante en cas de déficit hydrique en fin de cycle.

Les traits d'architecture ont aussi montré un fort effet d'hétérosis. Ces traits peuvent donc aussi être utilisés pour explorer des combinaisons potentielles pour la création variétale. $A3_{gen}$ et $A2_{gen}$ peuvent donc être ainsi utilisés pour différencier plusieurs combinaisons potentiellement productives.

Les traits « date thermique de la floraison (TTF1) » et « indice d'extraction de l'eau (IE_{gen}) », plutôt favorables à une sélection en valeur en croisement, seront favorables à intégrer à l'évaluation sur testeurs des lignées mâles et femelles. Il est important de rappeler qu'au niveau du panel génétique de Syngenta, l'introduction de nouveaux matériels végétaux serait nécessaire pour élargir la gamme de précocité de la date de floraison. Explorer les ressources de variabilité disponible au sein de la population de Monsanto, récemment acquise par la société Syngenta, serait intéressante pour améliorer la précocité de leur pool élite (panel 2). L'exploration de la diversité naturelle chez les espèces sauvages apparentées à la culture est aussi une piste en pleine expansion actuellement.

Pour l'indice d'extraction de l'eau, les génotypes commerciaux issus de ce panel semblent optimisés. Il serait donc intéressant de conserver cette performance au niveau de leur population et d'utiliser ce trait dès la première évaluation en testeur des lignées.

➤ **Des essais pour confirmer les résultats obtenus de la thèse**

Les résultats de ce travail sont prometteurs, mais les applications directes proposées précédemment restent spécifiques à la population étudiée. L'évaluation de la répétabilité de ces résultats pour une application plus générique serait intéressante. Ainsi, il est important de pouvoir confirmer nos résultats sur des essais homogènes et des dispositifs expérimentaux standardisés.

Pour la date thermique de la floraison et les traits d'architecture, la caractérisation de ces traits sur le même essai peut être envisagée. Pour estimer leur stabilité, cet essai devrait être conduit dans plusieurs sites avec des conditions culturales bien caractérisées (données météorologiques, itinéraires techniques, conditions de sol...). L'utilisation de plusieurs génotypes révélateurs pour chaque site et chaque condition d'essai est importante pour bien explorer l'effet des différents facteurs de variation des traits.

Pour la capacité d'extraction de l'eau, une confirmation de l'analyse génétique de ce trait devrait être réalisée. Des essais devraient donc être conduits sur une population structurée génétiquement plus

large, notamment sur le panel de lignées et d'hybrides de Syngenta (panel 1 & 2). L'utilisation de substrat homogène pour ces essais est une condition importante pour bien évaluer l'effet du génotype dans la variabilité de ces traits. Il est aussi important de disposer des génotypes révélateurs assez contrastés pour chaque essai afin de maîtriser l'effet « expérimentation ».

➤ **Des essais pour compléter les résultats obtenus de la thèse**

Une partie importante de l'analyse de l'architecture foliaire est la caractérisation de sa sénescence. Le suivi de la sénescence n'a pas pu être fait dans nos essais à cause des attaques de maladies durant la phase reproductive (Expt.3), mais aussi en raison des conditions culturales peu adaptées (densité sur Expt.1). Des essais de suivi de la sénescence pour caractériser la variabilité génotypique et l'effet de facteurs environnementaux sur ce processus devront donc être de nouveau conduits. Ces essais peuvent être réalisés au champ. Des analyses ecophysiologiques plus fines sur des génotypes contrastés devront aussi être réalisées en conditions contrôlées (sous serre). Retarder la sénescence foliaire constitue un trait d'adaptation aux conditions de déficit hydrique (Rivero *et al.*, 2007). Des propriétés de « stay green » existent chez le tournesol (Cukadar Olmedo et Miller, 1997) et la sensibilité et la vitesse de la sénescence présentent aussi des variabilités génotypiques (Sadras *et al.*, 2000). Ces ressources de variabilité peuvent être explorées notamment pour maximiser l'efficacité d'interception cumulée de la plante surtout durant la période critique de sa phase reproductive (Cantalgo *et al.*, 1997 ; Dosio *et al.*, 2000). Des travaux de phénotypage sur la variabilité de la vitesse de sénescence ainsi que de sa sensibilité au niveau du panel de Syngenta ont déjà été initiés à la fin de cette thèse. Ces résultats peuvent être intéressants pour améliorer la représentation de la sénescence foliaire dans le modèle SUNFLO-CLIMATOR.

Les relations des traits caractérisés dans cette thèse et le rendement n'ont pas été traitées dans le cadre de ce document, en raison de présence de lacunes dans les données de rendement. L'exploration des données disponibles et la conduite d'expérimentation pour compléter ces données peuvent apporter beaucoup d'éléments à la pertinence de notre approche. Les résultats de l'analyse de sensibilité du rendement simulé avec le modèle SUNFLO-CLIMATOR ont relativisé l'effet individuel de chaque trait. L'analyse de ces relations serait, en effet, important pour bien illustrer l'importance de ces traits et leurs corrélations dans la variabilité de la productivité de la plante. Ces analyses permettraient d'expliquer comment leur sélection pourrait améliorer indirectement le rendement et, notamment, intégrer les interactions GxE.

➤ **Une analyse écophysiological de la date de maturité physiologique et amélioration de sa modélisation dans le modèle SUNFLO-CLIMATOR**

La date thermique de la maturité physiologique (TTM3) a présenté une variabilité environnementale importante. Son utilisation dans le modèle SUNFLO-CLIMATOR comme paramètre génotypique qui théoriquement ne devrait pas varier avec son environnement n'est donc pas pertinente. Sa représentation devrait donc être modifiée pour prendre en compte cette variance environnementale.

L'intégration d'un module graine dans le mode de représentation de la plante du modèle SUNFLO-CLIMATOR pourrait constituer une piste pour la prise en compte des déterminismes environnementaux de TTM3. Des essais, pour des analyses écophysiological du développement des graines, seront donc nécessaires. Ces essais concerneront l'analyse des processus d'élaboration du poids sec maximal des graines, donc de la cinétique de biomasse sèche des graines durant la phase de remplissage des graines, puis ensuite, de la cinétique de la teneur en eau des graines dans sa phase de dessèchement passif. Le stade où les graines atteignent leur poids sec maximal et une teneur en eau de 40 % (PM) devrait être caractérisé. Ce stade correspond au moment où intervient la rupture de la connexion vasculaire entre les graines et la plante mère (Le Deunff et Rachidian, 1988). Des régulations hormonales déterminent aussi l'apparition de ce stade notamment la stabilité de la concentration basse d'ABA dans les graines (Lepage-Degivry *et al.*, 1990) ainsi que le début de l'activité de l'enzyme catalase (Bailly *et al.*, 2004). À partir de ce stade, la cinétique de dessèchement des graines est en fonction des conditions environnementales de température et d'humidité relative. Cette cinétique est indépendante du génotype (Chervet et Vear, 1989 ; Rondanini *et al.*, 2007). Ainsi, une prise en compte du microclimat du capitule serait à considérer dans ces études. La température perçue au niveau du capitule présente une différence conséquente avec la température de l'air (Guilioni et Lhomme, 2006). Il faut aussi remarquer que la cinétique de dessèchement des graines reste en grande partie indépendante de la cinétique de dessèchement du réceptacle (Chervet et Vear, 1990).

2.2 Perspectives à moyen terme

➤ **De nouvelles sources de productivité à explorer**

Ce travail de thèse a été en grande partie focalisé sur la phénologie de la plante et la morphologie de l'appareil végétatif (architecture aérienne et racinaire). D'autres sources de variabilité pourraient être explorées et représenter des cibles potentielles pour la sélection notamment, la production de biomasse et l'allocation de biomasse.

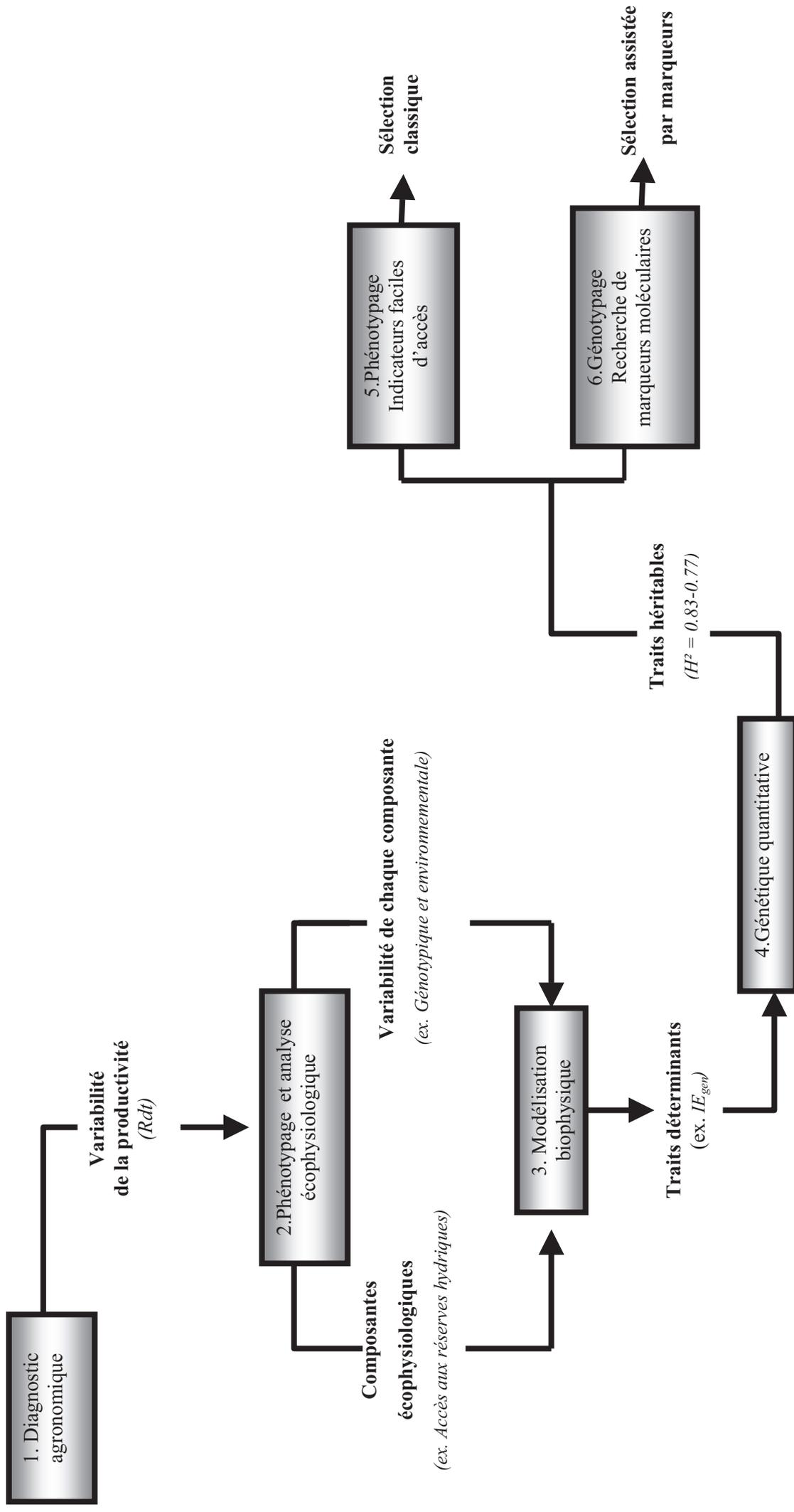


Figure V-1 : Schéma conceptuel de la démarche d'intégration de l'analyse du fonctionnement de la plante dans un programme de sélection.

Entre parenthèses en italique est donné en exemple l'évaluation du trait Indice d'extraction de l'eau (IE_{gen}). Rdt, rendement ; H^2 , héritabilité au sens large.

L'augmentation de la productivité est généralement associée en premier lieu à une amélioration de l'indice de récolte (IR) (Evans, 1993). Chez le tournesol, le trait indice de récolte (IR) constitue déjà un trait de sélection (Vear, 1992 ; Pereira *et al.*, 2000). Il a subi une forte pression de sélection si on observe son évolution sur les géotypes représentatifs des 40 années de sélection du tournesol (Vear *et al.*, 2003) avec une évolution de 0.4 à 0.7 (Lecoeur *et al.*, 2011). La variabilité de l'indice de récolte contribue à plus de 14.3 % de la variabilité de la productivité du tournesol (Lecoeur *et al.*, 2011). Le rapport source puits chez le tournesol constitue aussi un facteur non négligeable de la variabilité de la productivité de la plante sous conditions hydriques limitantes (Villalobos *et al.*, 1994 ; Pereira *et al.*, 1999a ; Ruiz et Maddoni, 2006) en conditions de déficit hydrique. Une contrainte hydrique à la fin de la phase végétative, en diminuant l'expansion foliaire, augmente ce rapport et favorise une allocation des assimilats, carbonés fixés avant la floraison, vers les graines (Hall *et al.*, 1990, Trapani *et al.*, 1992 ; Flenet *et al.*, 1996b) en augmentent ainsi l'IR. Pendant la phase reproductive, elle pourrait, par contre, interrompre la phase de remplissage et diminuer l'indice de récolte (Gimeno *et al.*, 1989 ; Sadras et Villalobos, 1994 ; Aguera *et al.*, 1997). La variabilité génotypique des compétitions internes pour les ressources à l'échelle des organes, notamment des graines et des organes d'acquisition des ressources (système foliaire et racinaire), apparaît comme une voie prometteuse de l'amélioration de la productivité en conditions de déficit hydrique.

L'analyse de la dynamique des flux de biomasse entre les différents organes de la plante peut donc aboutir à l'identification de nouvelles pistes pour la sélection afin d'améliorer la productivité. Une décomposition analytique du développement des graines et de la compétition trophique au sein de la plante est donc nécessaire. Un projet de combinaison du modèle GreenLab (de Reffye et Hu, 2003) au modèle SUNFLO-CLIMATOR est en cours pour améliorer la compréhension de cette dynamique et à terme son déterminisme génétique.

➤ **Application de la démarche à d'autres problématiques**

Un des résultats de ce travail est la formalisation d'une démarche permettant l'intégration des connaissances en biologie végétale et en écophysiologie dans les programmes de sélection. Cette démarche peut être décrite en six étapes (Figure V-1). Ces étapes correspondent à un cheminement linéaire d'un projet, allant de la recherche de traits présentant de la variabilité phénotypique au sein d'une population de géotypes (étape 1) à l'application dans les programmes de sélection (étapes 5 et 6). La première étape de cette démarche se base sur le diagnostic agronomique de la performance de la culture relativement aux pratiques culturales : itinéraire technique, zones culturales, périodes de cultures et autres facteurs agronomiques. À cette étape se définit l'objectif de sélection. Dans le cadre de ce travail, cet objectif était le maintien de la productivité sous conditions de déficit hydrique. La démarche pourrait s'appliquer à d'autres objectifs comme la résistance aux conditions de hautes températures, de froid, et aux orobanches.

À l'étape 2, l'approche fait appel à une décomposition écophysiological du fonctionnement de la plante, puis à un phénotypage fonctionnel pour les traits impliqués dans les réponses de la plante à la variation des facteurs environnementaux. Cette étape peut être itérative afin de couvrir une large gamme de variation de facteurs : variabilité génotypique et variabilité environnementale. Par exemple, l'extension des travaux déjà effectués sur la productivité du tournesol pour l'effet des contraintes hydriques, devrait être étendue sur les réponses de la plante au froid en début de cycle et aux hautes températures en fin de cycle.

La formalisation de l'ensemble de ces réponses au travers d'un modèle biophysique permet ensuite à l'étape 3 d'évaluer le poids de différents traits dans la variabilité du rendement de la plante. L'étape 3 permet de définir les paramètres du modèle, qui peuvent devenir des cibles phénotypiques pour la sélection. L'évolution de la démarche vers l'étape 4 consiste ensuite à discriminer les traits sur lesquels un travail de sélection peut être conduit. Pour cela, l'évaluation du déterminisme génétique et de l'héritabilité du trait est faite au travers des approches de génétique quantitative. La détermination de méthode de mesure simplifiée pour un phénotypage à grande échelle sera la dernière étape pour l'intégration des paramètres identifiés dans un schéma de sélection classique. La recherche de marqueurs moléculaires sera aussi nécessaire pour une sélection assistée par marqueurs. Les étapes 5 et 6 aboutissent donc à la proposition de traits d'intérêt pour la sélection.

➤ **Recherche de « proxy » : indicateurs plus faciles d'accès**

La conduite d'expérimentations de phénotypage est toujours coûteuse en temps et en énergie. En effet, les essais sont menés sur des populations de centaines à des milliers d'individus et sur différents sites. Il est pourtant important de pouvoir effectuer les mesures au stade opportun dans un temps limité. Le sélectionneur se permet donc, des marges d'erreurs sur la précision de leur mesure. Une méthodologie, facile d'accès et rapide à réaliser, est ainsi nécessaire pour minimiser cette erreur et faciliter ainsi la sélection sur des processus plus complexes (e.g. la productivité en conditions hydriques limitantes) ou difficiles d'accès (e.g. système racinaire). L'utilisation d'indicateur (« proxy » ou traits secondaires) pour caractériser des traits primaires plus complexes à mesurer doit être envisagée. Le développement de ces « proxys » constitue une piste intéressante, voire indispensable à l'utilisation des connaissances écophysiological pour améliorer l'efficacité de la sélection. Ce type d'approche existe déjà chez le blé. Par exemple, la température du couvert est utilisée pour la sélection de génotypes qui ont une meilleure capacité d'accès aux ressources hydriques et adaptée au déficit hydrique (Trethowan et Reynolds, 2006). Cet indicateur est associé à la capacité du système racinaire à extraire l'eau du sol (Reynolds *et al.*, 2005). L'utilisation des technologies NIRS (Near-infrared spectroscopy) par le programme de sélection tournesol de Syngenta constitue aussi des pistes intéressantes à explorer notamment pour une sélection sur la capacité photosynthétique et la sensibilité à la sénescence des génotypes.

➤ Utilisation de la sélection assistée par marqueurs moléculaires

La sélection assistée par marqueurs permet une réduction conséquente du cycle de sélection (Charcosset et Gallais, 2002). Pour cela, la sélection se fait au travers de QTLs (Quantitative trait loci) ou de gènes candidats qui permettent de caractériser les génotypes pour leur aptitude en combinaison et leur valeur propre. Cette technique est d'autant plus efficace que le trait de sélection est coûteux à mesurer et que celui-ci est influencé par l'environnement. L'utilisation des marqueurs dans le processus de sélection est intéressante particulièrement sur des traits présentant des valeurs d'héritabilité au sens strict faible et inférieure à 0.30 (Lande et Thompson, 1990 ; Gallais, 1993). Elle permet par la suite à la sélection de s'affranchir de l'évaluation phénotypique.

