

N° d'ordre :



INRA



CETIOM
Centre Technique Interprofessionnel
des Oléagineux Métropolitains



ONIDOL
Observatoire National
des Interactions
Diversité-Origine-Lieu

THÈSE

présentée

pour obtenir

LE TITRE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE TOULOUSE

Délivré par l'Institut National Polytechnique de Toulouse

École doctorale : Sciences écologiques, vétérinaires, agronomiques et bioingénieries

Spécialité : Agrosystèmes, écosystèmes et environnement

Par M. PIERRE CASADEBAIG

Analyse et modélisation des interactions génotype – environnement

– conduite de culture : application au tournesol (*Helianthus annuus*)

Soutenue le 4 avril 2008

devant le jury composé de :

Philippe Grieu	Professeur à l'ENSAT	Président
Philippe Debaeke	Directeur de recherche INRA	Directeur de thèse
Marie-Hélène Jeuffroy	Directeur de recherche INRA	Rapporteur
Françoise Lescourret	Directeur de recherche INRA	Rapporteur
Philippe Leterme	CETIOM / Professeur à l'ENSAR	Examineur
Patrick Vincourt	Directeur de recherche INRA	Examineur

Ce travail a été réalisé avec le support financier de l'INRA, du CETIOM et de l'ONIDOL.

J'estime toujours très délicat de *présenter* des remerciements, qui ne sont ni fonction du temps passé à échanger, ni fonction du degré d'implication dans ce projet... autant essayer faire passer ce sentiment de gratitude chronologiquement !

Je remercie donc les personnes qui m'ont accueilli en Janvier 2005 à Toulouse : merci Philippe (Debaeke) pour m'avoir fait confiance (et du coup laissé une grande autonomie) dans la conduite de ce sujet. Merci pour votre patience, calme, gentillesse et disponibilité durant ma «découverte» de l'agronomie. Merci Jérémie (Lecoeur), pour m'avoir peu à peu donné goût à ce type d'études durant ces dernières années !

Un franc merci du côté des financeurs de ce projet, l'INRA, le CETIOM et l'ONIDOL pour leur confiance dans ces approches, ainsi qu'au groupement PROMOSOL qui, par le financement du programme «Productivité» a soutenu le fonctionnement de la thèse. Merci également à Françoise Roux pour la gestion administrative des financements acrobatiques des doctorants ! Merci au personnel de l'UMR AGIR qui m'aura scientifiquement et informatiquement (merci Arezki !) hébergé les 4 années suivantes.

Autonomie, bibliographie, c'est bien joli, mais il faut bien (re)cadrer pour mieux avancer. Je remercie vivement Jérémie Lecoeur, Luc Champolivier, Daniel Wallach, Philippe Grieu, Pierre Maury, Nathalie Rousse pour leur aide et réponses apportées lors des comités de thèse.

Modèles, hypothèses et informatique c'est bien abstrait... l'été les concrétise à quelques pas du bureau. Je transmets un immense merci à toutes les personnes impliquées dans les expérimentations en champ et en serre : Didier Chesneau, Michel Labarrère, Colette Quinquiry, Didier Raffailac et Pierre Perrin principalement mais aussi les stagiaires d'un été que j'ai pu connaître et apprécier. Toutes les données n'ont pas été acquises simplement en trois années : je remercie chaleureusement Luc Champolivier et Felicity Vear pour la mise à disposition de données précieuses pour l'évaluation du modèle. Merci également aux sociétés Caussade Semences, Euralis/Soltis, Pioneer, RAGT et Syngenta Seeds pour avoir participé de près (essais de phénotypage) ou de plus loin en fournissant du matériel végétal.

Cette histoire est tout de même un peu cyclique ; après le traitement des données de la campagne estivale, il reste quelques mois pour troquer le chapeau contre la souris avant de la laisser tomber et filer dans la serre en fin d'hiver. Une petite escapade scientifique en novembre 2005 est venue raviver l'ambition : merci à l'ASEDIS-SO d'avoir soutenu ma participation au congrès InterDrought II à Rome.

