

Simulation dynamique des interactions génotype x environnement x conduite de culture : application à l'évaluation variétale en tournesol

Debaeke P.¹, Casadebaig P.¹, Mestries E.², Palleau J.P.², Salvi F.², Bertoux V.³, Uyttewaal V.³

¹ INRA, UMR AGIR, BP 52627, 31326 Castanet-Tolosan cedex

² CETIOM, Centre de Grignon, Avenue Lucien Brétignières, 78850 Thiverval-Grignon

³ GEVES, Rue Georges Morel, BP 90024, 49 071 Beaucouzé cedex

Correspondance : debaeke@toulouse.inra.fr

Résumé

La prise en compte des interactions génotype – environnement – conduite (IGEC) permet d'améliorer l'évaluation variétale et le conseil face à la diversification croissante des systèmes de culture et des objectifs de production. Dans ce domaine, la modélisation dynamique pourrait assister utilement l'approche expérimentale classique. Ainsi, en tournesol, le modèle SUNFLO a été développé pour simuler l'élaboration du rendement et de la teneur en huile des variétés de tournesol en tenant compte du sol, du climat et de la conduite. Une variété y est décrite par 12 paramètres couvrant la phénologie, la mise en place de la surface foliaire, l'allocation de la biomasse, la lipidogenèse et la réponse au stress hydrique. Les paramètres du modèle sont mesurés au champ, en peuplement non limitant pour le rendement, ou en serre (expérimentation en pots). Le modèle a été évalué sur les réseaux de pré- et post-inscription conduits par le GEVES et le CETIOM respectivement; selon les réseaux, l'erreur de prédiction sur le rendement est de 2.7 à 4.9 q.ha⁻¹. Le modèle pourrait être utilisé pour classer des milieux selon l'intensité de la contrainte hydrique perçue par les témoins et pour évaluer des variétés différant suffisamment par le phénotype. De même, le mode d'emploi des variétés pourrait être précisé à l'aide d'expérimentations virtuelles réalisées avec SUNFLO.

Mots-clés : tournesol, interaction génotype – milieu, conduite de culture, modèle de culture, évaluation variétale, réseau multilocal

Abstract: Dynamic simulation of genotype – environment – management interactions: application to variety assessment in sunflower

Paying more attention to Genotype x Environment x Management interactions should improve variety assessment and recommendations to cope with the increasing diversification of cropping systems and production goals. To do that, dynamic crop modelling could assist the traditional approach used to compare genotypes on multi-environment trials. The SUNFLO model was developed to simulate the grain yield and oil concentration of sunflower crop with a special attention paid to the description of cultivar diversity. A cultivar was characterized by 12 parameters of phenology, leaf area development, allocation, oil production and response to water stress. These parameters were measured either in field conditions (dense stands) or in greenhouse pot experiments. The model was evaluated on pre- and post registration networks from GEVES and CETIOM respectively; the average gap between observed and simulated grain yield ranged from 2.7 to 4.9 q.ha⁻¹. The model could be used to rank environments (through abiotic stresses experienced by probe genotypes) in a variety assessment network and to separate varieties with sufficient phenotypic differences. The management suitable to each new variety could be proposed from virtual experiments with SUNFLO.

Keywords: sunflower, genotype by environment interaction, crop management, crop model, cultivar assessment, multi-environment trials

Introduction

Le changement de contexte (exigences de qualité, préoccupations environnementales, cahiers des charges 'bas intrants') conduit à une diversification de l'offre (sélectionneurs) et de la demande variétale (agriculteurs, organismes d'approvisionnement et de collecte, transformateurs) soit dans le sens de tolérances aux facteurs limitants (biotiques), soit dans celui de diverses qualités du produit récolté (Meynard et Jeuffroy, 2006). Ceci pose un problème nouveau d'évaluation des innovations variétales, non plus seulement sur leur bonne valeur moyenne et leur stabilité entre lieux, mais dans le sens de la valorisation de leurs spécificités et donc du diagnostic et du contrôle des interactions génotype (G) – environnement (E). Pour tenir compte du poids de la conduite de culture sur l'environnement mais aussi d'effets directs sur la plante, le terme C (conduite) a été introduit dans l'interaction, aussi parlera-t-on d'IGEC dans cet article. La question est moins « quelle est la meilleure variété passe-partout ? » mais plutôt « comment conduire telle variété innovante ? » (mode d'emploi) ou « quelle variété choisir pour ce cahier des charges ou cet objectif de qualité des graines ? ». Cette nouvelle posture impose de comprendre et de prévoir l'IGEC à l'échelle des réseaux d'évaluation variétale, mais aussi des bassins de collecte et de production français ou européens.

Lorsque les interactions G x E (sol, climat) sont explicitées dans les réseaux expérimentaux, elles le sont le plus souvent par des modèles statistiques (par exemple, régression factorielle ou PLS) intégrant des variables agro-climatiques et de sensibilité variétale aux facteurs limitants (van Eeuwijk, 1995 ; e.g Foucteau et al., 2001 pour le réseau GEVES tournesol). Or, l'utilisation de cette information pour le choix variété-conduite est nécessairement limitée par la gamme des situations expérimentales (climat, variétés, conduites) et par le manque d'interprétation de ce qui constitue la réponse dynamique d'un génotype au milieu transformé par les pratiques culturales (analyse fonctionnelle). Des modèles de simulation dynamique ont été développés depuis les années 80 pour rendre compte de la réponse d'une culture aux stress abiotiques majeurs (température, rayonnement, eau, azote) (Hammer et al., 2002). Pour la plupart des paramètres 'plante' à renseigner dans ces modèles, se posent les questions de leur variabilité génétique (Boote et al., 2001) et des méthodes de paramétrage spécifiques à utiliser (Jeuffroy et al., 2006) : mesure directe ou estimation des paramètres par minimisation des erreurs sur les sorties. Plusieurs exemples récents montrent que les modèles dynamiques peuvent être mobilisés utilement pour comprendre et prévoir l'IGEC (Agüera et al., 1997 ; Messina et al., 2006). Ces modèles peuvent également être utilisés pour renseigner certaines covariables environnementales utilisées dans la partition des interactions G x E.

En tournesol, on dispose déjà de plusieurs modèles de simulation de la culture, certains étant spécifiques du tournesol (Chapman et al., 1993 ; Villalobos et al., 1996 ; Pereyra-Itujo et al., 2007), d'autres représentant la culture de manière générique (Cabelguenne et al., 1999 ; Todorovic et al., 2009). Cependant, le paramétrage de ces modèles n'est pas adossé à un phénotypage explicite de la variabilité génétique. Par ailleurs, le nombre de paramètres souvent élevé rend difficile une mise à jour régulière du paramétrage compatible avec l'innovation variétale. C'est pourquoi il a été décidé de développer un nouveau modèle de simulation répondant au cahier des charges de l'évaluation variétale : (i) accessibilité aux données d'environnement à l'échelle d'un réseau, (ii) facilité de paramétrage des variétés sur les dispositifs existants, (iii) simulation de la réponse différentielle des variétés aux gammes de contraintes abiotiques. C'est à partir de l'analyse des résultats de simulations que l'on peut mettre en évidence des IGEC et en diagnostiquer l'origine.