L'association d'un phénotype, c'est-à-dire la valeur d'un trait, à un gène de polymorphisme identifié, est ce qu'on peut définir comme le marquage moléculaire. Les caractères agronomiques résultent de l'action de nombreux gènes à effets inégaux et influencés par l'environnement. L'identification des gènes les plus importants dans la détermination de la variabilité d'un trait correspond à l'identification des zones de localisation de ce gène : les QTLs. Elle repose sur une information moléculaire (variation au niveau de l'ADN) et phénotypique (valeur du trait). De telles études aboutissent à l'identification des segments de chromosome relativement larges comprenant des dizaines de gènes. Ces segments sont définis par la présence d'un ou de plusieurs marqueurs moléculaires. La détection d'une liaison entre marqueurs et QTLs dépend de l'existence d'une liaison physique entre les allèles au locus du marqueur et les allèles aux locus du QTLs. Cette identification se fait généralement au niveau d'une population en ségrégation pour avoir des événements méiotiques suffisant pour estimer le taux de recombinaison entre les marqueurs. Les lignées issues d'haploïdes doublés HD et les lignées recombinantes permettent une grande précision sur la mesure des caractères. Le criblage des marqueurs informatifs de la différence entre les allèles parentaux permet ensuite de génotyper cette population en ségrégation au travers des différents marqueurs polymorphes. Une population de lignées recombinantes issues des parents de NKMelody et NKTekny est actuellement développée par le programme de sélection de Syngenta pour l'identification des QTLs associés à la variabilité de l'indice d'extraction de l'eau (IE_{gen}) et à la sensibilité de la transpiration au déficit hydrique (FHTR). Cette population fait partie d'un pool génétique pour le développement futur d'hybrides à trois voies au travers d'une sélection récurrente phénotypique assistée par marqueur moléculaire.

2.3 Perspectives à long terme : La modélisation pour assister la sélection

➤ Optimisation des paramètres génotypiques pour pallier le coût du phénotypage

La modélisation biophysique permet de simuler le comportement du génotype dans différents environnements réels et/ou virtuels et, aussi, de définir la combinaison de traits adaptés aux conditions cibles. Elle peut donc servir de plate-forme d'évaluation variétale, mais aussi de plate-forme d'identification d'idéotypes en fonction des zones de culture. La lourdeur du paramétrage d'un nombre

élevé des génotypes nécessite cependant le développement de technique de paramétrage plus rapide. Le développement d'un outil de calcul de ces paramètres au travers de trait facile d'accès et moins nombreux serait plus intéressant pour le sélectionneur. Les méthodologies mathématiques d'optimisation des paramètres pourraient être utilisées pour définir la gamme de variabilité des paramètres à explorer pour le sélectionneur. La possibilité d'une estimation des paramètres génotypiques par cette approche pourrait servir au programme de sélection à identifier les combinaisons possibles de traits pour un rendement optimum aux conditions environnementales de déficit hydrique. Ce type de modèle a été testé chez des légumineuses (Hoogenboom *et al.*, 1997), le riz (Bannayan *et al.*, 2007), le blé (White *et al.*, 2008). Des études sont actuellement en cours pour développer cette approche d'optimisation des paramètres génotypiques sur le modèle SUNFLO-CLIMATOR en fonction d'un nombre limité de paramètres mesurés (ex : date thermique de floraison, indice de récolte) et la sortie du modèle (rendement). Ce projet est mené en collaboration avec le laboratoire de Mathématiques Appliqués aux Systèmes (MAS) de l'École Centrale de Paris.

➤ **Modélisation de la génétique des paramètres du modèle biophysique pour orienter et définir des croisements favorables**

La modélisation couplant la génétique et le fonctionnement de la plante peut permettre une structuration des relations entre la physiologie de la plante et les fonctions génomiques. Cette structuration est importante vu la complexité et la quantité de gènes identifiables. (Hoogenboom *et al.* ; 2004). Une prédiction des performances du génotype peut être obtenue à partir de la combinaison allélique au niveau de ces gènes. Ce type de modèle a été développé pour la prédiction de l'effet du gène *E Loci* sur la variabilité de la phénologie chez le soja et de son impact sur la productivité de la plante (Boote *et al.*, 2003 ; Messina *et al.*, 2006).

La cartographie génétique du tournesol couvre actuellement 29 de ses 34 chromosomes (Tang *et al.*, 2002 ; Yu *et al.*, 2003). L'identification et l'association des gènes marqués aux facteurs déterminants de la productivité de la plante sont donc possibles. Cela permet ainsi de définir un module de fonctions à paramètres génétiques (paramètres génotypiques du modèle) décrivant le fonctionnement du génome de la plante (le génotype) dans son environnement (le phénotype). Une approche de ce type a été initiée chez le maïs avec le modèle APSIM. Les effets des gènes de contrôles de l'expansion foliaire ont été modélisés au travers d'une combinaison de QTLs. Ces marqueurs sont associés aux paramètres génotypiques du module écophysiological de l'expansion foliaire du modèle (Chenu *et al.*, 2008 ; 2009). Ce type de plate-forme virtuelle pourrait servir d'évaluation des effets d'une combinaison allélique sur le phénotype d'intérêt de la plante (e.g la vitesse d'expansion, la surface foliaire, le rendement) (e.g. Chenu *et al.*, 2009). La construction de type modulaire du modèle SUNFLO-CLIMATOR facilite le développement de ce type d'approche notamment dans le cas d'une utilisation de modèle de combinaison de QTLs pour estimer chaque paramètre génotypique du modèle (Yin *et al.*, 2004). Ce couplage modèle génétique et modèle biophysique serait pour la sélection, une

possibilité d'accéder directement aux informations du génome de la plante pour développer ses idéotypes adaptés à l'environnement cible actuel de contraintes abiotiques notamment hydriques.

3 Conclusion

Explorer les possibilités de contribution des connaissances écophysiologiques à l'amélioration variétale revient à développer une stratégie de sélection assistée par la modélisation biophysique et l'analyse écophysiologique du fonctionnement de la plante. Dans cette optique, notre étude avait utilisé la représentation de la plante dans le modèle SUNFLO-CLIMATOR, basée sur une décomposition de la productivité en processus clés contrôlés par des paramètres dépendant du génotype. Cette représentation a permis de définir des cibles phénotypiques potentielles pour la sélection. L'évaluation de l'intérêt de sélection de ces traits reposait sur une approche pluridisciplinaire de phénotypage, d'analyse écophysiologique, de modélisation biophysique et de génétique quantitative. En pré-breeding, au moment de la sélection des individus qui sont source des gènes favorables à la construction des lignées élites, l'existence de marqueurs moléculaires constitue la condition la plus limitante pour l'utilisation d'un trait. Dans un cycle de sélection récurrente phénotypique, un effet positif sur la productivité, une forte héritabilité, et la possibilité d'une technique de mesure simplifiée sont les critères les plus décisifs. Au niveau du pool génétique de Syngenta, la date thermique de la floraison présente peu de variabilité. L'introduction de nouvelles ressources végétales peut servir pour obtenir une floraison plus précoce. Cependant, l'élargissement de la gamme de précocité du pool devrait être raisonné avec la durée de la phase reproductive. La position de la plus grande feuille ($A2_{gen}$) et la surface de la plus grande feuille ($A3_{gen}$), constituent des traits d'amélioration de la productivité à explorer pour améliorer l'efficacité d'interception de ce pool. Les déterminismes génétiques établis pour ces traits restent spécifiques à la population étudiée et aux conditions des essais. De nouveaux essais supplémentaires devraient donc être reconduits pour confirmer ces résultats notamment ceux de la stabilité des traits architecturaux. Un dispositif expérimental plus homogène et des essais dans des contextes environnementaux contrastés sont nécessaires.

La capacité d'extraction de l'eau au travers de l'indice d'extraction (IE_{gen}) constitue la nouvelle piste à explorer pour l'amélioration de la productivité en situation de déficit hydrique. L'étude des traits relatifs à l'accès aux ressources hydriques est en cours pour le pool génétique de Syngenta. L'identification des gènes de polymorphisme associé aux valeurs de ces paramètres est la prochaine étape pour l'évaluation de ces cibles potentielles.

Références bibliographiques

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Agostini, D. and Habib, R., 1996. A stochastic model of flowering for kiwi fruit. *Acta Horticulturae* 416, pp. 65–72.

Agreste. 2010. Synthèse Grandes cultures : Céréales et oléoprotéagineux. Mars 2010. N° 2010/104. URL : http://www.agreste.agriculture.gouv.fr/IMG/pdf_synthese1041003.pdf

Agreste. 2010. Infos rapides : Grandes cultures. Mai 2010. N° 3/10. URL : http://www.agreste.agriculture.gouv.fr/IMG/pdf_cultures1005note.pdf

Aguera, F., F.J. Villalobos, and F. Orgaz. 1997. Evaluation of sunflower (*Helianthus annuus*, L.) genotypes differing in early vigour using a simulation model. *European Journal of Agronomy* 7:109-118.

Aguirrezabal, L.A.N., and F. Tardieu. 1996. An architectural analysis of the elongation of field-grown sunflower root systems. Elements for modelling the effects of temperature and intercepted radiation. *Journal of Experimental Botany* 47:411-420.

Aguirrezabal, L.A.N., Y. Lavaud, G.A.A. Dosio, N.G. Izquierdo, F.H. Andrade, and L.M. Gonzalez. 2003. Intercepted solar radiation during seed filling determines sunflower weight per seed and oil concentration. *Crop Science* 43:152-161.

Aiken, R.M. 2005. Applying thermal time scales to sunflower development. *Agronomy Journal* 97:746-754.

Ainsworth, E.A., A.D.B Leakey, D.R. Ort, S.P. Long. 2008. FACE-ing the facts : inconsistencies and interdependence among field, chamber and modeling studies of elevated [CO₂] impacts on crop yield and food supply. *New Phytologist* 179: 5-9

Albrizio, R., and P. Steduto. 2003. Photosynthesis, respiration and conservative carbon use efficiency of four field grown crops. *Agricultural and Forest Meteorology* 116:19-36.

Alkio, M., A. Schubert, W. Diepenbrock, and E. Grimm. 2003. Effect of source-sink ratio on seed set and filling in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Plant Cell and Environment* 26:1609-1619.

Alvarez, D., P. Luduena, and E. Frutos. 1992. Variability and genetic advance in sunflower. *Proceedings of the 13th International Sunflower Conference Volume 2, Pisa, Italy, 7-11 September 1992* : 963-968.

Alza, J.O., and J.M. FernandezMartinez. 1997. Genetic analysis of yield and related traits in sunflower (*Helianthus annuus* L.) in dryland and irrigated environments. *Euphytica* 95:243-251.

Anderson, W.K. 1975. Maturation of Sunflower. *Australian Journal of Experimental Agriculture and Animal Husbandry* 15:833-838.

Anderson, W.K., R.C.G. Smith, and J.R. McWilliam. 1978. Systems-Approach to the Adaptation of Sunflower to New Environments .1. Phenology and Development. *Field Crops Research* 1:141-152.

Andrade, F.H. 1995. Analysis of Growth and Yield of Maize, Sunflower and Soybean Grown at Balcarce, Argentina. *Field Crops Research* 41:1-12.

- Andrade, F.H., and M.A. Ferreiro. 1996. Reproductive growth of maize, sunflower and soybean at different source levels during grain filling. *Field Crops Research* 48:155-165.
- Angadi, S.V., and M.H. Entz. 2002a. Root system and water use patterns of different height sunflower cultivars. *Agronomy Journal* 94:136-145.
- Angadi, S.V., and M.H. Entz. 2002b. Water relations of standard height and dwarf sunflower cultivars. *Crop Sci.* 42: 152–159.
- Asseng, S., Turner, N. C., Ray, J. D., Keating, B. A., Sep. 2002. A simulation analysis that predicts the influence of physiological traits on the potential yield of wheat. *European Journal of Agronomy* 17 (2), 123–141.
- Asseng S., and N.C. Turner. 2007. Modelling genotype \times environment \times management interactions to improve yield, water use efficiency and grain protein in wheat. In: J.H.J. Spiertz, P.C. Struik and H.H. VanLaar, Editors, *Scale and Complexity in Plant Systems Research: Gene-Plant-Crop Relations* (2007), pp. 93–103.
- Bailly, C., J. Leymarie, A. Lehner, S. Rousseau, D. Come, and F. Corbineau. 2004. Catalase activity and expression in developing sunflower seeds as related to drying. *Journal of Experimental Botany* 55:475-483.
- Bange, M.P., G.L. Hammer, and K.G. Rickert. 1997. Effect of radiation environment on radiation use efficiency and growth of sunflower. *Crop Science* 37:1208-1214.
- Bannayan, M., and G. Hoogenboom. 2009. Using pattern recognition for estimating cultivar coefficients of a crop simulation model. *Field Crops Research* 111:290-302.
- Bannayan, M., K. Kobayashi, H. Marashi, and G. Hoogenboom. 2007. Gene-based modelling for rice: An opportunity to enhance the simulation of rice growth and development? *Journal of Theoretical Biology* 249:593-605.
- Bates, D., Maechler, M., Dai, B., 2008. lme4 : Linear mixed-effects models using S4 classes. R package version 0.999375-28. <http://lme4.r-forge.r-project.org/>
- Bert, P.F., I. Jouan, D.T. de Labrouhe, F. Serre, J. Philippon, P. Nicolas, and F. Vear. 2003. Comparative genetic analysis of quantitative traits in sunflower (*Helianthus annuus* L.). 2. Characterisation of QTL involved in developmental and agronomic traits. *Theoretical and Applied Genetics* 107:181-189.
- Birch, C.J., G.L. Hammer, and K.G. Rickert. 1998 b. Temperature and photoperiod sensitivity of development in five cultivars of maize (*Zea mays* L.) from emergence to tassel initiation. *Field Crops Research* 55:93-107.
- Birch, C.J., K.G. Rickert, and G.L. Hammer. 1998a. Modelling leaf production and crop development in maize (*Zea mays* L.) after tassel initiation under diverse conditions of temperature and photoperiod. *Field Crops Research* 58:81-95.
- Birch, E.B., J.P.H. Landsberg, and J. Hoffmann. 1982. Very early combine harvesting of sunflower to minimize bird damage. *Crop Production* 11:71-73.
- Blum, A. 2009. Effective use of water (EUW) and not water-use efficiency (WUE) is the target of crop yield improvement under drought stress. *Field Crops Research* 112:119-123.

- Boote KJ, Bennett JM, Sinclair TR et Paulsen GM. 1994. Physiology and determination of crop yield. ASA-CSSA-SSSA (éds), Madison, Wisconsin, USA. 601 p.
- Boote, K.J., J.W. Jones, W.D. Batchelor, E.D. Nafziger, and O. Myers. 2003. Genetic coefficients in the CROPGRO-Soybean model: Links to field performance and genomics. *Agronomy Journal* 95:32-51.
- Boote, K. J. and T. R. Sinclair. 2006. Crop Physiology: Significant Discoveries and Our Changing Perspective on Research. *Crop Sci* 46:2270–2277.
- Boyer, J.S. 1971. Recovery of Photosynthesis in Sunflower after a Period of Low Leaf Water Potential. *Plant Physiol.* 47:816-820.
- Bremner, P.M., G.K. Preston, and C.F. Destgroth. 1986. A Field Comparison of Sunflower (*Helianthus-Annuus*) and Sorghum (*Sorghum-Bicolor*) in a Long Drying Cycle .1. Water Extraction. *Australian Journal of Agricultural Research* 37:483-493.
- Brisson, N. 2010. Description des modèles agronomiques et forestiers et mise en œuvre. In *Changement climatique, agriculture et forêt en France : simulations d'impacts sur les principales espèces. Le livre vert du projet CLIMATOR (2007-2010)*. Eds ADEME. pp 41-50.
- Brisson, N., B. Mary, D. Ripoche, M.H. Jeuffroy, F. Ruget, B. Nicoullaud, P. Gate, F. Devienne-Barret, R. Antonioletti, C. Durr, G. Richard, N. Beaudoin, S. Recous, X. Tayot, D. Plenet, P. Cellier, J.M. Machet, J.M. Meynard, and R. Delecolle. 1998. STICS: a generic model for the simulation of crops and their water and nitrogen balances. I. Theory and parameterization applied to wheat and corn. *Agronomie* 18:311-346.
- Browne, C.L. 1977. Effect of Date of Final Irrigation on Yield and Yield Components of Sunflowers in a Semi-Arid Environment. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 17:482-488.
- Burke, J.M., S. Tang, S.J. Knapp, and L.H. Rieseberg. 2002. Genetic analysis of sunflower domestication. *Genetics* 161:1257-1267.
- Cabelguenne, M., and P. Debaeke. 1998. Experimental determination and modelling of the soil water extraction capacities of crops of maize, sunflower, soya bean, sorghum and wheat. *Plant and Soil* 202:175-192.
- Cabelguenne, M., P. Debaeke, and A. Bouniols. 1999. EPICphase, a version of the EPIC model simulating the effects of water and nitrogen stress on biomass and yield, taking account of developmental stages: validation on maize, sunflower, sorghum, soybean and winter wheat. *Agricultural Systems* 60:175-196.
- Calderini, D.F., L.G. Abeledo, and G.A. Slafer. 2000. Physiological maturity in wheat based on kernel water and dry matter. *Agronomy Journal* 92:895-901.
- Calvino, P., V. Sadras, M. Redolatti, and M. Canepa. 2004. Yield responses to narrow rows as related to interception of radiation and water deficit in sunflower hybrids of varying cycle. *Field Crops Research* 88:261-267.
- Cantagallo, J.E., C.A. Chimenti, and A.J. Hall. 1997. Number of seeds per unit area in sunflower correlates well with a photothermal quotient. *Crop Science* 37:1780-1786.

Casadebaig P., 2008. Analyse et modélisation des interactions génotype - environnement – conduite de culture : application au tournesol. Thèse de doctorat, INP Toulouse.

Casadebaig, P., 2004. Analyse de la variabilité génétique de l'architecture du tournesol : Conséquences sur l'interception du rayonnement de la floraison à la maturité. DEA développement et adaptation des plantes : biologie moléculaire et intégrative, Université de Montpellier II, ENSA-M. 62, 82, 131.

Casadebaig, P., P. Debaeke, and J. Lecoecur. 2008. Thresholds for leaf expansion and transpiration response to soil water deficit in a range of sunflower genotypes. *European Journal of Agronomy* 28:646-654.

Casadebaig P., Guilioni L., Lecoecur J., Christophe A., Champolivier L., Debaeke P. 2011. SUNFLO, a model to simulate genotype-specific performance of the sunflower crop in contrasting environments. *Agricultural and Forest Meteorology* Volume: 151 Issue: 2: 163-178.

Cecconi, F., C. Pugliesi, S. Baroncelli, and M. Rocca. 1987. Genetic analysis for some agronomical characters of a sunflower (*Helianthus annuus* L.) diallel cross. *Helia*:21-27.

CETIOM. 2004. Stades-repères du tournesol. In : CETIOM (Ed.), Guide de l'expérimentateur tournesol. pp 13–15.

CETIOM. 2008. Brochure Tournesol 2008 Sud. Tech. rep., CETIOM.

CETIOM. 2007. Enquête sur les conduites de tournesol 2006.
http://www.cetiom.fr/fileadmin/cetiom/regions/Ouest/publications/synthese_dossiers/2007/JPP_07_T_O_bilan_enq06_1.pdf

CETIOM. 2010. Enquête Cetiom sur les conduites de Tournesol en 2009.
URL : http://www.cetiom.fr/fileadmin/cetiom/regions/Est/2010/Manifestations/Enquete1_tournesol_2009-03-31.pdf

Charcosset, A. & A. Gallais, 2002. Application of markers in selection. In: *Molecular Markers in Plant Genetics and Biotechnology*, pp. 153–176.

Chapman, S.C. 2008. Use of crop models to understand genotype by environment interactions for drought in real-world and simulated plant breeding trials. *Euphytica* 161:195-208.

Chapman, S., Cooper, M., Hammer, G., 2002. Using crop simulation to generate genotype by environment interaction effects for sorghum in water-limited environments. *Australian Journal of Agricultural Research* 53 (4), 379–389.

Chapman, S., M. Cooper, D. Podlich, and G.L. Hammer. 2003. Evaluating plant breeding strategies by simulating gene action and dryland environment effects. *Agronomy Journal* 95 : 99-113.

Chapman, S.C., G.L. Hammer, and H. Meinke. 1993. A sunflower simulation model: I. Model development. *Agronomy Journal* 85:725-735.

Chenu, K., S. C. Chapman, G. L. Hammer, G. Mclean, H. Ben Haj Salah et al. 2008. Short-term responses of leaf growth rate to water deficit scale up to whole-plant and crop levels: an integrated modeling approach in maize. *Plant Cell Environ.* 31: 378–391.

- Chenu, K., Chapman, S. C., Tardieu, F., McLean, G., Welcker, C. & Hammer, G. L. 2009. Simulating the yield impacts of organ-level quantitative trait loci associated with drought response in maize: a 'gene-to-phenotype' modeling approach. *Genetics* 183, 1507–1523.
- Cheres, M.T., J.F. Miller, J.M. Crane, and S.J. Knapp. 2000. Genetic distance as a predictor of heterosis and hybrid performance within and between heterotic groups in sunflower. *Theor. Appl. Genet.* 100:889–894.
- Chervet B (1988) Étude agronomique et physiologique de la précocité chez le tournesol. Thèse d'université, Clermont-Ferrand, 147 p.
- Chervet, B., and F. Vear. 1989. Changes in Characteristics of Sunflower Seed and Capitula During Ripening. *Agronomie* 9:305-313.
- Chervet, B., and F. Vear. 1990. A Study of the Relations between Earliness in Sunflowers and Yield, Oil Content, Development and Morphology. *Agronomie* 10:51-56.
- Chimenti, C.A., and A.J. Hall. 2001. Grain number responses to temperature during floret differentiation in sunflower. *Field Crops Research* 72:177-184.
- Chimenti, C.A., J. Pearson, and A.J. Hall. 2002. Osmotic adjustment and yield maintenance under drought in sunflower. *Field Crops Research* 75:235-246.
- Clavel, D., Drame, N.K., Roy-Macauley, H., Braconnier, S., Laffray, D., 2005. Analysis of early responses to drought associated with field drought adaptation in four Sahelian groundnut (*Arachis hypogaea* L.) cultivars. *Environmental. Exp. Bot.* 54, 219-230.
- Collectif d'Auteurs. 2010. Changement climatique, agriculture et forêt en France : simulations d'impacts sur les principales espèces. Le livre vert du projet CLIMATOR (2007-2010). Nadine Brisson, Frederic Levraut, Editeurs.ADEME. 336p.
- Connor DJ, et Hall AJ. 1997. Sunflower physiology . In *Sunflower Technology and Production*. Schneiter AA (éd) ASA-CSSA-SSSA, Madison, Wisconsin, USA, pp. 113-182.
- Connor, D.J., and E. Fereres. 1999. A dynamic model of crop growth and partitioning of biomass. *Field Crops Research* 63:139-157.
- Connor, D.J., and T.R. Jones. 1985. Response of Sunflower to Strategies of Irrigation .2. Morphological and Physiological-Responses to Water-Stress. *Field Crops Research* 12:91-103.
- Connor, D.J., and V.O. Sadras. 1992. Physiology of Yield Expression in Sunflower. *Field Crops Research* 30:333-389.
- Connor, D.J., T.R. Jones, and J.A. Palta. 1985. Response of Sunflower to Strategies of Irrigation .1. Growth, Yield and the Efficiency of Water-Use. *Field Crops Research* 10:15-36.
- Cooper, M., and G. L. Hammer, 1996. *Plant Adaptation and Crop Improvement*. CAB International, International Rice Research Institute and the International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics, Wallingford, UK.
- Cooper, M., F. A. Van Eeuwijk, G. L. Hammer, D. W. Podlich and C. Messina, 2009. Modeling QTL for complex traits: detection and context for plant breeding. *Curr. Opin. Plant Biol.* 12: 231–240.

- Cox, W.J., and G.D. Jolliff. 1986. Growth and Yield of Sunflower and Soybean under Soil-Water Deficits. *Agronomy Journal* 78:226-230.
- CukadarOlmedo, B., and J.F. Miller. 1997. Inheritance of the stay green trait in sunflower. *Crop Science* 37:150-153.
- Dardanelli, J.L., O.A. Bachmeier, R. Sereno, and R. Gil. 1997. Rooting depth and soil water extraction patterns of different crops in a silty loam Haplustoll. *Field Crops Research* 54:29-38.
- de Reffye, P., Hu. B.-G. 2003. Relevant qualitative and quantitative choices for building an efficient dynamic plant growth model: Greenlab case, in: *Plant Growth Modeling and applications Proceedings – PMA03*, Jaeger Ed. International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and their Applications, October 13–16, 2003, Tsinghua University Press, Springer, Beijing, China, pp. 87–107.
- de Dorlodot, S., B. Forster, L. Pages, A. Price, R. Tuberosa, and X. Draye. 2007. Root system architecture: opportunities and constraints for genetic improvement of crops. *Trends in Plant Science* 12:474-481.
- de la Vega, A.J., A.J. Hall, and P.M. Kroonenberg. 2002. Investigating the physiological bases of predictable and unpredictable genotype by environment interactions using three-mode pattern analysis. *Field Crops Research* 78:165-183.
- Debaeke P., and A. Estragnat. 2009. Crop canopy indicators for the early prediction of phomopsis stem canker (*Diaporthe helianthi*) in sunflower, *Crop Protect.* 28 : 792–801.
- Debaeke P., M. Willaume, P. Casadebaig and J.M. Nolot. 2008. Raisonner le systèmes de culture en fonction de la disponibilité en eau. In *Carrefours de l’Innovation agronomique 2008 Productions végétales et sécheresse*. 6 juin 2008, Toulouse, France (INRA ed.). pp 19-35.
- Debaeke, P., Triboi, A. M., Vear, F., Lecoeur, J., 2004. Crop physiological determinants of yield in old and modern sunflower hybrids. In : Seiler, G. J. (Ed.), *Proceedings of 16th International Sunflower Conference*. Vol. 1. Fargo, North Dakota, USA., pp. 267–273.
- Debaeke, P., Estragnat, A. 2003. A simple model to interpret the effects of sunflower crop management on the occurrence and severity of a major fungal disease: phomopsis stem canker. *Field Crop Research*. 83: 139–155.
- Debaeke P., A. Estragnat and R. Reau. 2003. Influence of crop management on sunflower stem canker (*Diaporthe helianthi*), *Agronomie* 23: 581–592.
- Debaeke, P., Raffailac, D. 1996. Light interception as an indicator of leaf area index and risk of diseases in sunflower. *Helia* Volume: 19 Issue: 24: 1-16
- Dingkuhn, M., A.Y. Audebert, M.P. Jones, K. Etienne, and A. Sow. 1999. Control of stomatal conductance and leaf rolling in O-sativa and O-glaberrima upland rice. *Field Crops Research* 61:223-236.
- Dosio, G.A.A., H. Rey, J. Lecoeur, N.G. Izquierdo, L.A.N. Aguirrezabal, F. Tardieu, and O. Turc. 2003. A whole-plant analysis of the dynamics of expansion of individual leaves of two sunflower hybrids. *Journal of Experimental Botany* 54:2541-2552.

Dosio, G.A.A., L.A.N. Aguirrezabal, F.H. Andrade, and V.R. Pereyra. 2000. Solar radiation intercepted during seed filling and oil production in two sunflower hybrids. *Crop Science* 40:1637-1644.

Ecophyto 2018. http://agriculture.gouv.fr/IMG/pdf/PLAN_ECOPHYTO_2018.pdf

Edmeades, G.O., G.S. McMaster, J.W. White, and H. Campos. 2004. Genomics and the physiologist: bridging the gap between genes and crop response. *Field Crops Research* 90:5-18.

Egli, D.B. 2004. Seed-fill duration and yield of grain crops. *Advances in Agronomy*, Vol 83 83:243-279.

Egli, D.B., and D.B. Egli. 1998. Seed biology and the yield of grain crops. *Seed biology and the yield of grain crops* : ix+178p.

Evans, L.T. 1993. Crop evolution, adaptation and yield. *Crop evolution, adaptation and yield.* : xi + 500 pp.

Falconer, D.S., and T.F.C. Mackay. 1996. Introduction to quantitative genetics, p. xv + 464 pp. *Introduction to quantitative genetics.*

Farquar, G.D., K.T. Hubick, I. Terashima, A.G. Condon, and R.A. Richards. 1987. Genetic variation in the relationship between photosynthetic CO₂ assimilation rate and stomatal conductance to water loss. *Progress in photosynthesis research. Volume 4.* : 209-212.

Fereres, E., C. Gimenez, and J.M. Fernandez. 1986. Genetic-Variability in Sunflower Cultivars under Drought .1. Yield Relationships. *Australian Journal of Agricultural Research* 37:573-582.

Ferreira, A.M., and F.G. Abreu. 2001. Description of development, light interception and growth of sunflower at two sowing dates and two densities. *Mathematics and Computers in Simulation* 56:369-384.

Fick GN (1978) Sunflower breeding and genetics. In : Carter JF (ed) *Sunflower science and technology*. ASA, CSSA and SSSA, Madison, Wisconsin. Pp 279-327.

Fick G.N., and J.F. Miller. 1997. Sunflower breeding. In : Shneither AA (ed) *Sunflower technology and production*. ASA, CSSA and SSSA, Madison, Wisconsin. Pp 395-439.

Fisher R.A., 1930. – *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon Press. Oxford.

Flagella, Z., T. Rutonno, E. Tarantino, R.D. Caterina and A.D. Cario, 2002. Changes in seed yield and oil fatty acid composition of high oleic sunflower hybrids in relation to the sowing date and the water regime. *Euro. J. Agron.*, 17: 221-230.

Flenet, F., A. Bouniols, and C. Fiorini. 1994. Sunflower response to timing of water stress application. *Agricoltura Mediterranea* 124:95-105.

Flenet, F., A. Bouniols, and C. Saraiva. 1996a. Sunflower response to a range of soil water contents. *European Journal of Agronomy* 5:161-167.

Flenet, F., Debaeke, P., Casadebaig, P., 2008. Could a crop model be useful for improving sunflower crop management ?. *Proceedings of the 17th International Sunflower Conference Volume 1, Cordoba, Spain, 8-12 June 2008*, pp 13-28.

- Flenet, F., J.R. Kiniry, J.E. Board, M.E. Westgate, and D.C. Reicosky. 1996 b. Row spacing effects on light extinction coefficients of corn, sorghum, soybean, and sunflower. *Agronomy Journal* 88:185-190.
- Fonts, C., F.H. Andrade, M. Grondona, A. Hall, and A.J. Leon. 2008. Phenological characterisation of near-isogenic sunflower families bearing two QTLs for photoperiodic response. *Crop Science* 48:1579-1585.
- Gallais, A. 1992. Why Develop Synthetic Varieties. *Agronomie* 12:601-609.
- Gallais, A. 1993. La sélection assistée par marqueurs. In *Le Sélectionneur Français* n°43, pp. 43-62.
- Gimenez, C., and E. Fereres. 1986. Genetic-Variability in Sunflower Cultivars under Drought .2. Growth and Water Relations. *Australian Journal of Agricultural Research* 37:583-597.
- Gimenez, C., D.J. Connor, and F. Rueda. 1994. Canopy Development, Photosynthesis and Radiation-Use Efficiency in Sunflower in Response to Nitrogen. *Field Crops Research* 38:15-27.
- Gimenez, C., V.J. Mitchell, and D.W. Lawlor. 1992. Regulation of Photosynthetic Rate of 2 Sunflower Hybrids under Water-Stress. *Plant Physiology* 98:516-524.
- Gimeno, V., J.M. Fernandezmartinez, and E. Fereres. 1989. Winter Planting as a Means of Drought Escape in Sunflower. *Field Crops Research* 22:307-316.
- Goksoy, A.T., A.O. Demir, Z.M. Turan, and N. Dagustu. 2004. Responses of sunflower (*Helianthus annuus* L.) to full and limited irrigation at different growth stages. *Field Crops Research* 87:167-178.
- Gollan, T., J.B. Passioura, and R. Munns. 1986. Soil-Water Status Affects the Stomatal Conductance of Fully Turgid Wheat and Sunflower Leaves. *Australian Journal of Plant Physiology* 13:459-464.
- Goodman, A.M., and A.R. Ennos. 1998. Responses of the root systems of sunflower and maize to unidirectional stem flexure. *Annals of Botany* 82:347-357.
- Goyne, P.J., A.A. Schneiter, K.C. Cleary, R.A. Creelman, W.D. Stegmeier, and F.J. Wooding. 1989. Sunflower Genotype Response to Photoperiod and Temperature in Field Environments. *Agronomy Journal* 81:826-831.
- Goyne, P.J., and G.L. Hammer. 1982. Phenology of Sunflower Cultivars .2. Controlled-Environment Studies of Temperature and Photoperiod Effects. *Australian Journal of Agricultural Research* 33:251-261.
- Goyne, P.J., G.L. Hammer, and D.R. Woodruff. 1982. Phenology of Sunflower Cultivars .1. Classification of Responses. *Australian Journal of Agricultural Research* 33:243-250.
- Gnis. 2011. Le tournesol : Schemas de selection.
<http://www.gnis-pedagogie.org/pages/tournesol/selectiontns/intro.htm>
- Granier, C., and F. Tardieu. 1998. Is thermal time adequate for expressing the effects of temperature on sunflower leaf development? *Plant Cell and Environment* 21:695-703.
- Gregory PJ. 1994. Root growth and activity. In *Physiology and determination of crop yield*. ASA-CSSA-SSSA, Madison, Wisconsin, USA, pp. 55-85

- Gregory, P.J. 1996. Approaches to modelling the uptake of water and nutrients in agroforestry systems. *Agroforestry Systems* 34:51-65.
- Guilioni L., Radanielson A.M., Christophe A. , Lecoer, J., 2008. Root system and water extraction variability for sunflower hybrids. *Proceedings of the 17th International Sunflower Conference Volume 2, Cordoba, Spain, 8-12 June 2008*, pp 435-440.
- Guilioni, L., and J.P. Lhomme. 2006. Modelling the daily course of capitulum temperature in a sunflower canopy. *Agricultural and Forest Meteorology* 138:258-272.
- Hall., A.J. 2000. Sunflower Ecophysiology : some unresolved issues. 15th International Sunflower Conference. Toulouse, France 13- 15 juin 2000. OCL-Oléagineux, Corps Gras, Lipides Vol. 8 (1). 15-21.
- Hall, A.J., Chimenti, C.A., Vilella, F., Freier, G., 1985. Timing of water stress effects on yield components of sunflower. In : *Proceedings of the 11th International Sunflower Conference Mar del Plata, Argentina*, pp. 131–136.
- Hall, A.J., D.M. Whitfield, and D.J. Connor. 1990. Contribution of Preanthesis Assimilates to Grain-Filling in Irrigated and Water-Stressed Sunflower Crops .2. Estimates from a Carbon Budget. *Field Crops Research* 24:273-294.
- Hallauer, A.R. 2007. History, contribution, and future of quantitative genetics in plant breeding: Lessons from maize. *Crop Science* 47:S4-S19.
- Hammer, G.L., M.J. Kropff, T.R. Sinclair, and J.R. Porter. 2002. Future contributions of crop modelling - from heuristics and supporting decision making to understanding genetic regulation and aiding crop improvement. *European Journal of Agronomy* 18:15-31.
- Hammer, G.L., P.J. Goyne, and D.R. Woodruff. 1982. Phenology of Sunflower Cultivars. III. Models for prediction in Field Environments. *Australian Journal of Agricultural Research* 33 : 251-261.
- Hammer, G.L, Butler, D., Muchow, R., Meinke, H., 1996. Integrating physiological understanding and plant breeding via crop modelling and optimisation. In : Cooper,M., Hammer, G. (Eds.), *Plant adaptation and crop improvement*. CAB International, ICRISAT and IRRI, pp. 419–441.
- Herve, D., F. Fabre, E.F. Berrios, N. Leroux, G. Al Chaarani, C. Planchon, A. Sarrafi, and L. Gentzbittel. 2001. QTL analysis of photosynthesis and water status traits in sunflower (*Helianthus annuus* L.) under greenhouse conditions. *Journal of Experimental Botany* 52:1857-1864.
- Hoogenboom, G., J.W. White, and C.D. Messina. 2004. From genome to crop: integration through simulation modeling. *Field Crops Research* 90:145-163.
- Hoogenboom, G., J.W. White, J. AcostaGallegos, R.G. Gaudiel, J.R. Myers, and M.J. Silbernagel. 1997. Evaluation of a crop simulation model that incorporates gene action. *Agronomy Journal* 89:613-620.
- Horie, T. 1977. Simulation of sunflower growth. 1. Formulation and parametrization of dry matter production, leaf photosynthesis, respiration and partitioning of photosynthates. *Bulletin of the National Institute of Agricultural Sciences, A (Physics and Statistics)* : 45-70.
- Hsiao, T.C., and K.J. Bradford. 1983. Physiological consequences of cellular water deficits. Limitations to efficient water use in crop production : pp227-265.

- Hufstetler, E.V., Boerma, H.R., Carter, T.E., Earl, H.J., 2007. Genotypic variation for three physiological traits affecting drought tolerance in soybean. *Crop Sci.* 47:25-35.
- Iqbal, M., M.A. Ali, A. Abbas, M. Zulkiffal, M. Zeeshan, and H.A. Sadaqat. 2009. Genetic behavior and impact of various quantitative traits on oil contents in sunflower under waters stress conditions at productive phase. *Plant Omics* 2:70-77.
- Izquierdo, N.G., L.A.N. Aguirrezabal, F.H. Andrade, C. Geroudet, O. Valentinuz, and M. Pereyra Iraola. 2009. Intercepted solar radiation affects oil fatty acid composition in crop species. *Field Crops Research* 114:66-74.
- Jaafar, M.N., L.R. Stone, and D.E. Goodrum. 1993. Rooting Depth and Dry-Matter Development of Sunflower. *Agronomy Journal* 85:281-286.
- Jan, C.C. 1986. The inheritance of early maturity and short stature of a H.annuus line.p.13. In *Proceedings 9th Sunflower Research Workshop, Aberdeen, SD. 10 Dec 1986. Natl Sunflower Assoc., Bismark, ND.*
- Jeuffroy, M., Barbottin, A., Jones, J., Lecoecur, J., 2006. Working with Dynamic Crop Models : Evaluation, Analysis, Parameterization and Applications. Elsevier, Ch. Crop models with genotype parameters, pp. 281–307. 17, 21.
- Johnson, B.L., and R.A. Henson. 2000. Sunflower desiccation and plant drydown. p. 130–135. In *Proc. 22nd Sunflower Res. Workshop, Fargo, ND. 18–19 Jan. 2000. Natl. Sunflower Assoc., Bismarck, ND.*
- Jones CA, Bland WL, Ritchie JT, Williams JR. 1991. Simulation of root growth. *Agronomy Monograph* 31 : 91-123
- Jones, H.G. 1992. Plants and microclimate: a quantitative approach to environmental plant physiology. *Plants and microclimate: a quantitative approach to environmental plant physiology.* : 428 pp.
- Jones, M.M., and N.C. Turner. 1980. Osmotic Adjustment in Expanding and Fully Expanded Leaves of Sunflower in Response to Water Deficits. *Australian Journal of Plant Physiology* 7:181-192.
- Karam, F., Lahoud, R., Masaad, R., Kabalan, R., Breidi, J., Chalita, C., Rouphael, Y., 2007. Evapotranspiration, seed yield and water use efficiency of drip irrigated sunflower under full and deficit irrigation conditions. *Agric. Water. Management.* 90, 213-223.
- Kaya, Y., D. Baltensperger, L. Nelson, and J. Miller. 2004. Maturity grouping in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Helia* 27 (40): 257-269.
- Keating, B.A., P.S. Carberry, G.L. Hammer, M.E. Probert, M.J. Robertson, D. Holzworth, N.I. Huth, J.N.G. Hargreaves, H. Meinke, Z. Hochman, G. McLean, K. Verburg, V. Snow, J.P. Dimes, M. Silburn, E. Wang, S. Brown, K.L. Bristow, S. Asseng, S. Chapman, R.L. McCown, D.M. Freebairn, and C.J. Smith. 2003. An overview of APSIM, a model designed for farming systems simulation. *European Journal of Agronomy* 18:267-288.
- Kempton, R.A., and P.N. Fox. 1997. *Statistical methods for plant variety evaluation* Chapman & Hall, London.
- Knapp, S.J. 1998. Marker-assisted selection as a strategy for increasing the probability of selecting superior genotypes. *Crop Science* 38:1164-1174.