On rappelle ici que le tournesol est une espèce réputée tolérante à la sécheresse ce qui l'a conduit à être cultivé principalement dans le Sud de la France, en sols superficiels et sans irrigation. Du fait des rotations courtes, la culture est également confrontée à un cortège de maladies qui s'expriment diversement selon la conduite, le climat et la sensibilité variétale (Mestries et al., 2011). Ces deux facteurs limitants dont la hiérarchie varie selon les années, les sols et les systèmes de culture sont de nature à générer des IGEC difficilement prévisibles sans l'aide de la modélisation dynamique. La

tolérance intrinsèque des variétés à la sécheresse n'étant pas évaluée à l'inscription (contrairement aux maladies), on peut difficilement exploiter a priori cette stratégie pour adapter le choix variétal aux risques de sécheresse. Il en va de même pour le développement de la surface foliaire et de l'enracinement qui jouent sur l'exploitation plus ou moins rapide de la réserve en eau du sol. On peut par contre exploiter la gamme de précocité et l'aptitude des variétés aux semis précoces en vue d'esquiver la sécheresse à la floraison. Ces interactions s'expriment plus fortement pour le rendement que pour la teneur en huile en raison du fort déterminisme génétique de ce caractère. Dans la littérature, l'effet G x E représente 11 à 39 % de l'effet G pour le rendement du tournesol (Foucteau et al., 2001 ; Casadebaig, 2008). On fait l'hypothèse qu'une meilleure maîtrise des IGEC est de nature à augmenter la compétitivité de la culture afin de réduire l'écart entre le rendement des agriculteurs et celui permis par le milieu (Champolivier et al., 2011).

Les objectifs de cette synthèse sont d'illustrer les possibilités d'application d'un modèle de simulation dynamique à la représentation et à la valorisation des IGEC en vue de l'évaluation variétale. On présentera succinctement le modèle de culture SUNFLO, la méthode de paramétrage variétal, les performances du modèle sur des réseaux multi-locaux et pluri-annuels et les possibilités d'application de la simulation IGEC dans le cadre élargi de l'évaluation variétale.

Le modèle SUNFLO

Le modèle de culture SUNFLO a été développé dans l'UMR AGIR de Toulouse en collaboration avec l'UMR LEPSE de Montpellier (Casadebaig, 2008 ; Casadebaig et al., 2011 ; Lecoeur et al., 2011).

SUNFLO simule jour après jour la progression de l'enracinement, l'élaboration de la surface foliaire et de la biomasse aérienne du tournesol en fonction des contraintes de température, de rayonnement, d'eau et d'azote (Figure 1). La production de biomasse est une fonction de l'énergie interceptée par le couvert. Le modèle se base sur une mise en place et une sénescence distribuée de la surface foliaire et non sur une approche 'grande feuille'. Les contraintes environnementales interviennent de manière multiplicative pour réduire la production potentielle permise par le rayonnement et la température.

Le modèle sépare le cycle en 6 phases en utilisant le temps thermique (base 4.8 °C): (i) semis (A0)-levée (A2) (ii) A2-bouton étoilé (E1) (iii) E1-stade F1 (début floraison), (iv) F1-stade M0 (début remplissage des graines), (v) M0-stade M3 (maturité physiologique), (vi) M3-stade M4 (récolte). Chaque changement de stade induit des processus physiologiques différenciés.

L'absorption d'eau et d'azote est évaluée chaque jour et des indices de stress sont calculés pour traduire l'effet multiplicatif de ces deux contraintes sur l'expansion foliaire et l'accumulation de biomasse.

Le rendement est estimé par le biais d'un indice de récolte s'appliquant à la matière sèche totale produite à maturité physiologique et non pas à partir des composantes du rendement. L'indice de récolte (IR) et la teneur en huile (TH) sont estimés par des régressions linéaires multiples comprenant des paramètres variétaux potentiels (IRpot, THpot) et des variables d'état du peuplement estimées par le modèle.

SUNFLO est un modèle du phénotype intégré. Douze paramètres génotypiques permettent de caractériser les variétés et de différencier leur fonctionnement (Tableau 1) : 4 paramètres de phénologie, 4 paramètres d'architecture foliaire, 2 paramètres de réponse à la contrainte hydrique, 2 paramètres d'allocation des produits de la photosynthèse vers les akènes. La plupart de ces paramètres sont mesurés directement au champ (parcelles VAT) ou en serre. Certains sont calculés à partir des mesures au champ : c'est le cas des stades E1 et M0 déduits de la date F1 et du coefficient d'extinction de la lumière (k).

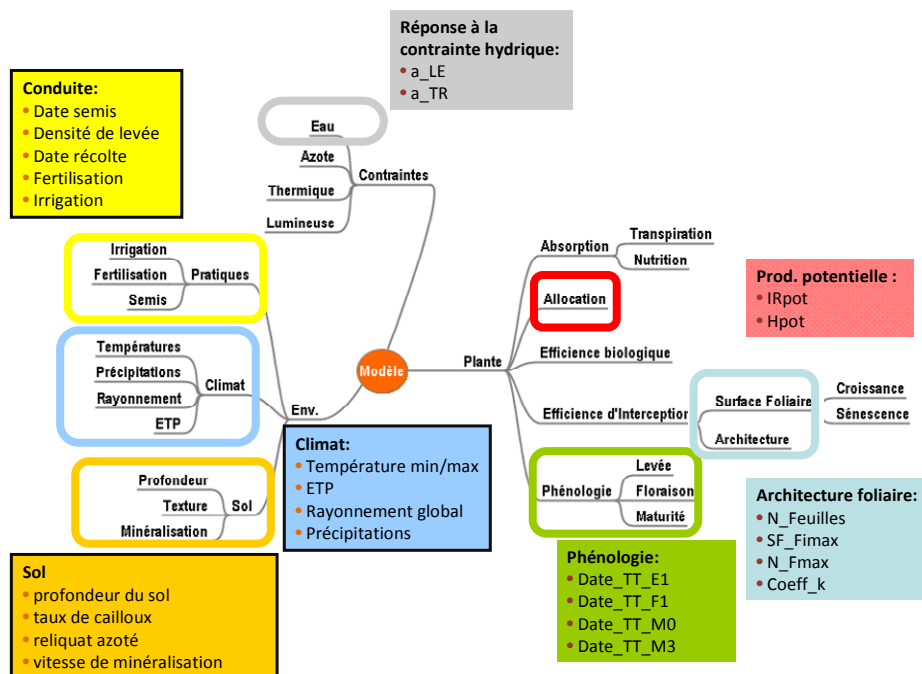
Le sol est décrit simplement par la réserve utile (mm) sur la profondeur de sol accessible aux racines et par la vitesse de minéralisation potentielle de l'azote (kg N/j normalisé).