- Kole, S., and K. Gupta. 1982. The Timing of Physiological Maturity of Seeds of Sunflower - Evaluation through Multiple Tests. *Seed Science and Technology* 10:457-467.
- Kraakman, A.T.W., R.E. Niks, P.M.M.M. Van den Berg, P. Stam, and F.A. Van Eeuwijk. 2004. Linkage Disequilibrium Mapping of Yield and Yield Stability in Modern Spring Barley Cultivars. *Genetics* 168:435-446.
- Lambers H, Chapin III FS, Pons TL. 2006. *Plant Physiological Ecology*. Springer, New-York, USA. 540p.
- Lambrides, C.J., S.C. Chapman, and R. Shorter. 2004. Genetic variation for carbon isotope discrimination in sunflower: Association with transpiration efficiency and evidence for cytoplasmic inheritance. *Crop Science* 44:1642-1653.
- Lande, R., and R. Thompson. 1990. Efficiency of Marker-Assisted Selection in the Improvement of Quantitative Traits. *Genetics* 124:743-756.
- Landsberg, J.J. 1977. Effects of weather on plant development. Environmental effects on crop physiology. Proceedings of a symposium held at Long Ashton Research Station, University of Bristol 13-16 April 1975. pp : 289-307.
- Larson, T.D., B.L. Johnson, and R.A. Henson. 2008. Comparison of stay-green and conventional sunflower desiccation in the northern Great Plains. *Agronomy Journal* 100:1124-1129.
- Lawn, R.J., and B.C. Imrie. 1991. Crop Improvement for Tropical and Subtropical Australia - Designing Plants for Difficult Climates. *Field Crops Research* 26:113-139.
- Lawn, R.J., and B.C. Imrie. 1994. Exploiting physiology in crop improvement: matching genotypes to the environment. *Crop Physiology Abstracts* 20:467-476.
- Leclercq, P.1969. Une stérilité cytoplasmique chez le tournesol. In *Annale de l'Amélioration des Plantes*.19 : 99- 106.
- Lecoecur, J. 2001. Potentiels de rendement du tournesol : Intérêt des modèles écophysologiques pour le diagnostic agronomique. In "Les Rencontres Annuelles du CETIOM" (CETIOM, ed.), pp. 4 p, Paris, France.
- Lecoecur, J., and T.R., Sinclair. 2001. Analysis of nitrogen partitioning in field pea resulting in linear increase in nitrogen harvest index. *Field Crops Research* 71 (3), 151–158.
- Lecoecur, J., and T.R Sinclair. 1996. Field pea transpiration and leaf growth in response to soil water deficit. *Crop Sci.* 36, 331–335.
- Lecoecur, J., and B. Ney. 2003. Change with time in potential radiation-use efficiency in field pea. *European Journal of Agronomy* 19:91-105.
- Lecoecur, J., and L. Guilioni. 1998. Rate of leaf production in response to soil water deficits in field pea. *Field Crops Research* 57:319-328.
- Lecoecur, J., Wery, J., and Turc, O., 1992. Osmotic adjustment as a mechanism of dehydration postponement in chickpea (*Cicer arietinum* L.) leaves. *Plant Soil* 144, 177-189.

- Lecoœur J, Poiré-Lassus R, Christophe A., and Guilioni L. 2008. SUNFLO : A joint phenotyping and modelling approach to analyse and predict differences in yield potential of sunflower genotypes. Proceedings of the 17th International Sunflower Conference Cordoba, Spain, 8-12 June 2008. Volume 2, pp 429-434.
- Lecoœur J., Poire-Lassus R., Christophe A., Pallas B., Casadebaig P., Debaeke P., Vear F., Guilioni L. 2011. Quantifying physiological determinants of genetic variation for yield potential in sunflower. SUNFLO: a model-based analysis. *Functional Plant Biology*. Volume: 38 Issue: 3: 246-259
- Lecompte, F., H. Ozier-Lafontaine, and L. Pages. 2001. The relationships between static and dynamic variables in the description of root growth. Consequences for field interpretation of rooting variability. *Plant and Soil* 236:19-31.
- Ledeunff, Y., and Z. Rachidian. 1988. Interruption of Water Delivery at Physiological Maturity Is Essential for Seed Development, Germination and Seedling Growth in Pea (*Pisum-Sativum-L.*). *Journal of Experimental Botany* 39:1221-1230.
- Leon, A.J., F.H. Andrade, and M. Lee. 2000. Genetic mapping of factors affecting quantitative variation for flowering in sunflower. *Crop Science* 40:404-407.
- Leon, A.J., M. Lee, and F.H. Andrade. 2001. Quantitative trait loci for growing degree days to flowering and photoperiod response in sunflower (*Helianthus annuus L.*). *Theoretical and Applied Genetics* 102:497-503.
- Lepagedegivry, M.T., P. Barthe, and G. Garelo. 1990. Involvement of Endogenous Abscisic-Acid in Onset and Release of *Helianthus-Annus* Embryo Dormancy. *Plant Physiology* 92:1164-1168.
- Lizaso, J.I., W.D. Batchelor, and M.E. Westgate. 2003. A leaf area model to simulate cultivar-specific expansion and senescence of maize leaves. *Field Crops Research* 80:1-17.
- Lush J.L., 1937, 1943, 1945. – *Animal Breeding Plans*. Iowa State College Press, Ames, Iowa.
- Lynch J. 1995. Root architecture and plant productivity. *Plant physiology* 109 : 7-13
- Lynch, M., Walsh, B., 1997. *Genetics and analysis of quantitative traits*, p. xvi + 980 pp. Genetics and analysis of quantitative traits.
- Maddonni, G.A., M.E. Otegui, and A.G. Cirilo. 2001. Plant population density, row spacing and hybrid effects on maize canopy architecture and light attenuation. *Field Crops Research* 71:183-193.
- Marc, J., and J.H. Palmer. 1981. Photoperiodic Sensitivity of Inflorescence Initiation and Development in Sunflower. *Field Crops Research* 4:155-164.
- Maury, P., M. Berger, F. Mojayad, and C. Planchon. 2000. Leaf water characteristics and drought acclimation in sunflower genotypes. *Plant and Soil* 223:153-160.
- Mavromatis, T., K.J. Boote, J.W. Jones, A. Irmak, D. Shinde, and G. Hoogenboom. 2001. Developing genetic coefficients for crop simulation models with data from crop performance trials. *Crop Science* 41:40-51.
- Manschadi A, J. Chrisptopher, P. deVoil, and G. Hammer. 2006. The role of root architectural traits in adaptation of wheat to water limited environments. *Functional Plant Biology* 33, 823-837.

- McDonough, C.M., C.D. Floyd, R.D. Waniska, and L.W. Rooney. 2004. Effect of accelerated aging on maize, sorghum, and sorghum meal. *Journal of Cereal Science* 39:351-361.
- Meinke, H., Hammer, G.L., Chapman, S.C., 1993a. A sunflower simulation model: II. Simulating production risks in a variable sub-tropical environment. *Agron. J.* 85,735-742.
- Meinke, H., Hammer, G.L., Want, P., 1993b. Potential soil water extraction by sunflower on a range of soils. *Field Crops Res.* 32, 59-81.
- Mercau, J.L., V.O. Sadras, E.H. Satorre, C. Messina, C. Balbi, M. Uribelarrea, and A.J. Hall. 2001. On-farm assessment of regional and seasonal variation in sunflower yield in Argentina. *Agricultural Systems* 67:83-103.
- Merrien, A., Grandin, G., 1990. Comportement hydrique du tournesol, Le tournesol et l'eau : adaptation à la sécheresse, réponse à l'irrigation. *Points science du CETIOM, Paris.* 154p
- Merrien, A., R. Blanchet, and N. Gelfi. 1981. Relationships between Water-Supply, Leaf-Area Development and Survival, and Production in Sunflower (*Helianthus-Annus L.*). *Agronomie* 1:917-922.
- Merrien, A., R. Blanchet, and N. Gelfi. 1983. Effect of Source-Sink Relationships and of Intraspecific Competition on Net Assimilation During the Development Cycle of Sunflower. *Agronomie* 3:1045-1051.
- Merrien, A., R. Blanchet, N. Gelfi, J.P. Rellier, and M. Rollier. 1982. Pathways of yield elaboration in sunflower under various water stresses. *Proceedings. 10th International Sunflower Conference [Kochman, J.K. (Co-ordinator)]* : 11-14.
- Merrill, S.D., D.L. Tanaka, and J.D. Hanson. 2002. Root length growth of eight crop species in Haplustoll soils. *Soil Science Society of America Journal* 66:913-923.
- Messina, C.D., J.W. Jones, K.J. Boote, and C.E. Vallejos. 2006. A gene-based model to simulate soybean development and yield responses to environment. *Crop Science* 46:456-466.
- Mestries, E., L. Gentzbittel, D.T. de Labrouhe, P. Nicolas, and F. Vear. 1998. Analyses of quantitative trait loci associated with resistance to *Sclerotinia sclerotiorum* in sunflowers (*Helianthus annuus L.*) using molecular markers. *Molecular Breeding* 4:215-226.
- Miller J.F, and G.N. Fick. 1997. The genetics of sunflower. In : Shneither AA (ed) *Sunflower technology and production.* ASA, CSSA and SSSA, Madison, Wisconsin. Pp 441-495.
- Miller, J.F., J.J. Hammond, and W.W. Roath. 1980. Comparison of Inbred Vs Single-Cross Testers and Estimation of Genetic-Effects in Sunflower. *Crop Science* 20:703-706.
- Mishra, D.K., and D. Roy. 2005. Study of gene action in the population of sunflower (*Helianthus annuus L.*). *Crop Improvement* 32:178-181.
- Mitchell, J.H., S. Fukai, and M. Cooper. 1996. Influence of phenology on grain yield variation among barley cultivars grown under terminal drought. *Australian Journal of Agricultural Research* 47:757-774.
- Mojayad, F., and C. Planchon. 1994. Stomatal and Photosynthetic Adjustment to Water-Deficit as the Expression of Heterosis in Sunflower. *Crop Science* 34:103-107.

- Monteith, J.L. 1977. Climate and Efficiency of Crop Production in Britain. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 281:277-294.
- Monteith, J.L. 1994. Resource capture by crops. *Resource capture by crops*. : x + 469 pp.
- Moreau, L., A. Charcosset, and A. Gallais. 2004. Experimental evaluation of several cycles of marker-assisted selection in maize. *Euphytica* 137:111-118.
- Moriondo M., S. Orlandina and F. J. Villalobos. 2003. Modelling compensatory effects of defoliation on leaf area growth and biomass of sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Eur. J. Agron.* 19: 161–171.
- Morizet, J., Merrien, A., 1990. Le Tournesol et l'eau. CETIOM, Ch. Principaux traits du comportement hydrique du tournesol, pp. 7–20. 51.
- Mumford., Z. J., Mumford, J. B. C., Campbell, G. S.,2009. Is the Soil Water Potential at Permanent Wilt Really 15 Bars?. In ASA-CSSA-SSSA 2009 International annual Meeting, Pittsburgh, USA, 1-9 November 2009.
- Nedeljkovic, S. ; Stanojevic, D. and D. Jovanovic. 1992. Mode of inheritance of some leaf area parameters in F 1 sunflower. In *Proceedings of the 13th International Sunflower Conference Volume 2, Pisa, Italy, 7-11 September 1992*. Pages: 1168-1172 .
- Nielsen, D.C. 1998. Comparison of three alternative oilseed crops for the central Great Plains. *J. Prod. Agric.* 11:336-341.
- OECD-FAO. 2009. Organization for Economic and Co operation Development. Food and Agriculture Organisation of the United Nations Organisation. 2009. OECD-FAO Agricultural Outlook 2009-2018. URL : [http:// www.fao.org/es/esc/common/ecg/599/en/OECD_Highlights.pdf](http://www.fao.org/es/esc/common/ecg/599/en/OECD_Highlights.pdf)
- OLEOSEM. 2007. Conférence de presse Tournesol du 9 Janvier 2007. 17p www.prolea.com/.../extranet/fichiers/thematique/filiere/actualites/communiques/
- Olmedo, B and J.F. Miller. 1993. Evaluation of seed moisture content among different sunflower hybrids. pp 114-118. In *Proc.15th Sunflower research Workshop, Fargo, ND. 14-15 January*. Natl. Sunflower Assoc., Bismark, ND.
- Passioura, J. 2006. Increasing crop productivity when water is scarce - from breeding to field management. *Agricultural Water Management* 80:176-196.
- Passioura, J.B. 1996. Drought and drought tolerance. *Plant Growth Regulation* 20:79-83.
- Paul MJ, Lawlor DW, Driscoll SP (1990) The effect of temperature on photosynthesis and carbon fluxes in sunflower and rape. *Journal of Experimental Botany.* 41: 547–555.
- Pereira, M.L., N. Trapani, and V.O. Sadras. 1999 b. Genetic improvement of sunflower in Argentina between 1930 and 1995 II. Phenological development, growth and source-sink relationship. *Field Crops Research* 63:247-254.
- Pereira, M.L., N. Trapani, and V.O. Sadras. 2000. Genetic improvement of sunflower in Argentina between 1930 and 1995 - Part III. Dry matter partitioning and grain composition. *Field Crops Research* 67:215-221.

- Pereira, M.L., V.O. Sadras, and N. Trapani. 1999a. Genetic improvement of sunflower in Argentina between 1930 and 1995. I. Yield and its components. *Field Crops Research* 62:157-166.
- Pierret, A., C. Doussan, and L. Pages. 2006. Spatio-temporal variations in axial conductance of primary and first-order lateral roots of a maize crop as predicted by a model of the hydraulic architecture of root systems. *Plant and Soil* 282:117-126.
- Piquemal M, Cavalié G, Poeydomenge O, Botella-Brandibas A (1990) Activité métabolique et translocation chez le tournesol soumis à un stress hydrique. In *Le tournesol et l'eau* (eds. R. Blanchet & A. Merrien), pp. 32–44. Cetiom Pub., Paris.
- Ploschuk, E.L., and A.J. Hall. 1995. Capitulum position in sunflower affects grain temperature and duration of grain filling. *Field Crops Research* 44:111-117.
- Poire-Lassus, R., 2005. Analyse et modélisation de la variabilité phénotypique du rendement en graine dans un panel de 26 génotypes de tournesol : intérêts et apports des modèles biophysiques. DEA développement et adaptation des plantes : biologie moléculaire et intégrative, Université de Montpellier II, ENSA-M. 23, 85, 132.
- Poneleit, C.G., D.B. Egli, and D.A. Reicosky. 1979. Heritability of effective filling period and associated characters in maize. *Agronomy abstracts*.:72.
- Poormohammad Kiani S., Talia P., Maury P., Grieu P., Heinz R., Perrault A., Nishinakamasu V., Hopp E., Gentzbittel L., Paniago N., Sarrafi A., 2007. Genetic analysis of plant water status and osmotic adjustment in recombinant inbred lines of sunflower under two water treatments. *Plant Science* 172, 773-787.
- PROLEA. 2009. Statistiques des oléagineux et des protéagineux. Huiles et protéines végétales 2008-2009. URL :http://www.prolea.com/fileadmin/extranet/Publications/2009_PROLEA.pdf
- R Development Core Team,2008. R : A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Radanielson, M., 2007. Variabilité génotypique du développement racinaire : conséquences sur la ressource hydrique de variétés de tournesol cultivés. Mémoire de Master BGAE, Université de Montpellier II.
- Radanielson A.M., Christophe A., Guilioni L., Lecoœur J. 2011. Water extraction variability to screen well adapted sunflower genotypes to limited soil water conditions. *Functional Plant Biology*. In press.
- Ratliff, L.F., J.T. Ritchie, and D.K. Cassel. 1983. Field-Measured Limits of Soil-Water Availability as Related to Laboratory-Measured Properties. *Soil Science Society of America Journal* 47:770-775.
- Rauf, S., Sadaqat, H.A., Khan, I.A., Ahmed, R., 2009. Genetic analysis of leaf hydraulics in sunflower (*Helianthus annuus* L.) under drought stress. *Plant. Soil. Env.* 55,62-69.
- Raven PH, Evert RF, et Eichhorn SE.1999. *Biology of plants* . Sixth edition W.H. Freeman and Company, New-York, USA, 944p.
- Rawson, H.M., and G.A. Constable. 1980. Carbon Production of Sunflower Cultivars in Field and Controlled Environments .1. Photosynthesis and Transpiration of Leaves, Stems and Heads. *Australian Journal of Plant Physiology* 7:555-573.

Rawson, H.M., and J.H. Hindmarsh. 1982. Effects of Temperature on Leaf Expansion in Sunflower. *Australian Journal of Plant Physiology* 9:209-219.

Rey, H., 2003. Utilisation de la modélisation 3D pour l'analyse et la simulation du développement et de la croissance végétative d'une plante de tournesol en conditions environnementales fluctuantes (température et rayonnement). Ph.D. thesis, École Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier, spécialité sciences agronomiques, CIRAD-AMAP / INRA - LEPSE.

Rey, H., Dauzat, J., Chenu, K., Barczy, J.F., Dosio, G.A.A., Lecoeur, J., 2008. Using a 3-D virtual sunflower to simulate light capture at organ, plant and plot levels: contribution of organ interception, impact of heliotropism and analysis of genotypic differences. *Annals of Botany*. 101:1139–1152.

Reymond, M., Muller, B., Leonardi, A., Charcosset, A., Tardieu, F., 2003. Combining quantitative trait loci analysis and an ecophysiological model to analyze the genetic variability of the responses of maize leaf growth to temperature and water deficit. *Plant Physiol.* 131, 664–675.

Reynolds, M.P., Mujeeb-Kazi, A. and Sawkins, M., 2005. Prospects for utilising plant-adaptive mechanisms to improve wheat and other crops in drought- and salinity-prone environments. *Annals of Applied Biology*, 146 (2), 239-259.

Richards, R.A. 2006. Physiological traits used in the breeding of new cultivars for water-scarce environments. *Agricultural Water Management* 80:197-211.

Richards, R.A., C. Lopezcastaneda, H. Gomezmacpherson, and A.G. Condon. 1993. Improving the Efficiency of Water-Use by Plant-Breeding and Molecular-Biology. *Irrigation Science* 14:93-104.

Ritchie, J.T., and D.S. NeSmith. 1991. Temperature and crop development. *Modeling plant and soil systems*. : 5-29.

Rivero, R.M., M. Kojima, A. Gepstein, H. Sakakibara, R. Mittler, S. Gepstein, and E. Blumwald. 2007. Delayed leaf senescence induces extreme drought tolerance in a flowering plant. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104:19631-19636.

Roath, W.W., J.J., Hammond, and J.F. Miller. 1982. Genetic effects of day to flowering in sunflower (*Helianthus annuus* L.) under short day regime. p 247-249. In Proc. 10th International Sunflower Conference, Surfers Paradise, Australia. 14-18 Mar. 1982. Int. Sunflower Assoc. Paris, France.

Rodriguez, D., and V.O. Sadras. 2007. The limit to wheat water-use efficiency in eastern Australia. I. Gradients in the radiation environment and atmospheric demand. *Australian Journal of Agricultural Research* 58:287-302.

Rondanini, D., A. Mantese, R. Savin, and A.J. Hall. 2006. Responses of sunflower yield and grain quality to alternating day/night high temperature regimes during grain filling: Effects of timing, duration and intensity of exposure to stress. *Field Crops Research* 96:48-62.

Rondanini, D., R. Savin, and A.J. Hall. 2003. Dynamics of fruit growth and oil quality of sunflower (*Helianthus annuus* L.) exposed to brief intervals of high temperature during grain filling. *Field Crops Research* 83:79-90.

Rondanini, D.P., A.I. Mantese, R. Savin, and A.J. Hall. 2009. Water content dynamics of achene, pericarp and embryo in sunflower: associations with achene potential size and dry-down. *European Journal of Agronomy* 30:53-62.

- Rondanini, D.P., R. Savin, and A.J. Hall. 2007. Estimation of physiological maturity in sunflower as a function/of fruit water concentration. *European Journal of Agronomy* 26:295-309.
- Rosenthal, W.D., and R.L. Vanderlip. 2004. Simulation of individual leaf areas in grain sorghum. *Agronomie* 24:493-501.
- Rosenzweig, C., D. Karoly, M. Vicarelli, P. Neofotis, Q.G. Wu, G. Casassa, A. Menzel, T.L. Root, N. Estrella, B. Seguin, P. Tryjanowski, C.Z. Liu, S. Rawlins, and A. Imeson. 2008. Attributing physical and biological impacts to anthropogenic climate change. *Nature* 453:353-U20.
- Rousseaux, M.C., A.J. Hall, and R.A. Sanchez. 1996. Far-red enrichment and photosynthetically active radiation level influence leaf senescence in field-grown sunflower. *Physiologia Plantarum* 96:217-224.
- Rousseaux, M.C., A.J. Hall, and R.A. Sanchez. 2000. Basal leaf senescence in a sunflower (*Helianthus annuus*) canopy: responses to increased R/FR ratio. *Physiologia Plantarum* 110:477-482.
- Ruiz, R.A., and G.A. Maddonni. 2006. Sunflower seed weight and oil concentration under different post-flowering source-sink ratios. *Crop Science* 46:671-680.
- Russel, W.A. 1953. A study of inter-relationships of seed yield, oil content, and other agronomic characters with sunflower inbred lines and their top crosses. *Canadian Journal Agricultural Science*, 33, 291-314.
- Sachs, T. 2006. The plasticity of organ size and anatomy. *Israel Journal of Plant Sciences* 54:257-264.
- Sadras, V., D. Roget, and G. O'Leary. 2002. On-farm assessment of environmental and management factors influencing wheat grain quality in the Mallee. *Australian Journal of Agricultural Research* 53:811-820.
- Sadras, V.O., A.J. Hall, and D.J. Connor. 1993. Light-Associated Nitrogen Distribution Profile in Flowering Canopies of Sunflower (*Helianthus-Annus L*) Altered During Grain-Growth. *Oecologia* 95:488-494.
- Sadras, V.O., A.J. Hall, N. Trapani, and F. Vilella. 1989. Dynamics of Rooting and Root-Length - Leaf-Area Relationships as Affected by Plant-Population in Sunflower Crops. *Field Crops Research* 22:45-57.
- Sadras, V.O., and D.J. Connor. 1991. Physiological-Basis of the Response of Harvest Index to the Fraction of Water Transpired after Anthesis - a Simple-Model to Estimate Harvest Index for Determinate Species. *Field Crops Research* 26:227-239.
- Sadras, V.O., and F.J. Villalobos. 1993. Floral Initiation, Leaf Initiation and Leaf Appearance in Sunflower. *Field Crops Research* 33:449-457.
- Sadras, V.O., and F.J. Villalobos. 1994. Physiological characteristics related to yield improvement in sunflower (*Helianthus annuus L.*). *Genetic improvement of field crops.* : 287-320.
- Sadras, V.O., and P.A. Calvino. 2001. Quantification of grain yield response to soil depth in soybean, maize, sunflower, and wheat. *Agronomy Journal* 93:577-583.
- Sadras, V.O., and S.P. Milroy. 1996. Soil-water thresholds for the responses of leaf expansion and gas exchange: A review. *Field Crops Research* 47:253-266.

- Sadras, V.O., L. Echarte, and F.H. Andrade. 2000. Profiles of leaf senescence during reproductive growth of sunflower and maize. *Annals of Botany* 85:187-195.
- Sadras, V.O., M.P. Reynolds, A.J. de la Vega, P.R. Petrie, and R. Robinson. 2009. Phenotypic plasticity of yield and phenology in wheat, sunflower and grapevine. *Field Crops Research* 110:242-250.
- Sadras, V.O., Whitfield, D.M., Connor, D.J., 1991. Regulation of Evapotranspiration, and Its Partitioning between Transpiration and Soil Evaporation by Sunflower Crops - a Comparison between Hybrids of Different Stature. *Field Crops Res.* 28, 17-37.
- Sarr, B., M. Lecoecur, and P. Clouvel. 2004. Irrigation scheduling of confectionery groundnut (*Arachis hypogaea* L.) in Senegal using a simple water balance model. *Agricultural Water Management* 67:201-220.
- Schneiter, A.A. 1992. Production of Semidwarf and Dwarf Sunflower in the Northern Great-Plains of the United-States. *Field Crops Research* 30:391-401.
- Schneiter, A.A., and J.F. Miller. 1981. Description of Sunflower Growth-Stages. *Crop Science* 21:901-903.
- Seiler GJ. 1997. Anatomy and morphology of Sunflower. *Sunflower Technology and Production. Agronomy Monograph* 35: 67-111
- Shabana, R.1990. Performance of a new synthetic sunflower stock developed from local and introduced germplasm and further improvement via population improvement method. *Helia* 13 : 11-16.
- Sinclair, T.R., 2005. Theoretical analysis of soil and plant traits influencing daily plant water flux on drying soils. *Agron. J.* 97, 1148–1152.
- Sinclair, T., 1994. Limits to crop yield ? In : Boote, K., Bennett, J., Sinclair, T., Paulsen, G. (Eds.), *Physiology and Determinations of Crop Yield*. Am. Soc. Agron., Madison, WI., pp. 509–532.
- Sinclair, T., Horie, T., 1989. Leaf nitrogen, photosynthesis, and crop radiation use efficiency: a review. *Crop Science* 29 (1), 90–98.
- Sinclair, T.R., and N.G. Seligman. 1996. Crop modeling: From infancy to maturity. *Agronomy Journal* 88:698-704.
- Sinclair, T.R., Muchow, R.C., 2001. System analysis of plant traits to increase grain yield on limited water supplies. *Agron. J.* 93, 263–270.
- Sinclair, T.R., and R.C. Muchow. 1999. Radiation use efficiency. *Advances in Agronomy*, Vol 65 65:215-265.
- Sinclair, T.R., Ludlow M.M., 1986. Influence of soil water supply on the plant water balance of four tropical grain legumes. *Austr. J. Plant. Physiol.* 13, 329-341.
- Slafer, G.A., and H.M. Rawson. 1995. Photoperiod X temperature interactions in contrasting wheat genotypes: Time to heading and final leaf number. *Field Crops Research* 44:73-83.
- Squire, G.R. 1990. Effects of Changes in Climate and Physiology around the Dry Limits of Agriculture in the Tropics. *Climatic Change and Plant Genetic Resources* : 116-147.

- Steele, K.A., A.H. Price, H.E. Shashidhar, and J.R. Witcombe. 2006. Marker-assisted selection to introgress rice QTLs controlling root traits into an Indian upland rice variety. *Theoretical and Applied Genetics* 112:208-221.
- Stoenescu F (1974) Genetics. In. Vranceanu, A.V. (ed) Floarea-soarelui. Editura Academiei Republicii Socialiste,Romania, Bucuresti. P.92-125
- Stone, L.R., D.E. Goodrum, M.N. Jaafar, and A.H. Khan. 2001. Rooting front and water depletion depths in grain sorghum and sunflower. *Agronomy Journal* 93:1105-1110.
- Stone, P., Nicolas, M., 1995. Effect of timing of heat stress during grain filling on two wheat varieties differing in heat tolerance. I. Grain growth. *Aust. J. Plant Physiol.* 22, 927–934.
- Subbarao, G.V., Chauhan, Y.S., Johansen, C., 2000. Patterns of osmotic adjustment in pigeonpea-its importance as a mechanism of drought resistance. *Eur. J. Agron.* 12, 239-249.
- Tardieu, F., 2003. Virtual plants : modelling as a tool for the genomics of tolerance to water deficit. *Trends in Plant Science* 8 (1), 9–14.
- Tang, S., J.K. Yu, M.B. Slabaugh, D.K. Shintani, and S.J. Knapp. 2002. Simple sequence repeat map of the sunflower genome. *Theoretical and Applied Genetics* 105:1124-1136.
- Tasma, I.M., and R.C. Shoemaker. 2003. Mapping flowering time gene homologs in soybean and their association with maturity (E) loci. *Crop Science* 43:319-328.
- Tasma, I.M., L.L. Lorenzen, D.E. Green, and R.C. Shoemaker. 2001. Mapping genetic loci for flowering time, maturity, and photoperiod insensitivity in soybean. *Molecular Breeding* 8:25-35.
- Thomison, P.R., A.B. Geyer, and B.L. Bishop. 2001. Field drying of TopCross high-oil corn grain. *Agronomy Journal* 93:797-801.
- Thompson, A.P., and D. Dougherty. 1998. A system to classify sunflower hybrids according to PM. Sunflower Research Workshop, Fargo, ND. 15–16 Jan. 1996. *Natl. Sunflower Assoc.*, Bismarck, ND.
- Trapani, N., A.J. Hall, and F.J. Villalobos. 1994. Preanthesis Partitioning of Dry-Matter in Sunflower (*Helianthus-Annuus L*) Crops. *Field Crops Research* 37:235-246.
- Trapani, N., A.J. Hall, V.O. Sadras, and F. Vilella. 1992. Ontogenic Changes in Radiation Use Efficiency of Sunflower (*Helianthus-Annuus L*) Crops. *Field Crops Research* 29:301-316.
- Trapani, N., and A.J. Hall. 1996. Effects of leaf position and nitrogen supply on the expansion of leaves of field grown sunflower (*Helianthus annuus L*). *Plant and Soil* 184:331-340.
- Trethowan, R.M. and Reynolds, M.P., 2006. Drought resistance: genetic approaches for improving productivity under stress. In: *Proceedings of the 7th International Wheat Conference, Mar del Plata, Argentina, November 27-December 2, 2005.*
- Triboi A.-M, Messaoud J, Debaeke P, Lecoeur J, and Vear F. 2004. Heredity of sunflower leaf characters useable as yield predictors. In "Proceedings 16th International Sunflower Conference" (ISA, ed.), Vol. 2, pp. 517-523, Fargo, ND, USA.
- Triboi, E., and A.M. Triboi-Blondel. 2002. Productivity and grain or seed composition: a new approach to an old problem - invited paper. *European Journal of Agronomy* 16:163-186.

- USDA-FAS. 2010. United States Department of Agriculture Foreign Agricultural Service. Circular Series FOP 6-10 June 2010. URL : <http://www.fas.usda.gov/psdonline/circulars/oilseeds.pdf>
- Varletgrancher, C., G. Gosse, M. Chartier, H. Sinoquet, R. Bonhomme, and J.M. Allirand. 1989. Solar-Radiation Absorbed or Intercepted by a Crop. *Agronomie* 9:419-439.
- Vear, F. 1992. Sunflower. *Amelioration des especes vegetales cultivees : objectifs et criteres de selection.*:146-160, 219-220.
- Vear, F., H. Bony, G. Joubert, D.T. de Labrouhe, I. Pauchet, and X. Pinochet. 2003. 30 years of sunflower breeding in France. *Ocl-Oleagineux Corps Gras Lipides* 10:66-73.
- Vear, F., Triboi, A. M., Lecoœur, J., Vincourt, P. and P., Debaeke. 2010. The possibilities of selection for grain yield of sunflower by morphological traits and architecture. *OCL - Oleagineux, Corps Gras, Lipides*. 17(3),139-142.
- Venkateswarlu, V., P.S. Reddy, and D.V.M. Rao. 1980. Heritability studies in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Sunflower Newsletter* 4:10-11.
- Villalobos, F.J., and J.T. Ritchie. 1992. The Effect of Temperature on Leaf Emergence Rates of Sunflower Genotypes. *Field Crops Research* 29:37-46.
- Villalobos, F.J., A.J. Hall, J.T. Ritchie, and F. Orgaz. 1996. OILCROP-SUN: A development, growth, and yield model of the sunflower crop. *Agronomy Journal* 88:403-415.
- Villalobos, F.J., V.O. Sadras, A. Soriano, and E. Fereres. 1994. Planting density effects on dry matter partitioning and productivity of sunflower hybrids. *Field Crops Research* 36:1-11.
- Vrebalov, T. 1975. Studies of the ecological adaptability of the genetically stable inbred lines and the existing varieties of sunflower from the aspect of yield, oil content and disease resistance. *Res.Rep., Grant FG-YU-225. Institute of Agricultural Research, Novi Sad, Yugoslavia.*
- Vranceanu, A.V., and M.J. Pacureanu. 1995. Evaluation of an international set of sunflower hybrids in relation to broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) resistance. *Romanian Agricultural Research* : 19-24.
- Vranceanu, A.V., F. Stoenescu, M. Iliescu, and N. Pirvu. 1974. Breeding sunflowers for resistance to mildew (*Plasmopara helianthi* Novot). *Bulletin de l'Academie des Sciences Agricoles et Forestieres, Romania*:11-15.
- Wallach, D., Makowski, D., and Jones, J. *Working with Dynamic Crop Models : Evaluation, Analysis, Parameterization and Application.* Elsevier, 2006.
- Wang, Z., Reddy, V.R., Quebedeaux, B., 1997. Growth and photosynthetic responses of soybean to short-term cold temperature. *Environmental and Experimental Botany*.37:13-14.
- Wang, E., M.J. Robertson, G.L. Hammer, P.S. Carberry, D. Holzworth, H. Meinke, S.C. Chapman, J.N.G. Hargreaves, N.I. Huth, and G. McLean. 2002. Development of a generic crop model template in the cropping system model APSIM. *European Journal of Agronomy* 18:121-140.
- Wang, B., J. Wu, J. Ding, and Z. Xi. 2009a. Map integration of QTLs for grain yield and its related traits in maize. *Acta Agronomica Sinica* 35:1836-1843.

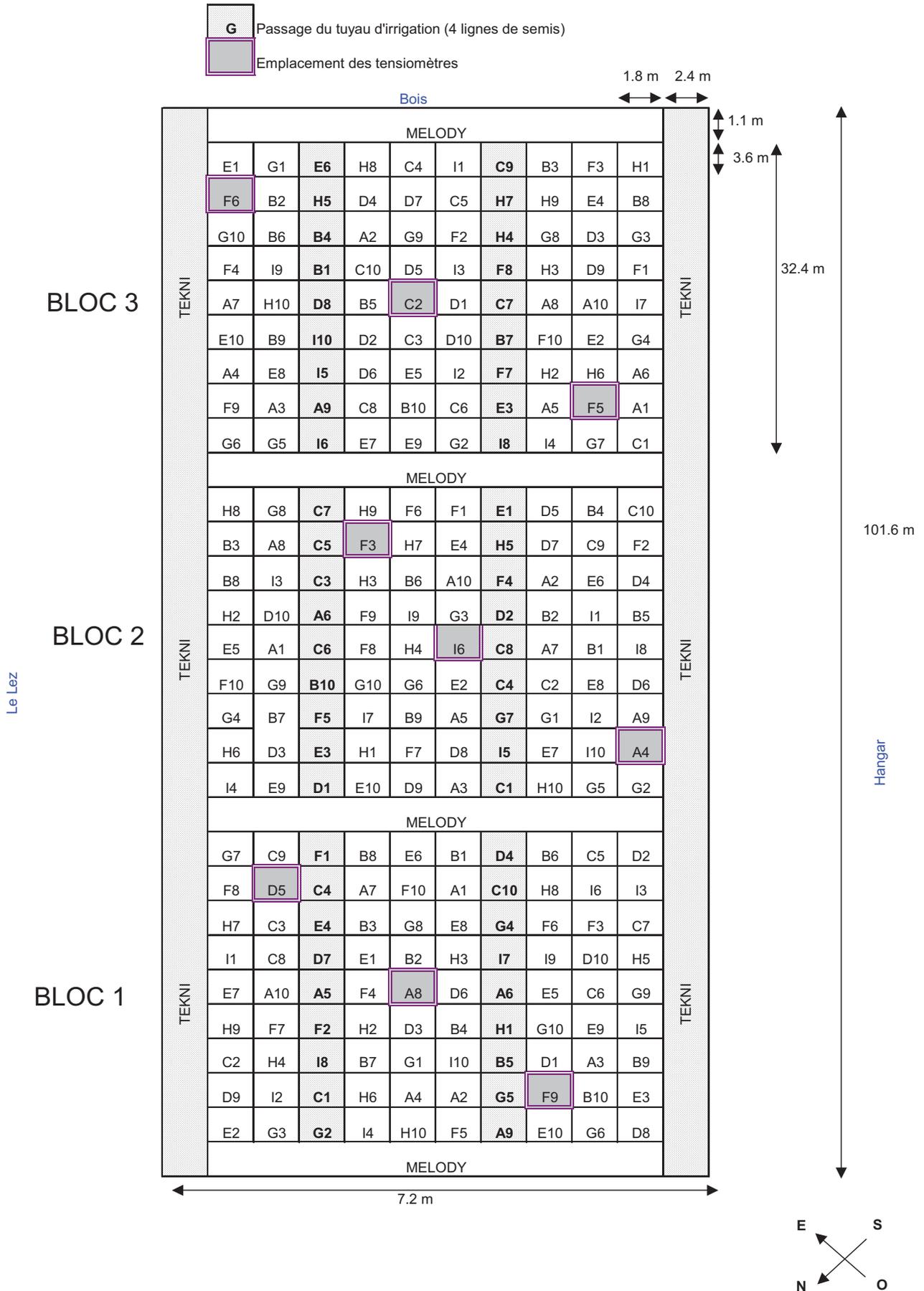
- Wang, R.X., L. Hai, X.Y. Zhang, G.X. You, C.S. Yan, and S.H. Xiao. 2009 b. QTL mapping for grain filling rate and yield-related traits in RILs of the Chinese winter wheat population Heshangmai X Yu8679. *Theoretical and Applied Genetics* 118:313-325.
- Watanabe, S., R. Hideshima, Z.J. Xia, Y. Tsubokura, S. Sato, Y. Nakamoto, N. Yamanaka, R. Takahashi, M. Ishimoto, T. Anai, S. Tabata, and K. Harada. 2009. Map-Based Cloning of the Gene Associated With the Soybean Maturity Locus E3. *Genetics* 182:1251-1262.
- Watson, D., 1947. Comparative physiological studies on the growth of field crops. I. Variation in net assimilation rate and leaf area between species and varieties, and within and between years. *Annals of Botany* 11, 41–76.
- Welch, S.M., Z.S. Dong, J.L. Roe, and S. Das. 2005. Flowering time control: gene network modelling and the link to quantitative genetics. *Australian Journal of Agricultural Research* 56:919-936.
- White, J.W., M. Herndl, L.A. Hunt, T.S. Payne, and G. Hoogenboom. 2008. Simulation-based analysis of effects of Vrn and Ppd loci on flowering in wheat. *Crop Science* 48:678-687.
- Whitfield, D.M., D.J. Connor, and A.J. Hall. 1989. Carbon-Dioxide Balance of Sunflower (*Helianthus-Annuus*) Subjected to Water-Stress During Grainfilling. *Field Crops Research* 20:65-80.
- Wills, D.M., and J.M. Burke. 2007. Quantitative trait locus analysis of the early domestication of sunflower. *Genetics* 176:2589-2599.
- Wise, R.R., D.H. Sparrow, A. Ortizlopez, and D.R. Ort. 1991. Biochemical Regulation During the Mid-Day Decline of Photosynthesis in Field-Grown Sunflower. *Plant Science* 74:45-52.
- Yan, H.P., M.Z. Kang, P. De Reffye, and M. Dingkuhn. 2004. A dynamic, architectural plant model simulating resource-dependent growth. *Annals of Botany* 93:591-602.
- Yang, J.C., J.H. Zhang, Z.Q. Wang, Q.S. Zhu, and L.J. Liu. 2001. Water deficit-induced senescence and its relationship to the remobilization of pre-stored carbon in wheat during grain filling. *Agronomy Journal* 93:196-206.
- Yang, Z.Y., G.G. Wilkerson, G.S. Buol, D.T. Bowman, and R.W. Heiniger. 2009. Estimating Genetic Coefficients for the CSM-CERES-Maize Model in North Carolina Environments. *Agronomy Journal* 101:1276-1285.
- Yin, X., M.J. Kropff, and M.A. Ynalvez. 1997. Photoperiodically sensitive and insensitive phases of preflowering development in rice. *Crop Science* 37:182-190.
- Yin, X.Y., P.C. Struik, and M.J. Kropff. 2004. Role of crop physiology in predicting gene-to-phenotype relationships. *Trends in Plant Science* 9:426-432.
- Yu, J.K., S. Tang, M.B. Slabaugh, A. Heesacker, G. Cole, M. Herring, J. Soper, F. Han, W.C. Chu, D.M. Webb, L. Thompson, K.J. Edwards, S. Berry, A.J. Leon, M. Grondona, C. Olungu, N. Maes, and S.L. Knapp. 2003. Towards a saturated molecular genetic linkage map for cultivated sunflower. *Crop Science* 43:367-387.
- Zaffaroni, E., and A.A. Schneiter. 1989. Water-Use Efficiency and Light Interception of Semidwarf and Standard-Height Sunflower Hybrids Grown in Different Row Arrangements. *Agronomy Journal* 81:831-836.