Le climat journalier utilisé pour la simulation comprend 5 variables courantes : températures maximales et minimales, précipitations, évapotranspiration potentielle, rayonnement global.

La conduite de culture est décrite par la date de semis, la densité de levée, les dates et quantités d'apports d'eau et d'azote. Les dates de levée et de récolte peuvent être forcées dans le modèle.

L'algorithme du modèle SUNFLO est détaillé dans les travaux de Casadebaig (2008) et Casadebaig et al. (2011). Développé initialement sous ModelMaker, le modèle a été recodé en C++ dans l'environnement VLE de la plateforme de modélisation RECORD.

Figure 1 : Schéma du modèle SUNFLO : modules (formalismes), variables d'entrée (conduite, climat, sol) et paramètres variétaux (production potentielle, architecture foliaire, phénologie, réponse à la contrainte hydrique)



L'estimation des paramètres

Phénotypage au champ

L'estimation des paramètres de croissance et de développement de SUNFLO s'appuie sur le phénotypage des variétés au champ, en peuplement dense, dans le cadre d'essais de type VAT (parcelles de 30 m²). Pour cet objectif, on utilise des sites et des conduites qui permettent d'obtenir des conditions potentielles, c'est à dire réduisant l'occurrence de facteurs limitants majeurs (autres que le rayonnement et la température). On fait l'hypothèse qu'un nombre réduit de sites expérimentaux, bien contrôlés, semés à date conventionnelle, peut suffire au paramétrage initial du modèle.

Ainsi, un site en sol profond a pour objectif de maximiser la surface foliaire à la floraison par un peuplement dense et une bonne alimentation hydrique et azotée ; un site rationné avant floraison (sol superficiel, peuplement moins dense) est propice à maximiser l'indice de récolte et la teneur en huile s'il est associé à des irrigations encadrant la floraison. Le site profond permet de paramétrer le

fonctionnement préfloraison des variétés (surface foliaire) et le site rationné/irrigué de paramétrer leur fonctionnement post-floraison (remplissage des akènes).

Tableau 1 : Paramètres variétaux et conditions d'obtention en routine

Processus	Signification	Nom	Unités	Mesure champ (peuplement dense)	Mesure serre (pots)	Calcul	Base de données VAT	Valeur moyenne
Phénologie	Durée « levée – stade E1 »	TT_E1	°C.Jours	Possible	Non	Oui	Non	532
	Durée « levée – stade F1 »	TT_F1	°C.Jours	Oui	Non	Non	Oui	923
	Durée « levée - stade M0 »	TT_M0	°C.Jours	Difficile	Non	Oui	Non	1170
	Durée « levée – stade M3 »	TT_M3	°C.Jours	Oui	Non	Non	Non	1737
Architecture	Nombre de feuilles (total)	NFT	s.u	Oui	Possible	Non	Non	26.7
	Rang de la plus grande feuille	n_SFimax	s.u	Oui	Possible	Non	Non	17.6
	Surface de la plus grande feuille	SFimax	cm ²	Oui	Possible	Non	Non	462
	Coefficient d'extinction du rayonnement	k	s.u	Difficile	Non	Oui	Non	0.84
Réponse à la contrainte hydrique	Seuil de réduction de l'expansion foliaire	a_LE	s.u	Non	Oui	Non	Non	-3.45
	Seuil de réduction de la transpiration	a_TR	s.u	Non	Oui	Non	Non	-9.77
Allocation	Indice de récolte potentiel	IRpot	s.u	Oui	Non	Non	Non	0.41
	Teneur en huile potentielle (0 % hum)	THpot	%	Oui	Non	Non	Oui	55.5

Les stades phénologiques sont régulièrement notés (en particulier levée, début floraison et maturité physiologique). A la floraison, les variables suivantes sont mesurées pour 5 plantes par bloc (soit 15 plantes par variété): nombre total de feuilles (NF), surface (longueur x largeur x 0.7, SFimax) et rang (n_SFimax) de la plus grande feuille depuis la base, et hauteur des plantes (pour l'estimation du coefficient d'extinction k). Au stade M3, 2 x 5 plantes sont prélevées pour la mesure de l'indice de récolte qui est le rapport du poids sec d'akènes sur la matière sèche totale aérienne. La teneur en huile est déterminée par RMN.

Le Tableau 2 illustre pour quelques variétés commerciales récentes la variabilité phénotypique observée (mini, maxi) pour les principaux paramètres. Ainsi, les différences de mise en place de l'indice foliaire sont de nature à modifier la dynamique de consommation de la ressource hydrique du sol et les besoins en eau de la culture.

Tableau 2 : Variabilité intra-spécifique observée pour quelques caractères phénotypiques en conditions de bonne productivité

Année	Nbre variétés		Site profond (En Crambade)						Site rationné et irrigué (Surgères)	
			Date F1	Hauteur (cm)	NFT	N_Fimax	SFimax (cm ²)	LAI	IRpot	THpot (%)
2008	18	Mini	4/07	151	22.5	14.0	388	4.3	0.36	48.7
		Maxi	15/07	180	29.3	20.6	564	6.0	0.44	57.9
2009	21	Mini	12/07	171	27.1	13.7	350	4.5	0.37	51.2
		Maxi	17/07	202	34.3	19.3	497	6.7	0.43	57.5
2010	15	Mini	4/07	170	24.3	13.6	305	3.4	0.36	51.5
		Maxi	9/07	187	33.1	18.7	420	4.8	0.41	55.8

Phénotypage en serre

Casadebaig et al. (2008) ont proposé un protocole pour déterminer la réponse de l'expansion foliaire et de la transpiration consécutivement à un dessèchement progressif du sol. L'objectif est de suivre après arrêt de l'irrigation l'évolution de variables écophysiologicals (transpiration de la plante, conductance stomatique et expansion foliaire) en regard de l'état du milieu (teneur en eau du pot).

Pour chaque génotype à caractériser, le modèle logistique suivant est proposé pour décrire la réponse des génotypes à la contrainte hydrique :

$$y = \frac{2}{1 + e^{-ax}} - 1$$

avec y = NTR (transpiration relativement au témoin bien irrigué) ou NLE (expansion foliaire relativement au témoin bien irrigué) ; x = FTSW (fraction d'eau du sol disponible pour la transpiration de la plante)

Le paramètre d'ajustement « a » est le paramètre génotypique de réponse à la contrainte hydrique à intégrer dans le modèle SUNFLO (a_{LE} pour l'expansion foliaire ; a_{TR} pour la transpiration).

La Figure 2 illustre deux comportements extrêmes observés parmi les variétés récentes : comportement économe ou productif (Casadebaig et al., 2008). Le comportement 'économe' correspond à une réponse de la plante (chute de transpiration ou de la vitesse d'expansion foliaire) pour des valeurs élevées d'humidité du pot, privilégiant l'économie d'eau pour des phases ultérieures ; le comportement 'productif' correspond à une réponse plus tardive privilégiant le maintien de la croissance foliaire et de la photosynthèse quitte à épuiser plus rapidement les ressources en eau. Selon la précocité et la durée de la contrainte hydrique en tournesol, cette variabilité de comportement variétal est de nature à générer des interactions G x E.

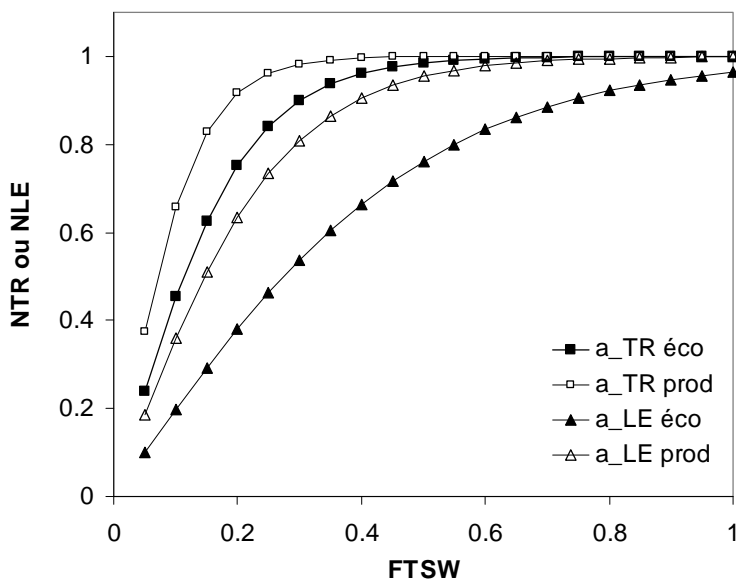


Figure 2 : Représentation des différentes réponses de la plante au dessèchement du sol obtenues en serre en 2010 à Auzeville : LE se rapporte à l'expansion foliaire, TR à la transpiration, NLE et NTR traduisent les valeurs normalisées de ces 2 variables, FTSW correspond à la fraction d'eau utile pour la transpiration.

Evaluation des performances du modèle SUNFLO

Caractérisation de l'environnement

Le modèle SUNFLO a été évalué sur plusieurs réseaux expérimentaux : progrès génétique (2000-2001), GEVES et post-inscription Cetiom (2008-2009) (Debaeke et al., 2010 ; Casadebaig et al., 2011).

Les réseaux nationaux 'variétés oléiques' et 'variétés classiques' (inscription et post-inscription) conduits respectivement par le GEVES et le CETIOM en 2008 et 2009 ont été retenus pour évaluer la capacité du modèle à représenter les environnements.

Ainsi, 96 sites CETIOM et 32 sites GEVES ont été conservés pour comparer le rendement simulé par SUNFLO avec le rendement observé en petites parcelles. Les sites se situent majoritairement en région Ouest (principalement Poitou-Charentes et Centre : 71 sites), puis dans le Sud (principalement Midi-Pyrénées : 41 sites) ; enfin 16 sites proviennent des régions Bourgogne et Rhône-Alpes. La répartition entre les 2 années est 44 % (2008) et 56 % (2009).

Le rendement simulé d'une variété moyenne a été comparé à la moyenne des rendements mesurés dans un site donné. Chaque situation est décrite par la profondeur de sol accessible aux racines (carte pédologique au 1/10⁶, données INFOSOL INRA Orléans, expertise des expérimentateurs, observations in situ). On dispose des informations précises sur la conduite de culture. Le reliquat azoté n'est pas mesuré dans la plupart des situations ; une valeur par défaut est alors fixée (60 kg.ha⁻¹). Le poste météorologique le plus proche est retenu pour renseigner le climat journalier.

On désigne par le terme « erreur absolue » la racine du carré moyen des écarts entre valeurs simulées et valeurs observées du rendement (RMSE) ; l'« erreur relative » (%) correspond au rapport de l'erreur absolue au rendement moyen observé (RRMSE).

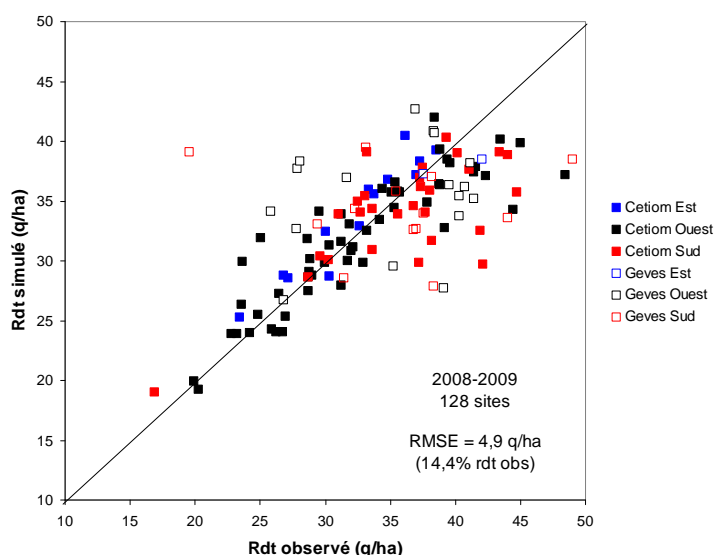


Figure 3 : Comparaison du rendement (aux normes) simulé par SUNFLO et mesuré sur les réseaux CETIOM et GEVES en 2008-2009 : un point correspond à un site ; moyenne de toutes les variétés mesurées (observé), simulation de la variété moyenne (SUNFLO).

La Figure 3 permet d'évaluer la capacité du modèle renseigné de manière peu précise mais valorisant la connaissance des experts. L'erreur absolue moyenne est de 4.9 q/ha soit 14.4 % par rapport à la valeur mesurée. On pointe une tendance déjà observée : (1) les forts rendements mesurés sont mal représentés par SUNFLO soit parce que la fertilité du milieu a été sous-évaluée soit parce que le rendement en petites parcelles a une valeur plus relative qu'absolue (dispositifs et protocoles de récolte pouvant différer selon les sites) ; (2) pour les rendements faibles à moyens, le modèle est plus optimiste car il ne tient pas compte de facteurs limitants autres que l'eau et l'azote (notamment maladies). Dans les deux cas, on peut invoquer une estimation erronée de la réserve utile du sol, de la disponibilité en azote du sol ou une représentation incorrecte du climat de l'essai par le poste météo choisi.

La Figure 4 présente pour 12 variétés issues du réseau Cetiom 2008 les confrontations rendement simulé vs. observé réalisées sur 33 sites jugés fiables sur le plan de la caractérisation sol/climat, sachant que toutes les variétés ne sont pas présentes sur tous les sites. De manière générale, les rendements des différents sites d'étude sont bien classés à l'exception de quelques variétés. Les coefficients de corrélation (r) entre rendement simulé et observé ont été calculés pour les variétés présentes au minimum sur 10 sites : les valeurs de r, comprises entre 0.46 non significatif et 0.79

hautement significatif, indiquent un bon classement des sites expérimentaux et donc une bonne aptitude de SUNFLO à caractériser les environnements d'essai par la réponse des variétés.