Zhang, Q., J. Jiang, J. Yao, and D. Hong. 2009. Characterization and genetic analysis of grain filling rate of Ludao and restorer line C-Bao in japonica rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Agronomica Sinica* 35:1229-1235.

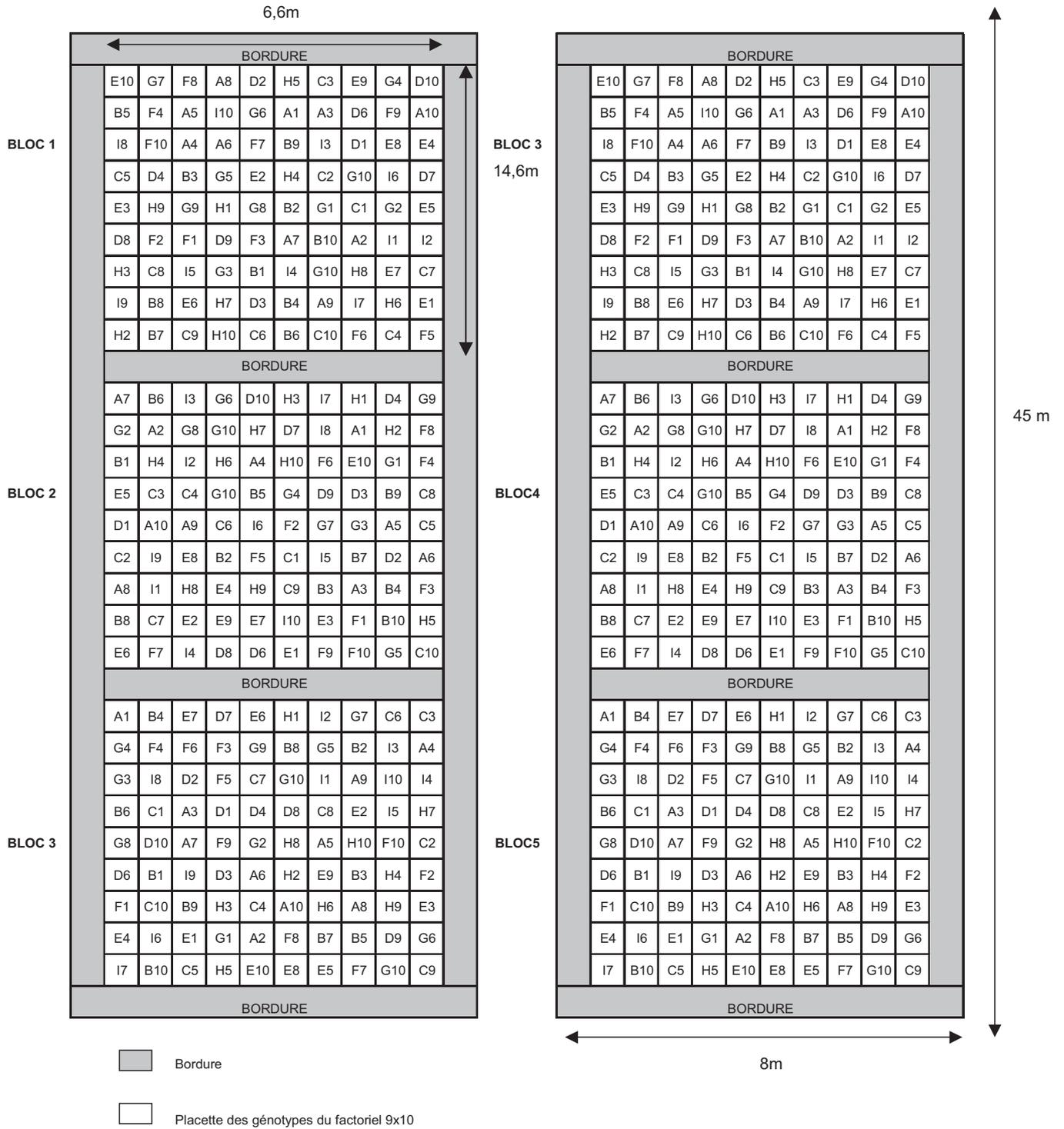
ANNEXES

Annexe 1 : Plan des dispositifs expérimentaux

Expérimentation Expt.1

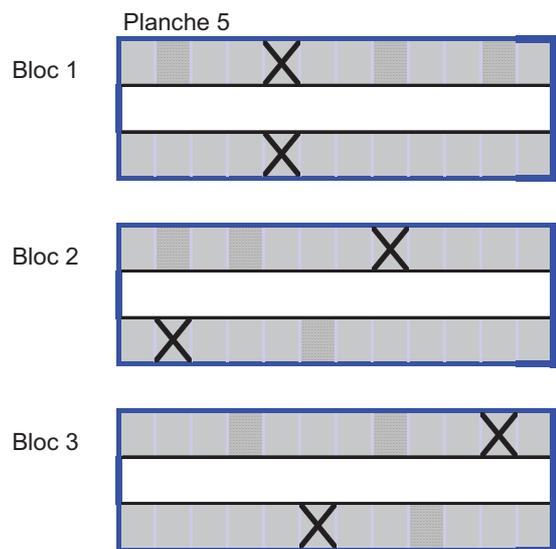
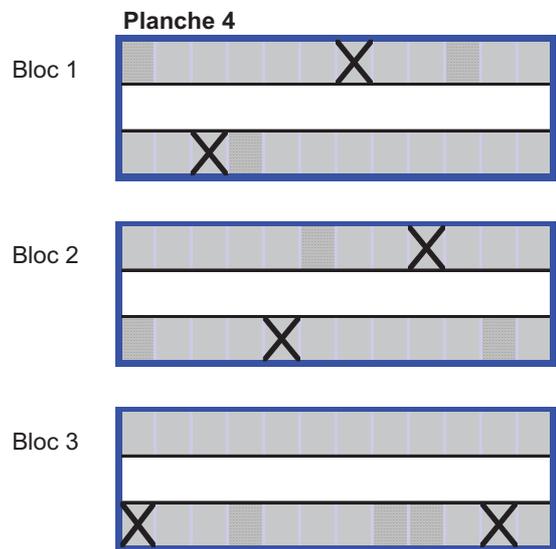
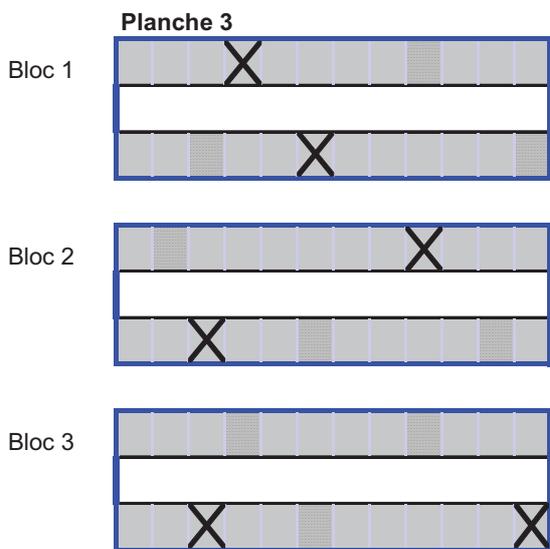
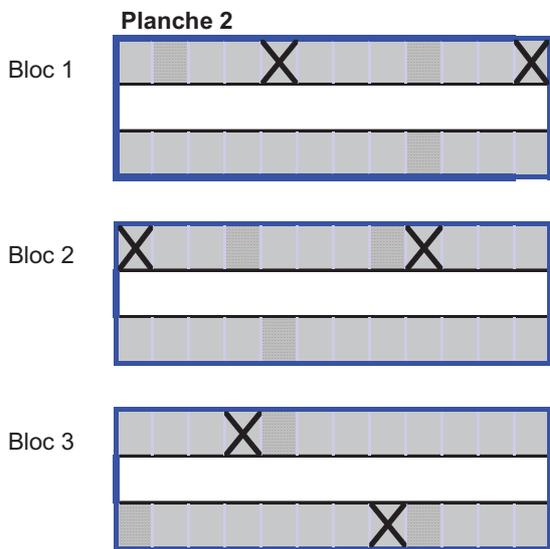
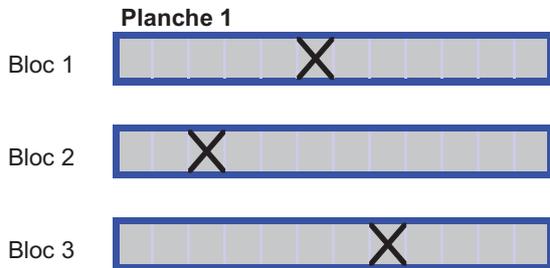
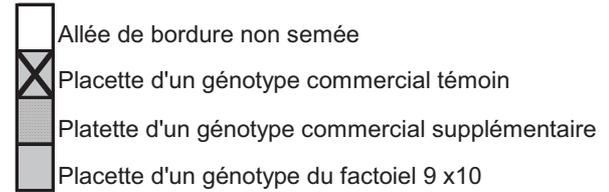
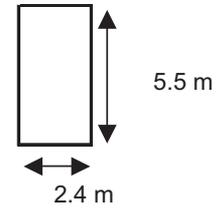


Expérimentation Expt.2 :

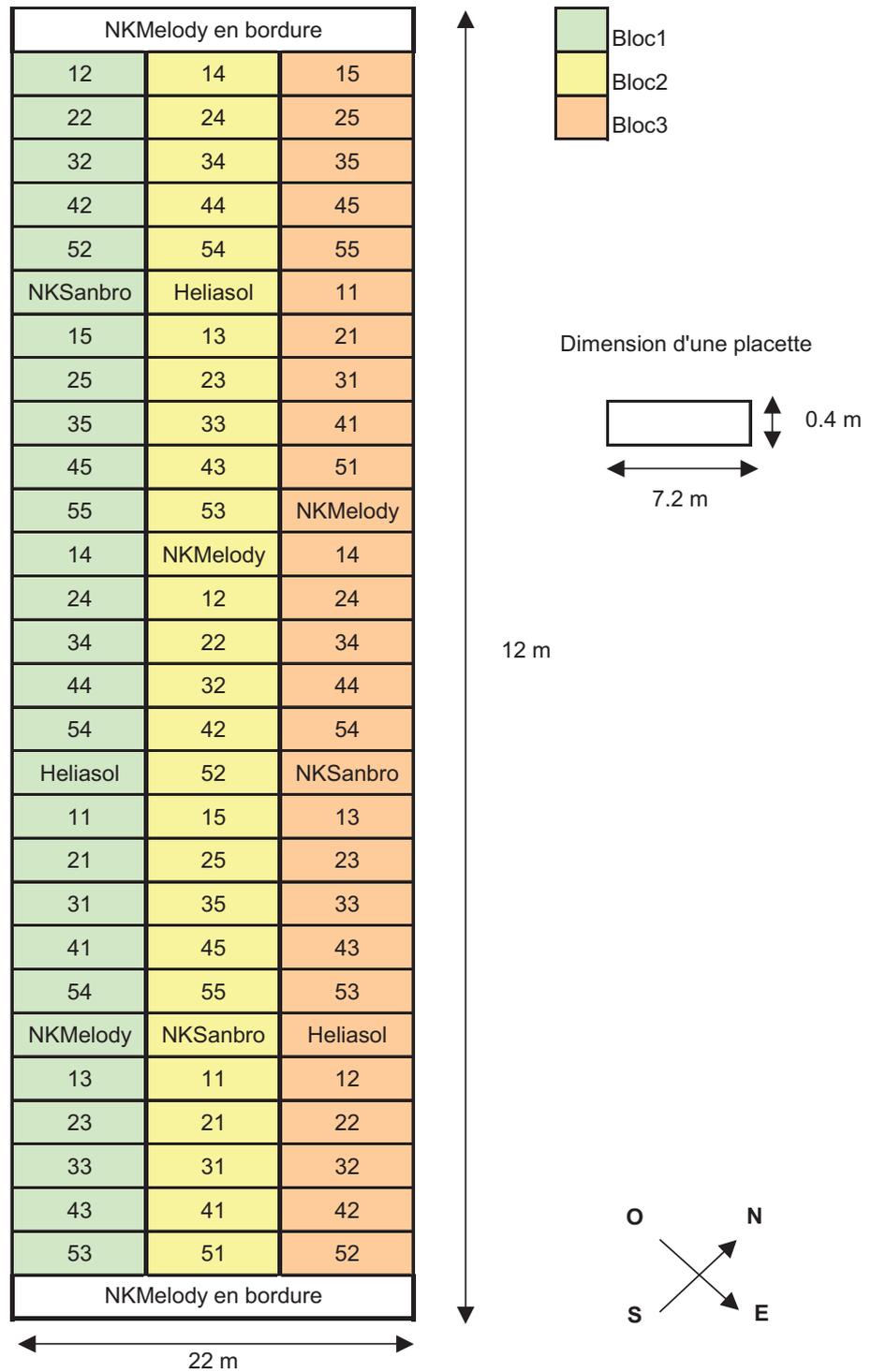


Expérimentation Expt.3 :

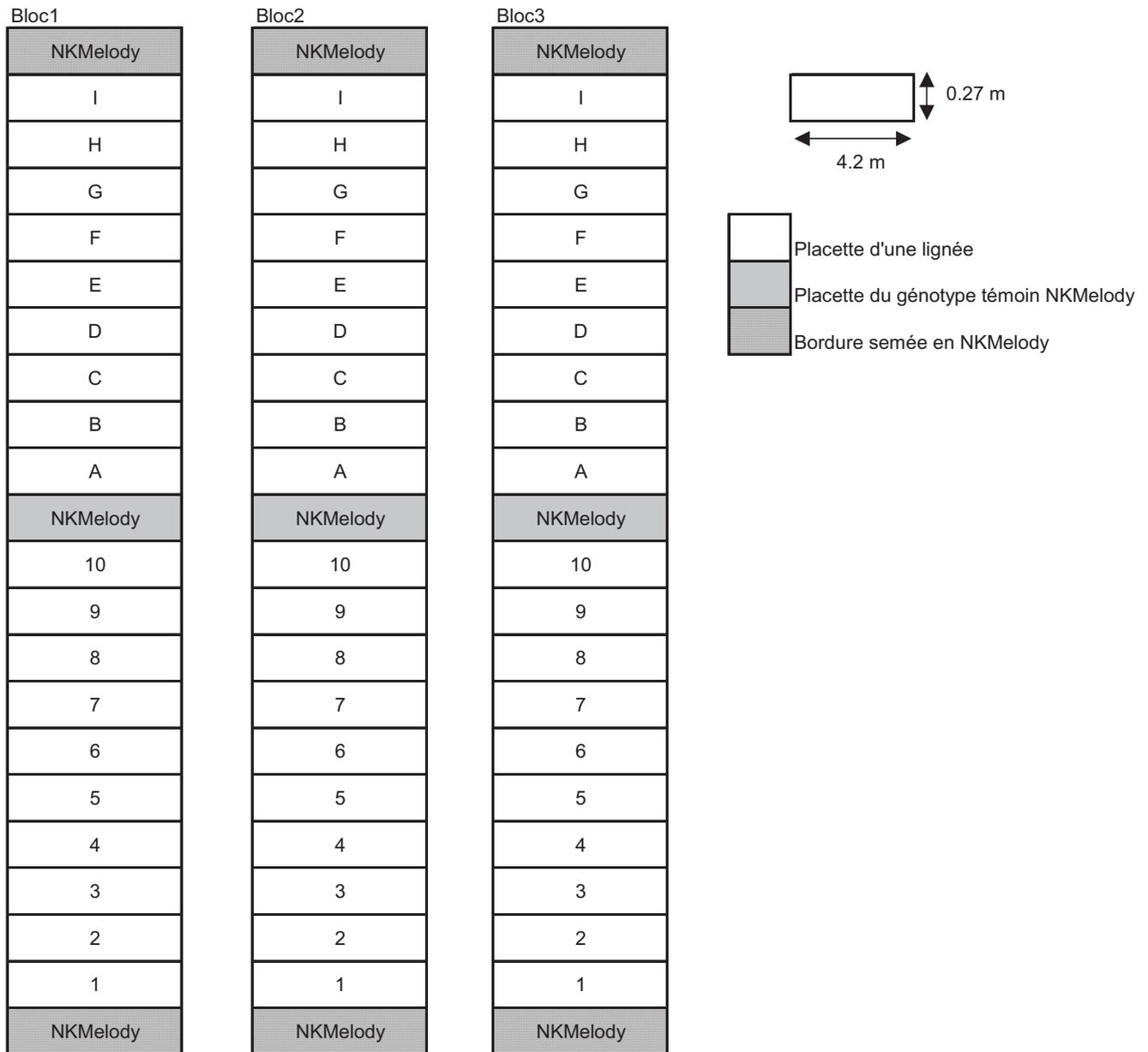
Dimension d'une placette



Expérimentation Expt.4 :