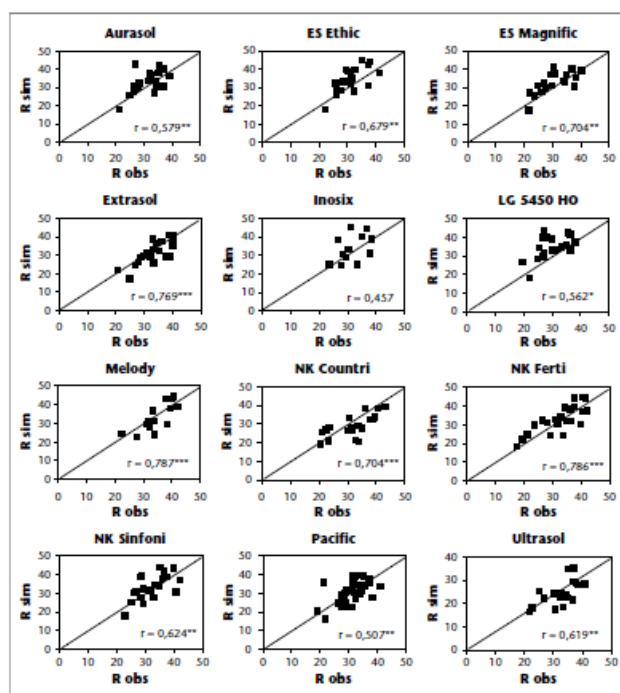


Figure 4 : Comparaison pour 12 variétés des rendements simulés et observés (q.ha⁻¹, 0 % humidité) sur les 33 sites où les variétés ont été expérimentées. Corrélations significatives à $P < 0.001$ (***), $P < 0.01$ (**), $P < 0.05$ (*) – Debaeke et al. (2010)

Caractérisation des variétés

Cependant, la description variétale proposée dans SUNFLO ne permet pas de reproduire strictement le classement variétal observé pour des génotypes d'une même génération de sélection. Dans les essais bien conduits, les variétés doivent différer d'au moins 2 q.ha⁻¹ pour être classées comme significativement différentes pour le rendement. Ce niveau de précision n'est pas accessible actuellement par SUNFLO. Par contre, la distinction de variétés à comportement extrême (précocité, architecture ou réponse à l'eau) paraît possible pour le rendement et la teneur en huile comme cela a été montré par Casadebaig et al. (2011) pour des variétés couvrant 30 années de progrès génétique (Figure 5).

Sur les réseaux observés et simulés, les contributions de G, E et G x E à la variance totale ont été analysées statistiquement par une ANOVA à 2 facteurs, illustrant dans les 2 cas un poids déterminant de l'environnement, puis du génotype et assez marginalement de G x E sur la variance totale expliquée par le modèle statistique (Tableau 3). La hiérarchie des facteurs est bien conservée dans les 2 réseaux. Cependant, la part des interactions G x E, déjà faible sur le réseau observé (3 % de l'effet G) est 3 fois plus faible sur le réseau simulé. Ceci est à attribuer en premier lieu à l'absence de prise en compte des maladies cryptogamiques par SUNFLO mais également aux conditions hydriques peu contraignantes en 2000-2001.

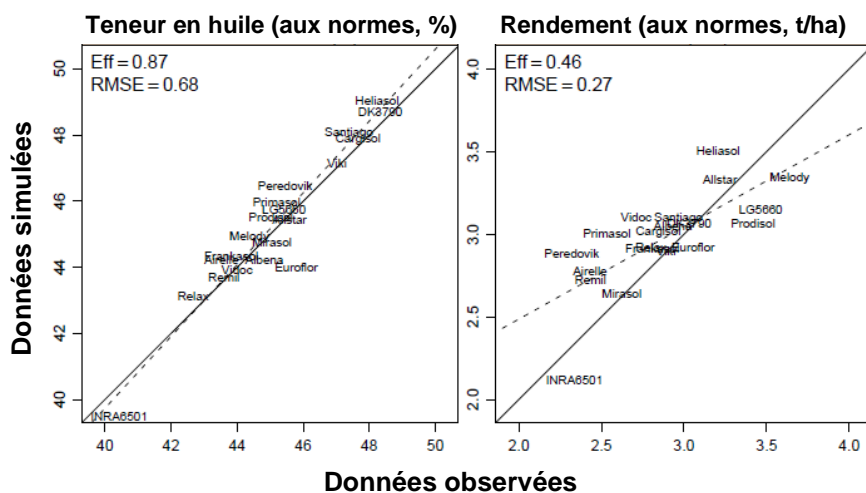


Figure 5 : Teneur en huile et rendement observés et simulés sur le réseau « progrès génétique » (2000-2001) : moyenne de 16 sites (Casadebaig *et al.*, 2011)

Tableau 3 : Contribution de E, G et G x E à la variance totale pour le rendement dans le réseau « progrès génétique » 2000-2001 : observé vs. simulé par SUNFLO (Casadebaig, 2008)

		DL	SCE	CM	F	Pr (>F)	% CM
Observé	E	15	79	5.27	74.2	***	69
	G	19	43.7	2.3	32.4	***	30.1
	GxE	285	20.2	0.07			0.9
Simulé	E	15	50.2	3.35	693.9	***	71.1
	G	19	25.7	1.36	280.9	***	28.8
	GxE	285	1.4	0.01			0.1

Conclusions opérationnelles

Le modèle SUNFLO permet de simuler avec une bonne précision (10-15%) le rendement moyen du tournesol dans un site donné pour un panel de variétés paramétrées dès lors que le milieu est bien caractérisé. Cette performance est analogue à celle obtenue avec des modèles plus complexes.

Ce résultat suppose cependant de bien décrire la profondeur accessible aux racines et de disposer de données climatiques (en particulier pluviométrie) représentatives du site d'étude. Dans un certain nombre de cas, la surestimation du rendement par SUNFLO est probablement la conséquence des facteurs limitants non pris en compte par le modèle. En essai, des attaques de maladies (phoma, phomopsis, sclerotinia), des dégâts d'oiseaux (au semis, à la récolte), des défauts de structure du sol, ou des carences en bore peuvent se manifester et pénaliser le rendement. Le modèle SUNFLO ne tient pas compte de ces facteurs limitants. Dans d'autres cas, le rendement observé est supérieur à la valeur simulée. Ceci peut être dû à une sous-estimation de la réserve utile (notamment en sol superficiel avec sous-sol fissuré) ou de la disponibilité en azote (estimation du reliquat, vitesse de minéralisation).

Les résultats précédents montrent néanmoins que l'on peut renseigner le modèle dans le cadre d'un réseau d'essai avec un petit nombre de variables environnementales, accessibles à l'expérimentateur moyennant un recueil d'informations direct (sol, plante) ou la mobilisation de documents cartographiques. La présence d'un pluviomètre sur l'essai est un objectif à atteindre car c'est sur cette

variable que l'on s'attend à des écarts avec la station météo la plus proche. Ceci rejoint les conclusions d'une étude menée en parallèle sur des parcelles d'agriculteurs dans le cadre du projet COLLECTO (Champolivier et al., 2011).

Application du modèle aux activités de l'évaluateur de variétés

Dans cette partie, nous illustrons comment les capacités du modèle SUNFLO à représenter l'IGEC de manière dynamique pourraient être utilisées dans le cadre de l'évaluation variétale actuelle pour la compléter et mieux l'exploiter en direction du conseil.

Caractérisation des environnements d'évaluation

Le modèle peut être utilisé pour comparer les stress hydriques (intensité, précocité, durée) perçus par différents types variétaux (précocité, architecture, comportement stomatique) dans les différents sites d'un réseau expérimental.

Dans l'exemple suivant (Figure 6), on montre que le nombre de jours de stress hydrique simulé (jours où $ETR / ETM < 0.6$) varie selon le site, la phase du cycle et la variété. De gauche à droite, l'indice foliaire et le rendement observés diminuent alors que le stress hydrique augmente et se manifeste plus précocement.

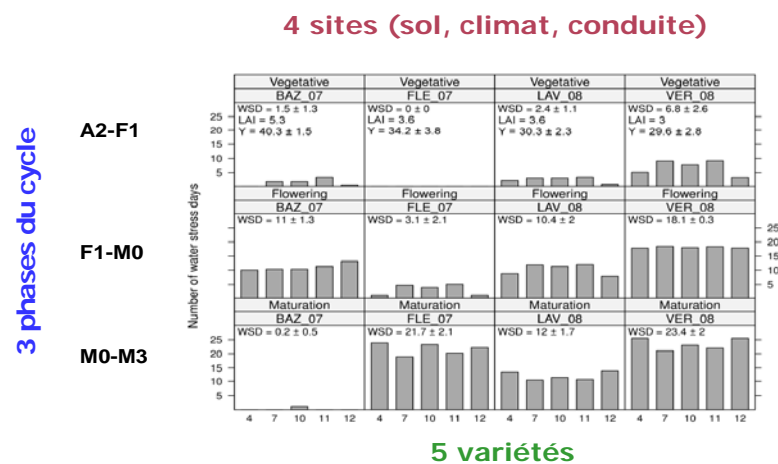


Figure 6 : Nombre de jours de stress hydrique simulés par phase (pré-floraison : stades A2-F1, floraison : F1-M0, remplissage des graines : M0-M3) pour 5 variétés dans 4 sites expérimentaux (BAZ_07, FLE_07, LAV_08, ER_08) ; indice foliaire (LAI) et rendement (Y, q/ha) observés en moyenne pour les 5 variétés

L'intensité de la contrainte dépend de la ressource disponible (réserve en eau du sol, pluviométrie, irrigation) et de son rythme de consommation (fonction de la croissance racinaire, du développement de la surface foliaire, de sa sensibilité à la contrainte hydrique et du comportement stomatique sous contrainte).

Comme il subsiste des incertitudes sur la réserve en eau du sol et son taux de remplissage, on propose également de mesurer l'indice foliaire à la floraison pour 1 ou 2 variétés témoins puis de recalibrer la description de l'état initial avec cette information avant de réaliser le diagnostic d'environnement. Les rendements habituellement obtenus sur une parcelle peuvent également être employés pour définir plus précisément la réserve utile.

Recherche d'idéotypes variétaux par milieu

Le modèle SUNFLO permet de tester la réponse du tournesol à des variations des traits morpho-physiologiques : pour différentes disponibilités en eau (sol, climat, irrigation), on peut évaluer

l'importance relative des critères de phénologie, de surface foliaire ou de comportement stomatique dans l'adaptation d'une variété à cette contrainte. Ainsi, Casadebaig et Debaeke (2008) ont montré l'importance de ce dernier caractère, peu connu et non mesuré en routine, pour expliquer les performances remarquables d'une variété comme Melody en sol superficiel de coteau.

Si l'on combine ces traits pour constituer des variétés synthétiques (sous réserve d'une variabilité génétique suffisante et d'une possibilité d'associer ces caractères en sélection), il est ainsi possible de tester *in silico* une liste variétale dans une gamme de situations (sol, climat, conduite).

Nous avons ainsi constitué une liste variétale virtuelle composée de 12 entrées combinant 2 précocités (E ; précoce ; L : tardif), 3 niveaux de surface foliaire (S : faible ; M : modérée ; L : forte) et 2 comportements stomatiques (E : économe ; P : productif), mise en test pendant 35 années sur 12 milieux variant par la profondeur de sol (S1 < S2 < S3) et le climat (Casadebaig et Debaeke, 2011).