Expérimentation Expt.5 :



Annexe 2 : Valeurs génotypiques des traits de phénologie et d'architecture pour les 90 géotypes du factoriel 9x10.

| Genotypes | TTF1 | TTM3 | A1gen | A2gen | A3gen | Nfmaxgen |
|-----------|------|------|-------|-------|-------|----------|
| A1 | 849 | 1834 | 6548 | 19 | 335 | 31 |
| A10 | 893 | 1896 | 6255 | 16 | 368 | 29 |
| A2 | 895 | 1847 | 6782 | 19 | 360 | 32 |
| A3 | 837 | 1867 | 6039 | 17 | 350 | 28 |
| A4 | 877 | 1869 | 6706 | 16 | 398 | 29 |
| A5 | 836 | 1832 | 6261 | 19 | 352 | 29 |
| A6 | 856 | 1921 | 6437 | 16 | 372 | 28 |
| A7 | 898 | 1872 | 6270 | 18 | 360 | 28 |
| A8 | 864 | 1872 | 5928 | 17 | 342 | 29 |
| A9 | 870 | 1781 | 5891 | 18 | 376 | 27 |
| B1 | 841 | 1810 | 6819 | 20 | 375 | 30 |
| B10 | 894 | 1907 | 6554 | 16 | 368 | 29 |
| B2 | 856 | 1831 | 6178 | 18 | 312 | 32 |
| B3 | 825 | 1821 | 6063 | 17 | 369 | 27 |
| B4 | 872 | 1868 | 6355 | 16 | 369 | 28 |
| B5 | 842 | 1792 | 5877 | 21 | 303 | 29 |
| B6 | 843 | 1837 | 6038 | 17 | 326 | 29 |
| B7 | 894 | 1891 | 5560 | 17 | 300 | 29 |
| B8 | 859 | 1837 | 5973 | 19 | 342 | 28 |
| B9 | 851 | 1807 | 5736 | 19 | 340 | 27 |
| C1 | 826 | 1793 | 6424 | 18 | 374 | 29 |
| C10 | 848 | 1835 | 5382 | 16 | 295 | 29 |
| C2 | 807 | 1784 | 5821 | 18 | 316 | 29 |
| C3 | 804 | 1773 | 5058 | 13 | 288 | 27 |
| C4 | 847 | 1880 | 5555 | 14 | 322 | 28 |
| C5 | 810 | 1807 | 6086 | 16 | 331 | 28 |
| C6 | 818 | 1845 | 6218 | 19 | 390 | 26 |
| C7 | 849 | 1833 | 6598 | 17 | 371 | 28 |
| C8 | 840 | 1864 | 5958 | 14 | 338 | 28 |
| C9 | 823 | 1826 | 5965 | 17 | 339 | 27 |

À suivre

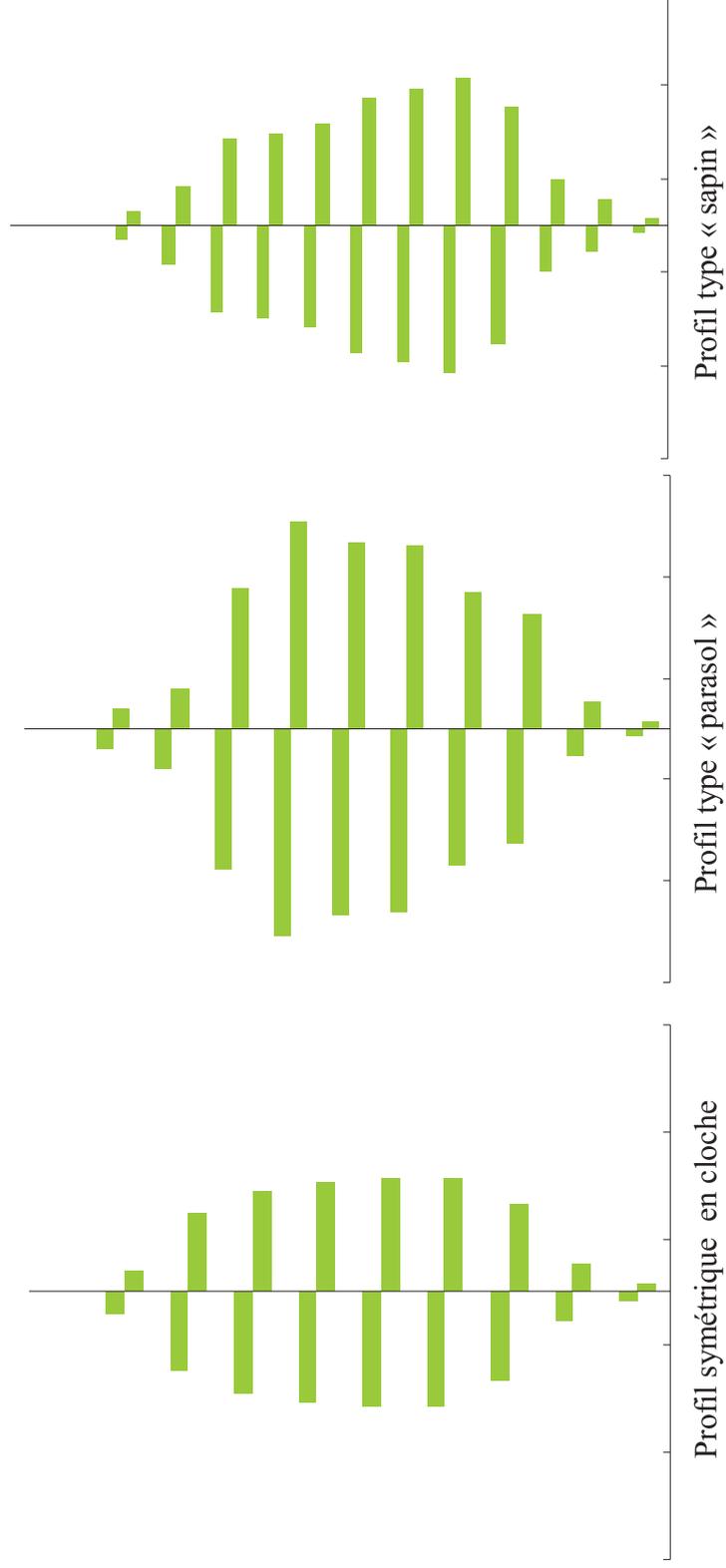
Valeurs génotypiques des traits de phénologie et d'architecture pour les 90 génotypes du factoriel 9x10.

| Genotypes | TTF1 | TTM3 | A1gen | A2gen | A3gen | Nfmaxgen |
|-----------|------|------|-------|-------|-------|----------|
| D1 | 843 | 1841 | 5504 | 17 | 289 | 30 |
| D10 | 881 | 1884 | 5309 | 14 | 303 | 30 |
| D2 | 876 | 1832 | 5912 | 17 | 306 | 32 |
| D3 | 808 | 1827 | 5222 | 15 | 312 | 27 |
| D4 | 854 | 1887 | 4897 | 13 | 291 | 28 |
| D5 | 850 | 1850 | 6428 | 20 | 317 | 31 |
| D6 | 846 | 1846 | 5569 | 17 | 297 | 28 |
| D7 | 869 | 1896 | 5949 | 16 | 332 | 29 |
| D8 | 850 | 1840 | 5759 | 17 | 308 | 28 |
| D9 | 864 | 1813 | 5470 | 18 | 306 | 29 |
| E1 | 856 | 1816 | 6590 | 18 | 343 | 33 |
| E10 | 903 | 1873 | 6071 | 17 | 310 | 33 |
| E2 | 865 | 1810 | 5819 | 18 | 289 | 33 |
| E3 | 825 | 1789 | 6054 | 18 | 325 | 30 |
| E4 | 871 | 1806 | 5935 | 16 | 304 | 31 |
| E5 | 840 | 1794 | 6248 | 22 | 313 | 32 |
| E6 | 844 | 1816 | 6103 | 18 | 308 | 31 |
| E7 | 898 | 1874 | 6065 | 18 | 300 | 32 |
| E8 | 870 | 1807 | 5389 | 15 | 276 | 31 |
| E9 | 863 | 1859 | 5289 | 20 | 274 | 31 |
| F1 | 843 | 1809 | 6224 | 19 | 336 | 30 |
| F10 | 897 | 1824 | 5838 | 16 | 328 | 30 |
| F2 | 846 | 1807 | 5858 | 18 | 295 | 31 |
| F3 | 791 | 1818 | 5296 | 17 | 318 | 26 |
| F4 | 850 | 1825 | 5713 | 15 | 305 | 29 |
| F5 | 848 | 1809 | 5509 | 20 | 283 | 30 |
| F6 | 826 | 1779 | 6112 | 18 | 321 | 32 |
| F7 | 887 | 1892 | 5628 | 18 | 309 | 29 |
| F8 | 843 | 1820 | 5942 | 16 | 328 | 29 |
| F9 | 852 | 1833 | | | | 28 |

À suivre

Valeurs génotypiques des traits de phénologie et d'architecture pour les 90 génotypes du factoriel 9x10.

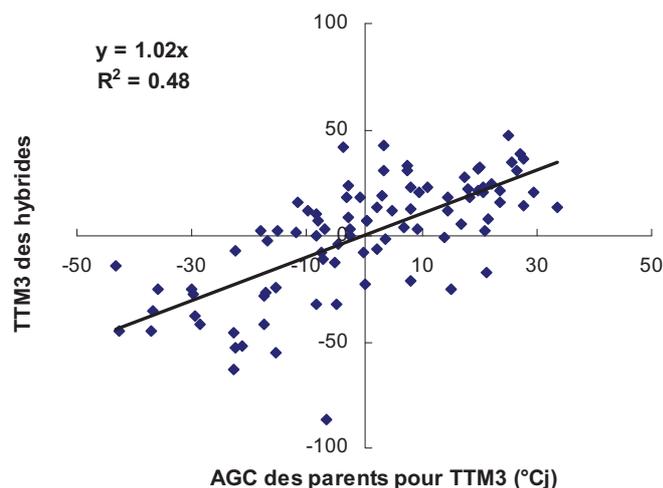
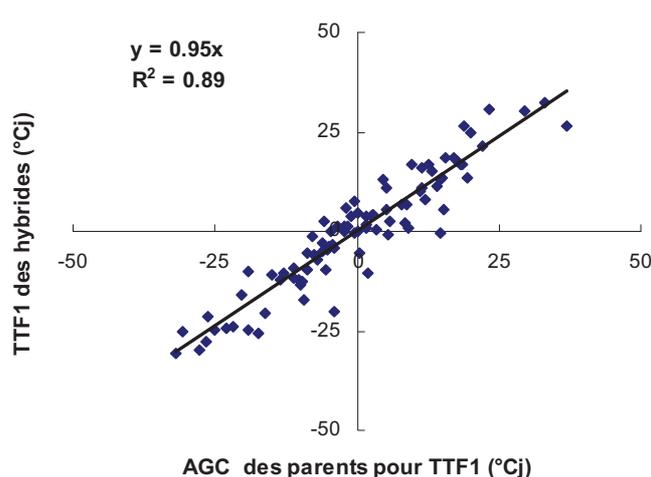
| Genotypes | TTF1 | TTM3 | A1gen | A2gen | A3gen | Nfmaxgen |
|-----------|------|------|-------|-------|-------|----------|
| G1 | 814 | 1810 | 5717 | 17 | 295 | 33 |
| G10 | 863 | 1833 | 5601 | 16 | 302 | 33 |
| G2 | 829 | 1780 | 5662 | 17 | 290 | 34 |
| G3 | 795 | 1819 | 5682 | 16 | 314 | 30 |
| G4 | 829 | 1812 | 4997 | 13 | 288 | 30 |
| G5 | 819 | 1775 | | | | |
| G6 | 851 | 1832 | 5619 | 18 | 310 | 29 |
| G7 | 860 | 1815 | 5973 | 17 | 311 | 33 |
| G8 | 820 | 1837 | 5121 | 16 | 275 | 30 |
| G9 | 828 | 1786 | 5784 | 20 | 303 | 31 |
| H1 | 832 | 1829 | 5915 | 16 | 337 | 29 |
| H10 | 867 | 1833 | 5800 | 17 | 327 | 31 |
| H2 | 833 | 1813 | 5672 | 17 | 303 | 31 |
| H3 | 798 | 1804 | 5360 | 15 | 320 | 28 |
| H4 | 849 | 1828 | 5189 | 13 | 309 | 28 |
| H5 | 824 | 1824 | 5780 | 16 | 311 | 30 |
| H6 | 829 | 1813 | 5945 | 16 | 328 | 29 |
| H7 | 874 | 1883 | 5746 | 15 | 325 | 30 |
| H8 | 838 | 1821 | 5371 | 14 | 304 | 29 |
| H9 | 823 | 1812 | 5553 | 17 | 335 | 28 |
| I1 | 860 | 1819 | 6442 | 18 | 332 | 30 |
| I10 | 907 | 1873 | 5681 | 15 | 324 | 30 |
| I2 | 887 | 1847 | 5615 | 15 | 307 | 31 |
| I3 | 841 | 1796 | 6574 | 17 | 384 | 28 |
| I4 | 897 | 1897 | 6374 | 14 | 378 | 29 |
| I5 | 855 | 1827 | 5879 | 20 | 301 | 29 |
| I6 | 873 | 1910 | 6217 | 16 | 342 | 29 |
| I7 | 896 | 1870 | 5852 | 15 | 324 | 28 |
| I8 | 871 | 1821 | 5846 | 15 | 339 | 28 |
| I9 | 877 | 1839 | 6049 | 17 | 357 | 27 |



Annexe 3 : Exemples de forme du profil foliaire chez le tournesol.

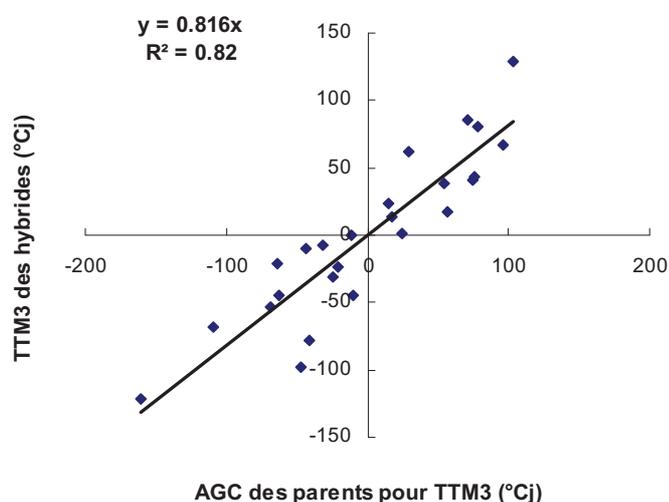
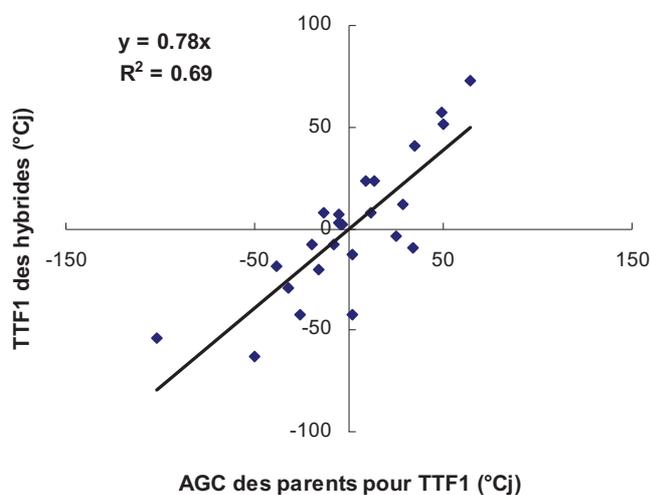
Annexe 4 : Valeurs moyennes des lignées pour la date thermique de la floraison et les traits architecturaux.

| | Valeurs propres | | | | |
|-------------------------|----------------------|-------------------|-------------------|-------------------|------|
| | Nfmax _{gen} | A1 _{gen} | A2 _{gen} | A3 _{gen} | TTF1 |
| Lignées femelles | | | | | |
| A | 28 | 6141 | 19 | 371 | 866 |
| B | 29 | 6030 | 18 | 323 | 885 |
| C | 27 | 5272 | 12 | 308 | 819 |
| D | 32 | 4512 | 16 | 220 | 861 |
| E | 35 | 4581 | 18 | 234 | 856 |
| F | 28 | 4322 | 17 | 229 | 823 |
| G | 36 | 3976 | 18 | 195 | 805 |
| H | 27 | 3631 | 14 | 230 | 843 |
| I | 27 | 4937 | 14 | 296 | 924 |
| Lignées mâles | | | | | |
| 1 | 28 | 3688 | 13 | 241 | 847 |
| 2 | 29 | 2871 | 12 | 180 | 905 |
| 3 | 24 | 2554 | 12 | 184 | 890 |
| 4 | 20 | 2555 | 11 | 232 | 819 |
| 5 | 25 | 2368 | 14 | 153 | 819 |
| 6 | 25 | 4113 | 12 | 311 | 907 |
| 7 | 23 | 2420 | 13 | 197 | 862 |
| 8 | 26 | 3374 | 13 | 252 | 924 |
| 9 | 22 | 3000 | 13 | 237 | 898 |
| 10 | 28 | 3156 | 12 | 218 | 1000 |



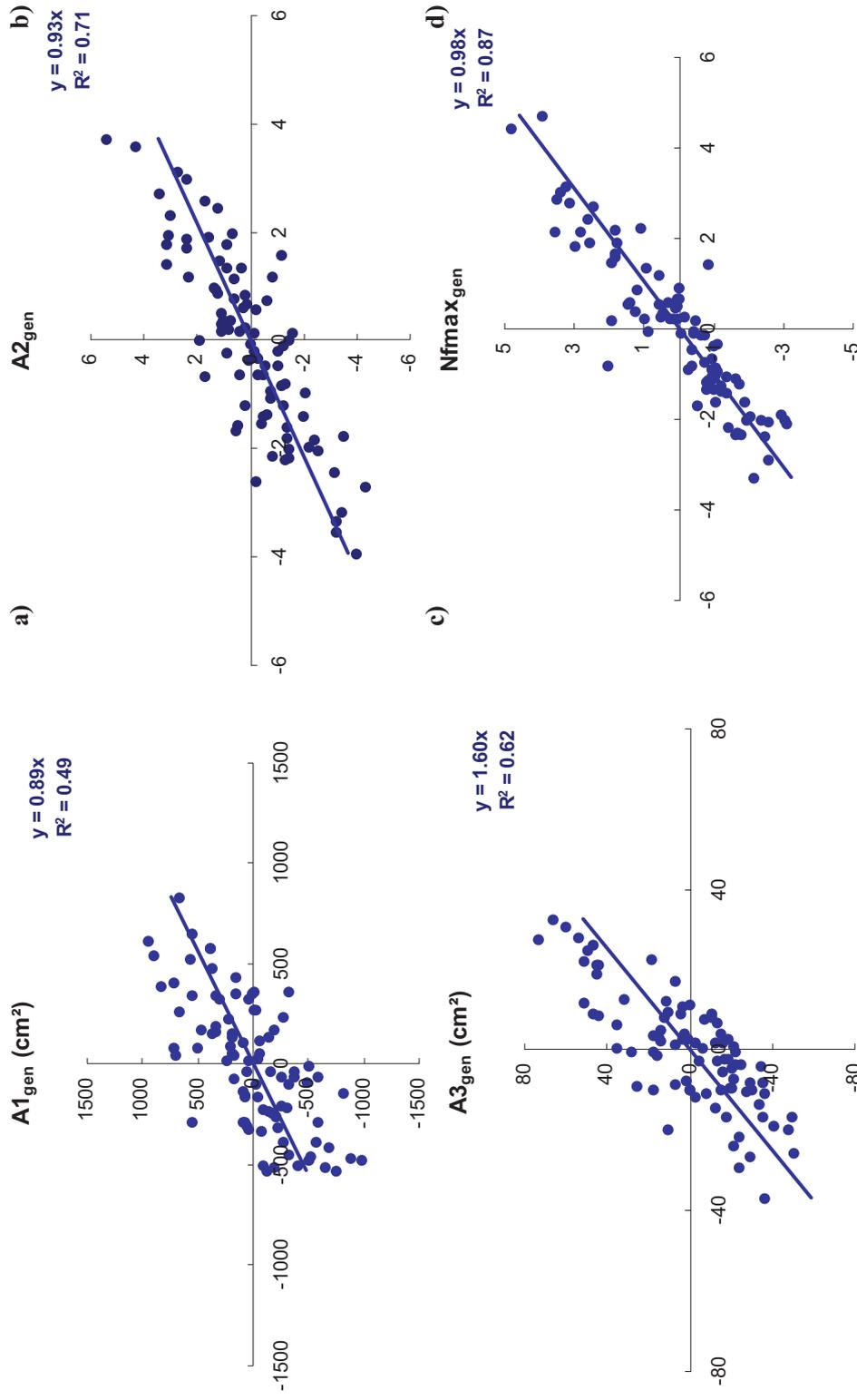
Annexe 5 : Régression entre valeurs phénotypiques des combinaisons hybrides du panel 2 et de l'AGC des lignées parentales du panel 1 pour la date thermique de la floraison et de la maturité physiologique.