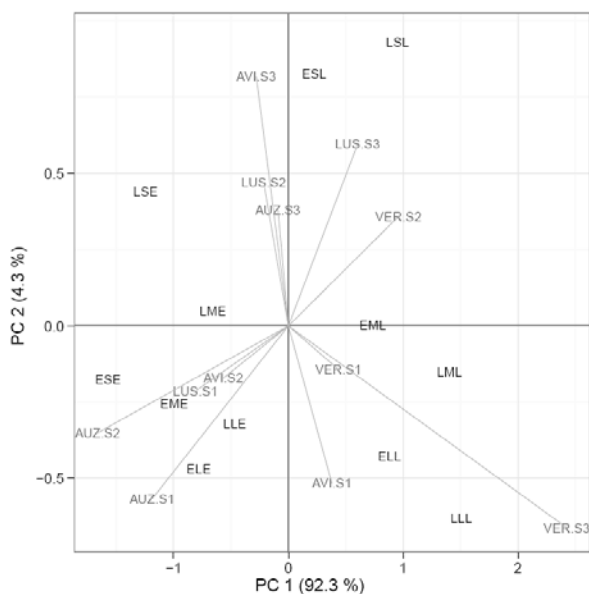


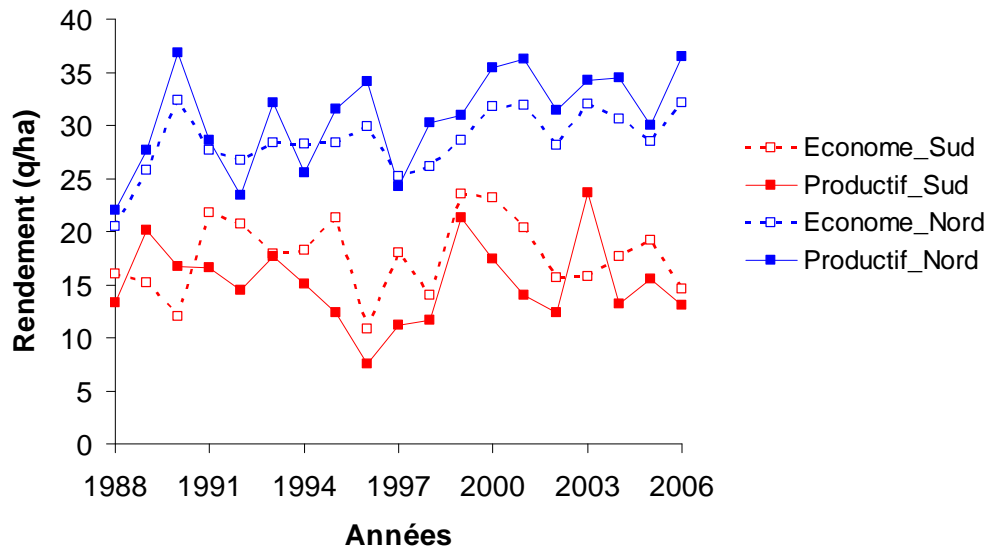
Figure 7: Représentation biplot issue d'un modèle d'analyse AMMI (additive main effects and multiplicative interaction). La probabilité d'un stress hydrique augmente ainsi : AVI > AUZ > LUS > VER et S1 > S2 > S3 (Casadebaig et Debaeke, 2011)

La Figure 7 met en évidence les corrélations qui existent entre types variétaux et environnements. Ainsi, dans les situations à faible contrainte hydrique (VER.S3), les variétés tardives (L), à surface foliaire modérée (M) à forte (L) et à fermeture stomatique tardive (L) seraient à conseiller. A l'inverse, en situation contraignante (AUZ.S1, AUZ.S2), les variétés précoces (E) à fermeture stomatique rapide (E), plus économes en eau, seraient à privilégier.

Ce type d'approche peut être utilisé pour la recherche d'idéotypes soit au démarrage d'un programme de sélection soit pour tester *a priori* différentes variétés ou différentes combinaisons de traits en vue de rechercher des variétés adaptées localement. La simulation permet de tester une série climatique assez longue pour définir un environnement donné

Comme on l'illustre sur la Figure 8, la simulation de 2 types variétaux différenciés vis-à-vis de la réponse à la contrainte hydrique (E, P) met en évidence des inversions de classement au sein d'un même environnement selon le scénario d'installation de la contrainte. Par ailleurs, on note bien que le type E est un idéotype pour la zone Sud alors que le type P est à rechercher en zone Nord.

Figure 8 : Rendement simulé de 2 types variétaux de tournesol (économe vs productif) testés dans 2 environnements pédoclimatique (Nord : sols profonds, climat océanique vs Sud : sols superficiels, climat méditerranéen) entre 1988 et 2006.

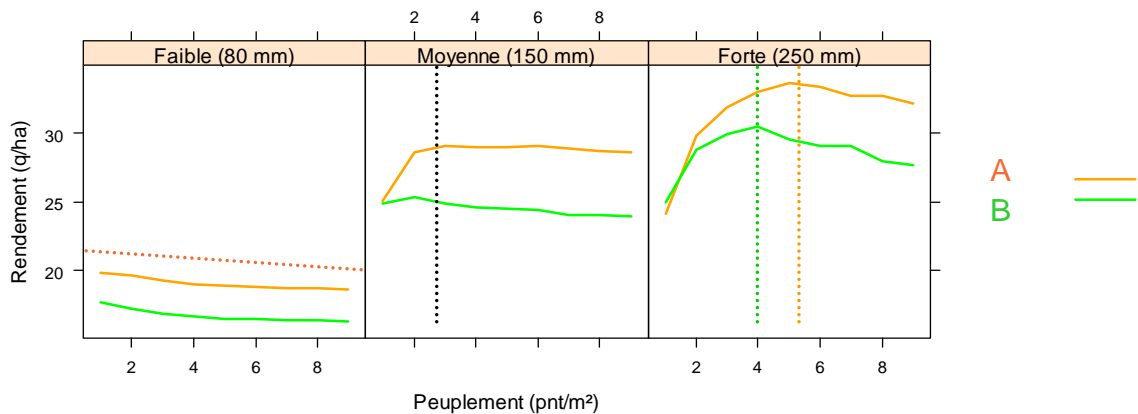


Adaptation de la conduite à la variété

Le modèle permet également de construire des courbes de réponse du rendement d'une variété à la variation de différents éléments de la conduite ou à différents itinéraires techniques.

On illustre sur la Figure 9 la nécessaire adaptation de la densité de peuplement pour 2 types variétaux différant par la surface foliaire totale (A : faible ; B : forte) testés sur 3 sols variant par la réserve utile (80, 150, 250 mm). On montre que les réponses à la densité de peuplement varient selon les sols et les types variétaux. En sol profond, on montre bien que l'optimum de densité pour le rendement se situe à 4 plantes/m² en B contre 5.5 en A. Les densités optimales sont d'autant plus faibles que la disponibilité du milieu en eau est limitée. On ne considère pas ici les risques de maladie et on fait l'hypothèse d'une répartition homogène des faibles densités sur la parcelle, ce qui n'est pas fréquent. Dans la pratique, les densités semées sont à moduler en fonction des risques de levée faible et hétérogène.

Figure 9 : Simulation de la réponse du rendement à la densité de peuplement pour 3 niveaux de réserve utile (80, 150, 250 mm) et 2 variétés d'architecture contrastée (surface foliaire A < B)



En conclusion, la simulation du comportement variétal en réponse à l'environnement modifié par la conduite permet d'envisager les applications suivantes dans le cadre de l'évaluation variétale :

- a) diagnostic des contraintes hydriques perçues dans chaque lieu d'essai (2 années GEVES puis 1 année Cetiom) via la mise en œuvre systématique du modèle sur les témoins agronomiques afin de porter un jugement sur le niveau de contrainte hydrique subi par le tournesol et résultant de la précocité, de la surface foliaire et de la réponse stomatique des variétés ;
- b) comparaison de la performance des variétés inscrites lors d'années climatiques contrastées par la réalisation d'expérimentations *in silico* intégrant les témoins variétaux ; ceci permet de comparer des variétés qui n'ont pas été évaluées expérimentalement pendant la même période ;
- c) recherche des aptitudes agronomiques des variétés inscrites par le CTPS à l'aide de simulations combinant variétés x milieux x itinéraires techniques, en vue de dégager des types variétaux ou des variétés adaptées à des contextes particuliers (notamment quelle variété et quelle conduite pour des milieux 'séchants', peu présents dans les réseaux actuels).

Conclusion

La représentation des IGEC s'appuyant sur un modèle de culture dynamique à paramètres variétaux constitue une approche originale. S'intégrant dans le dispositif actuel d'évaluation des innovations variétales, elle contribue à en améliorer l'efficacité. Les points forts sont les suivants :

- une démarche de phénotypage et d'évaluation du modèle conciliable avec le dispositif de post-inscription (nombre de variétés, caractérisation des sites);
- la possibilité de conduire des expérimentations numériques (listes variétales x combinaisons sol-climat-conduite) permettant de tester de nouvelles combinaisons non expérimentées.

Cependant, si le modèle parvient à classer des variétés à comportement très tranché, il manque de précision pour comparer des variétés moins différenciées en productivité. Ceci nous amène à progresser sur la structure du modèle, sa prise en compte des facteurs limitants et son paramétrage.

Au niveau de l'accessibilité, les efforts devront porter sur une meilleure adaptation du paramétrage actuel au traitement du flux régulier d'innovations variétales. Les deux paramètres génotypiques nécessitant une expérimentation en conditions contrôlées (seuils de réponse à contrainte hydrique) pourraient être acquis soit d'une manière plus automatisée (plate-forme de phénotypage haut-débit) soit par la recherche d'indicateurs du fonctionnement physiologique plus facilement mesurables (dosages biochimiques d'osmolytes). Des méthodes d'estimation algorithmiques pourraient également permettre d'utiliser des variables plus couramment mesurées (biomasse, indice foliaire) pour accéder indirectement à la valeur de ces paramètres.

L'amélioration de l'accessibilité passe aussi par des projets de développement d'outils opérationnels basés sur le modèle de simulation. Par exemple, le logiciel COLLECTO permet la simulation des combinaisons variété-milieu-conduite à l'échelle d'un territoire (Champolivier et al., 2011). Un autre logiciel est en développement avec pour objectif de simplifier et d'élargir le travail des prescripteurs de variétés par la conception de protocoles d'évaluation numériques.

A plus long terme, l'amélioration de la capacité de prédiction du modèle nécessitera la prise en compte de facteurs limitants additionnels, au premier rang desquels les maladies de fin de cycle qui contribuent fortement aux interactions G x E. Les formalismes représentant l'allocation de la biomasse ou la production d'huile pourraient également être repensés pour une modélisation plus mécaniste.

Indépendamment des formalismes du modèle, le développement de méthodes d'assimilation de données observées en cours de saison (ex. indice foliaire, interception lumineuse) permettrait

d'envisager un ajustement des variables d'entrée (incertaines ou indisponibles) pour une meilleure représentation de la situation simulée.

Remerciements

Cette étude a bénéficié des soutiens financiers du Ministère de l'Agriculture (MAAPRAT) dans le cadre de l'Appel à Projets 2007 du CTPS et de la convention INRA-PROMOSOL (programme « Productivité du Tournesol 3 »).

Références bibliographiques

- Agüera F., Villalobos F.J., Orgaz F., 1997. Evaluation of sunflower (*Helianthus annuus* L.) genotypes differing in early vigour using a simulation model. *European Journal of Agronomy* 7, 109-118.
- Boote K.J., Kropff M.J., Bindraban P.S., 2001. Physiology and modelling of traits in crop plants: implications for genetic improvement. *Agricultural Systems* 70, 395-420.
- Cabelguenne M., Debaeke P., Bouniols A., 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, soya and winter wheat. *Agricultural Systems* 60, 175-196.
- Casadebaig P., 2008. Analyse et modélisation dynamique des interactions génotype-environnement-conduite de culture : application au tournesol (*Helianthus annuus* L.). Thèse de doctorat, INP Toulouse, 195 p.
- Casadebaig P., Debaeke P., 2008. Exploring genotypic strategies for sunflower drought resistance by the means of a dynamic crop simulation model. *Proceedings of the 17th International Sunflower Conference, Cordoba (Spain), Vol.1*, 369-374.
- Casadebaig P., Debaeke P., 2011. Using a crop model to assess genotype-environment interactions in multi-environment trials. In: N. Halford, M. Semenov (Eds), *System Approaches to Crop Improvement. Aspects of Applied Biology* 107, 19-25.
- Casadebaig P., Debaeke P., Lecoeur J., 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., Guillioni L., Lecoeur 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* 151, 163-178
- Champolivier L., Debaeke P., Thibierge J., Dejoux J.F., Berger F., Casadebaig P., Ledoux S., Ludot M., Jouffret P., Lecomte L., Merrien A., Mestries E., Thiard J., Vogrincic C., Noël M., Caumes E., Edeline T., Provot M., 2011. Construire des stratégies de production adaptées aux débouchés à l'échelle du bassin de collecte. *Innovations Agronomiques* 14, 39-57.
- Chapman S., Hammer G., Meinke H., 1993. A sunflower simulation model. I. Model development. *Agronomy Journal* 85, 725-735.
- Debaeke P., Casadebaig P., Haquin B., Mestries E., Palleau J.P., Salvi F., 2010. Simulation de la réponse variétale du tournesol à l'environnement à l'aide du modèle SUNFLO. *OCL - Oléagineux, Corps Gras, Lipides* 17, 143-151.
- Foucteau V., El Daouk M., Baril C., 2001. Interpretation of genotype by environment interaction in two sunflower networks. *Theoretical and Applied Genetics* 102, 327-334.
- Hammer G.L., Kropff M.J., Sinclair T.R., Porter J.R., 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.
- Jeuffroy M.H., Barbottin A., Jones J.W., Lecoeur J., 2006. Crop models with genotype parameters. In: D. Wallach, D. Makowski, J.W. Jones (Eds), *Working with dynamic crop models – evaluation, analysis, parameterization and applications*. Elsevier, Amsterdam (The Netherlands), pp. 281-307.

- Lecoeur J., Poiré-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* 38, 246-259.
- Messina C.D, Boote K.J, Löffler P., Jones J.W., Vallejs C.J., 2006. Model-assisted genetic improvement of crops. In: D. Wallach, D. Makowski, J.W. Jones (Eds), *Working with dynamic crop models – evaluation, analysis, parameterization and applications*. Elsevier, Amsterdam (The Netherlands), pp. 309-336.
- Mestries E., Desanlis M., Seassau C., Moinard J., Debaeke P., Dechamp-Guillaume G., 2011. Impact de la conduite de culture sur les maladies du tournesol. *Innovations Agronomiques* 14, 91-108
- Meynard J.M., Jeuffroy M.H., 2006. Quel progrès génétique pour une agriculture durable ? *Dossiers de l'Environnement INRA* 30, 15-25.
- Pereyra-Irujo G.A., Aguirrezabal L.A., 2007. Sunflower yield and oil quality interactions and variability: Analysis through a simple simulation model. *Agricultural and Forest Meteorology* 143, 252-265.
- Todorovic M., Albrizio R., Zivotic L., Abi Saab M.T., Stöckle C., Steduto P., 2009. Assessment of AquaCrop, CropSyst, and WOFOST models in the simulation of sunflower growth under different water regimes. *Agronomy Journal* 101, 509-521
- van Eeuwijk F.A., 1995. Linear and bilinear models for the analysis of multi-environment trials. I. An inventory of models. *Euphytica* 84, 1-7.
- Villalobos F., Hall A., Ritchie J., Orgaz F., 1996. OILCROP-SUN: a development, growth and yield model of the sunflower crop. *Agronomy Journal* 88, 403-415.