TTF1, date thermique de la floraison (°Cj) ; TTM3, date thermique de la maturité physiologique (°Cj) ; AGC, somme de la valeur centrée des aptitudes générales à la combinaison de la lignée mâle et femelle en croisement. Les valeurs représentées sont les valeurs moyennes centrées de chaque hybride sur les 3 essais Expt.1, 2 & 3 pour TTF1 et Expts 1 & 2 pour TTM3. La droite correspond à la régression linéaire entre AGC des lignées parentales et la valeur des hybrides.



Annexe 6 : Régression entre valeurs phénotypiques des combinaisons hybrides du panel 3 et de l'AGC des lignées parentales (5 lignées parentales femelles et 5 lignées parentales mâles) pour la date thermique de la floraison et de la maturité physiologique.

TTF1, date thermique de la floraison (°Cj) ; TTM3, date thermique de la maturité physiologique (°Cj) ; AGC, somme des valeurs centrées des aptitudes générales à la combinaison de la lignée mâle et femelle en croisement. Les valeurs représentées sont les valeurs moyennes centrées de chaque hybride sur Expt.4. La droite correspond à la régression linéaire entre AGC et la valeur des hybrides.

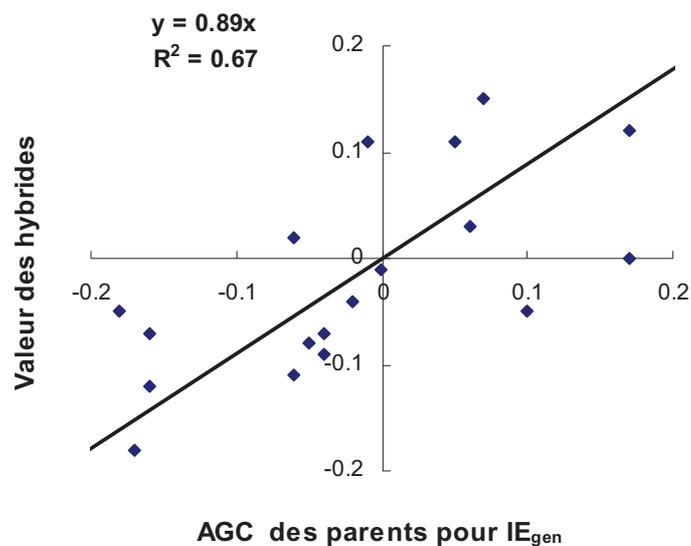


Valeur des hybrides

AGC des lignées parentales

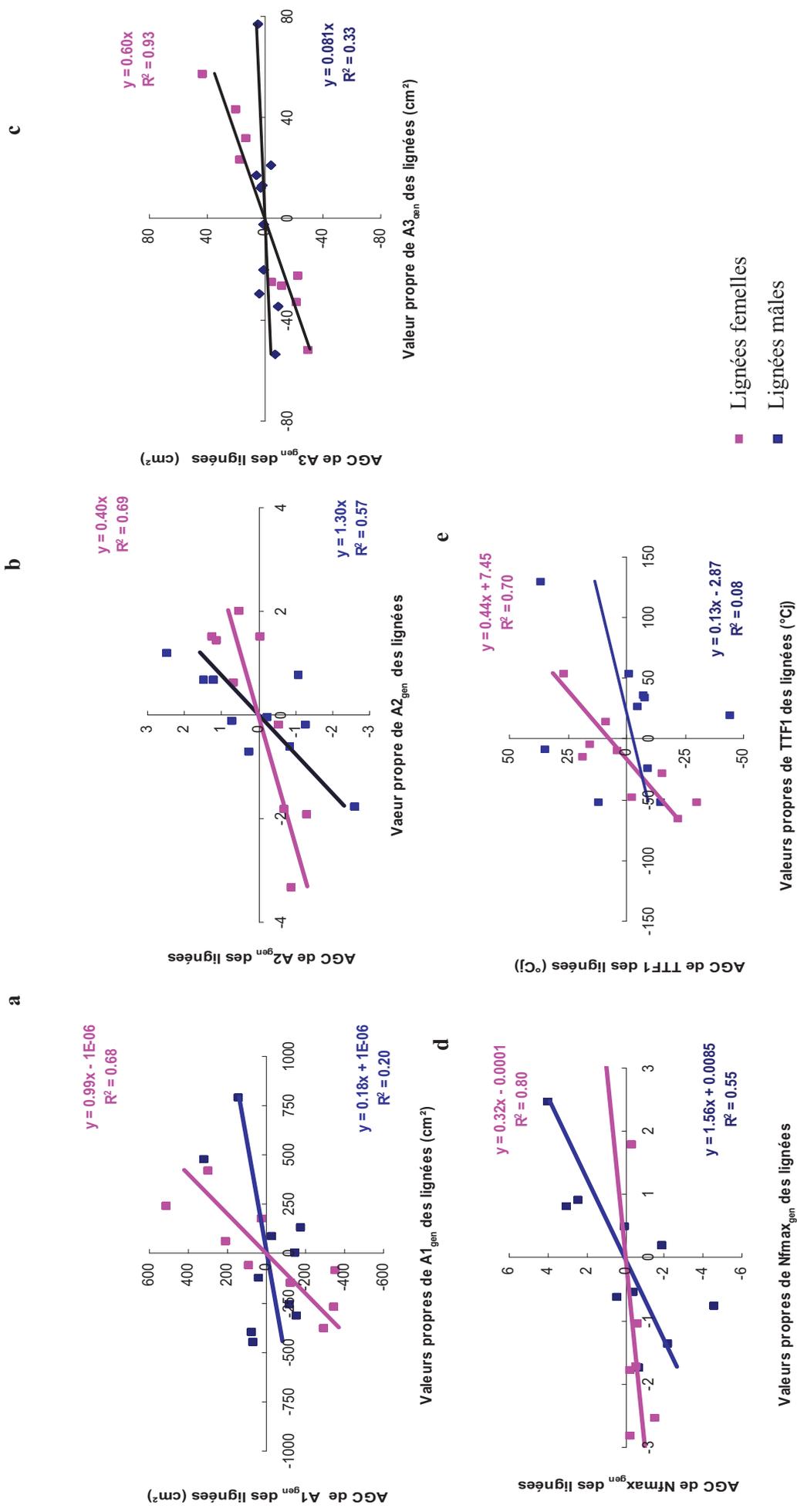
Annexe 7 : Régression entre valeurs phénotypiques des hybrides et de la somme des aptitudes générales à la combinaison des lignées parentales pour les traits architecturaux.

a) $A1_{gen}$ (cm²), surface foliaire totale ; b) $A2_{gen}$, rang d'insertion de la plus grande feuille ; c) $A3_{gen}$ (cm²), surface foliaire de la plus grande feuille ; d) $Nfmax_{gen}$, Nombre de feuilles total. Chaque point représente une valeur centrée sur la moyenne de chaque trait. Les valeurs ont été obtenues sur Expt.3 pour $A1_{gen}$, $A2_{gen}$, $A3_{gen}$, et sur Expts. 1 & 3 pour $Nfmax_{gen}$.



Annexe 8 : Régression entre Valeurs phénotypiques des combinaisons hybrides du panel 3 et de l'AGC des lignées parentales (5 lignées parentales femelles et 5 lignées parentales mâles) pour l'indice d'extraction de l'eau.

La valeur des AGC des parents est calculée somme des valeurs centrées des aptitudes générales à la combinaison de la lignée mâle et femelle en croisement. Les valeurs représentées sont les valeurs moyennes centrées de chaque hybride obtenu sur Expt.9 & 10. La droite correspond à la régression linéaire entre AGC et la valeur des hybrides.



Annexe 9 : Régression entre les valeurs en combinaisons des lignées et de leurs s valeurs propres pour les traits architecturaux et la date thermique de la floraison.

a) A1_{gen} (cm²), surface foliaire totale ; b) A2_{gen}, rang d'insertion de la plus grande feuille ; c) A3_{gen} (cm²), surface foliaire de la plus grande feuille, d) Nfmax_{gen}, Nombre de feuilles total, e) TTF1, date thermique de la floraison. Les valeurs propres des lignées ont été estimées sur Expt.5. Les valeurs en combinaison ont été estimées sur Expt.3 pour A1_{gen}, A2_{gen}, A3_{gen}, sur Expts 1 & 3 pour Nfmaxgen et sur Expts.1, 2, 3 pour TTF1.

Annexe 10 : Use of water extraction variability to screen for sunflower genotypes well adapted to soil water limitation

A.M. Radanielson¹, J. Lecoeur², A. Christophe³, L. Guilioni¹

¹Montpellier SupAgro, Plant Sciences Department, 2 place Viala, F-34060 Montpellier, France

²Syngenta Seeds S.A.S., Research Department, 12 chemin de l'Hobit, F-31790 Saint-Sauveur, France

³INRA, UMR 759 LEPSE, 2 place Viala, F-34060 Montpellier, France

E-mail: jeremie.lecoeur@syngenta.com

Abstract

Drought conditions commonly occur in sunflower cropping areas, greatly limiting the yield of this crop. Improving plant productivity in conditions of water deficit is a key challenge for sunflower breeders. Yields in such conditions are dependent on the ability of the plant to explore soil profile and its water uptake capacity per unit volume of soil. In this study, we evaluated the value of soil water extraction properties for use in sunflower breeding. Five experiments were carried out in pots, in greenhouses, from 2005 to 2009, in Montpellier. Thirteen elite sunflower cultivars and 25 experimental hybrids obtained from a factorial cross between five female and five male inbred lines were grown. The soil water extraction performance of the plants was characterized by determining soil water content at minimal stomatal conductance ($SWC_{gs=0}$) and the index of water extraction (IE_{gen}), which was estimated at the end of a drying cycle. Heritability (H^2), in its broadest sense, was estimated for the experimental hybrids. Experiment and genotype had significant effects on plant performance variables. A wide range of $SWC_{gs=0}$ values was observed, from 0.050 to 0.180 g g⁻¹, and four classes of genotypes were identified. This approach was found to be suitable for use in comparisons of the soil water extraction performances of different genotypes. It highlighted the improvements in soil water extraction in certain current cultivars, such as cv Sanbro, a well known cultivar adapted to the drought conditions in southern Spain. The high H^2 value for $SWC_{gs=0}$ (0.81 and 0.77) and the significant correlation ($r^2=0.83$, $p<0.001$) between the values obtained for the experimental hybrids and the mean values obtained for the parental lines for general combining ability of $SWC_{gs=0}$ showed that this trait could be used in plant breeding programs. However, further investigations are required to elucidate its genetic basis and simpler phenotyping methods must be developed. Under soil water deficit conditions, higher levels of soil water extraction are likely to favor higher plant yields, or at least the maintenance of plant yields, whatever the soil and climatic conditions considered. This trait should therefore be maximized, to improve plant adaptation to soil water limitation in the next generation of plants.

Key words: soil water deficit, plant breeding, general combining ability, *Helianthus annuus* L., heritability, hybrids, root

Illustration en couverture : Photos de plates-formes de phénotypage au champ et sous serre avec une représentation de la variabilité de la phénologie et de la réponse des plantes au déficit hydrique (Radanielson, 2007 ; 2009)

Illustration en Chapitre 2 : Photos des expérimentations au champ et sous serre (Radanielson, 2007 ; 2009)

Illustration en Chapitre 3 : Exemple simplifié de modèle de culture

Illustration en Chapitre 4 : Photos de parcelles de sélection en pépinière et en évaluation de combinaisons d'hybrides (Villeneuve 2009 et Saint- Sauveur 2009 ; Nicolay, 2009)

ABSTRACT

This work was an attempt to assist sunflower breeding program by crop physiology knowledge to sustain and to improve productivity under water deficit. The approach was based on using SUNFLO-CLIMATOR, a biophysical crop modelling to identify the limiting factors to plant productivity. These factors were considered as potential new traits for breeding program. Their assessment for this objective corresponded to four criteria: genotypic variability, impact on plant productivity, heritability and simplified phenotyping method. Thus, traits related to genotypic parameters of three processes were analysed: phenology, architecture and soil water uptake.

Their variability was evaluated on field and greenhouse experiments carried out with 19 inbred lines and 125 hybrids. Sensitivity analysis of plant yield, simulated with SUNFLO-CLIMATOR model, was then done to estimate the impact of the parameter variability among the studied genotypes. Quantitative genetic analyses were used to evaluate their heritability and the combining ability of the parental inbred lines.

Large phenotypic variability was observed for each parameter with a significant “genotype” effect.

Thermal time for flowering displayed high heritability about $H^2 = 0.78$. Thermal time to physiological maturity (M3) displayed high environmental effect on its variability. Its genotypic variability would probably need new way of modelling such as the development of a seed growth module.

Architectural traits related to canopy size and shape presented also lower heritability ($0.20 \leq H^2 \leq 0.39$) and their impact on plant productivity depends on their interaction. However the trait position of the largest leaf $A2_{gen}$ and its leaf area $A3_{gen}$ could be yet used to screen the best inbred lines for improving radiation interception efficiency of the hybrids during the grain-filling phase.

Root depth is a relevant trait for deeper soil. Its access remains difficult and time consuming. For shallower or medium depth soil, higher water extraction capacity seemed allow higher plant yield with linear relationship about $0.8 - 1.5 \text{ q ha}^{-1}$ more per 1% decrease of soil water content minimal for water extraction. The index of water extraction (IE_{gen}) displayed high value of heritability ($0.77 \leq H^2 \leq 0.83$).

The genotypic parameters $A2_{gen}$, $A3_{gen}$, IE_{gen} were confirmed with genetic resources to enhance plant productivity under water deficit. Research for their molecular marker would be a next step for this work and an issue for a new selection assisted by marker molecular and plant modelling.

Key words : Architecture, crop modelling, environment, genotype, hybrids, heritability, inbred lines, phenology, phenotype, root system, water uptake.

RÉSUMÉ

Le développement de variétés productives et adaptées aux conditions de déficit hydrique est toujours au cœur du défi de l'amélioration variétale chez le tournesol. Pour une nouvelle orientation de la sélection, ce travail se propose d'identifier de nouvelles cibles phénotypiques au travers d'une démarche couplant le phénotypage écophysologique, la modélisation biophysique et la génétique quantitative.

Les cibles potentielles ont été identifiées sur la base de leur variabilité génotypique, leur impact sur le rendement, leur héritabilité et leur facilité de mesure. Des paramètres génotypiques du modèle SUNFLO-CLIMATOR relatifs à la phénologie, l'architecture foliaire et l'accès aux réserves hydriques du sol ont été testés. 19 lignées et 125 hybrides ont été phénotypés au champ et sous serre. La structure génétique des populations d'hybrides a permis d'évaluer l'héritabilité des paramètres génotypiques et leur mode de transmission.

La date thermique de la floraison a présenté la variabilité génotypique la plus restreinte, mais l'héritabilité la plus élevée ($H^2=0.78$). Ce trait est un bon indicateur de la précocité de la floraison, mais peu pertinent pour améliorer la précocité à la maturité. La date de la maturité physiologique a présenté un déterminisme environnemental important et une amélioration de sa représentation dans le modèle est nécessaire.

Les traits caractéristiques de l'architecture ont présenté la plus grande variabilité génotypique. Leur héritabilité était par contre peu élevée ($0.20 \leq H^2 \leq 0.39$). L'interaction des traits architecturaux était plus importante que leur contribution individuelle dans la variabilité de la productivité. Des investigations plus approfondies sur l'interaction des traits d'architecture devraient apporter plus de précision sur la stratégie d'intégration de ces caractères en sélection. L'utilisation du trait, position de la plus grande feuille, $A2_{gen}$, et surface foliaire de la plus grande feuille, $A3_{gen}$, en sélection sur valeur propre des lignées, peut cependant déjà permettre une amélioration de l'efficacité d'interception des hybrides durant la phase reproductive et particulièrement dans des conditions de déficit hydrique en fin de cycle.

Le trait Indice d'extraction de l'eau IE_{gen} caractéristique de la capacité d'extraction de l'eau du sol, constitue le trait le plus prometteur. Il présente une héritabilité élevée ($0.77 \leq H^2 \leq 0.83$). La réponse du rendement à sa variabilité est linéaire, avec un gain de 0.8 à 1.5 q ha⁻¹ pour une augmentation de 1 % de la teneur en eau minimale d'extraction de l'eau.

La recherche de marqueurs moléculaires pour ces paramètres génotypiques d'intérêt peut être faite et dans le but d'une stratégie de sélection assistée par la modélisation biophysique et le marquage moléculaire.

Mots-clés : Architecture, environnement, extraction de l'eau, génotype, héritabilité, lignées, modélisation, phénologie, phénotype, système racinaire.