Finalement, on parvient ainsi jusqu'au moment de semi-isolement lié au rassemblement de ses idées et à la rédaction de ce travail. J'en profite pour remercier mes amis doctorants (Célia, Clémentine, Héloïse, Lucie, Guillaume & Laurent)... ..devenus docteurs (Estelle, Laure, Pauline, Bertrand, Matthieu !) pour leur sourires, bonne humeur et bonne cuisine ! Merci tout autant à mes amis de toujours (Béatrice, Benjamin, Emilien, Paul...), pour avoir toujours montré que la biologie était éminemment partageable, au moins autant que les chouettes repas ! Plus sérieusement, je tiens aussi à remercier les personnes qui m'ont guidé et soutenu pour la rédaction et préparation de la soutenance : respectueux merci à Patrick Vincourt pour ces rapides mais denses cours de statistique et à Magali Willaume, Jean-Noël Aubertot, Jacques-Eric Bergez, Robert Faivre, Eric Justes, pour leur aide, parfois très ponctuelle mais cruciale à ce moment.

Enfin, merci à ma famille d'avoir supporté les périodes d'absence de nouvelles et d'avoir retourné des encouragements à ce moment ! Merci Adeline, pour des raisons qui ne tiennent qu'à toi.

Par précaution, merci à toutes les personnes qui ont finalement interagit avec moi, difficilement quantifiable, mais la résultante l'est.

Table des matières

I	Introduction, matériels et méthodes	13
1	Position du problème	15
2	Cahier des charges et démarche adoptée	19
2.1	Un besoin d'évaluation des variétés dans des conditions environnementales fluctuantes	19
2.2	Cahier des charges d'une évaluation assistée par modèle	21
2.2.1	Contraintes de ce type d'usage sur la forme du modèle impliqué . .	21
2.2.2	Démarche de développement d'un modèle de culture à paramètres génotypiques	21
3	Matériels et méthodes	27
3.1	Méthodologie de mesure des variables d'états ou d'entrée	27
3.1.1	Mesures de variables environnementales	27
3.1.2	Mesures de variables biologiques	28
3.2	Expérimentations impliquées dans le développement du modèle	31
3.2.1	Expérimentations réalisées au champ	31
3.2.2	Expérimentations réalisées en serre	34
3.3	Expérimentations impliquées dans l'évaluation du modèle	35
3.4	Méthodologie logicielle et statistique utilisée	35
3.4.1	Architecture logicielle	35
3.4.2	Sélection de modèle	36
II	Développement du modèle de culture	37
4	Présentation de la structure du modèle	39
5	Contraintes environnementales limitant la production potentielle	41
5.1	Effet de la température sur le développement et la croissance du couvert .	41
5.1.1	Phénologie	41
5.1.2	Incidence de la température sur la croissance	45
5.2	Incidence de la lumière sur la croissance et la sénescence des limbes	45

5.2.1	Croissance	45
5.2.2	Sénescence	47
5.3	Effet de l'eau sur le couvert	49
5.3.1	Modélisation du bilan hydrique	49
5.3.2	Incidence du déficit hydrique sur la croissance et la consommation en eau	51
5.3.3	Incidence du déficit hydrique sur la sénescence foliaire	61
5.4	Effet de l'azote minéral sur la croissance du couvert	64
5.4.1	Modélisation du bilan azoté	64
5.4.2	Incidence d'une carence azotée sur la croissance	66
6	Architecture et interception lumineuse	73
6.1	Modélisation de la surface foliaire active du couvert	73
6.1.1	Introduction	73
6.1.2	Matériels et méthodes	74
6.1.3	Résultats et discussion	80
6.1.4	Conclusion	81
6.2	Calcul de l'efficience d'interception de la culture	82
7	Production et allocation de la biomasse, qualité de la graine	85
7.1	Modélisation de l'accumulation de biomasse	85
7.2	Allocation de la biomasse vers les akènes	86
7.2.1	Variabilité génotypique	87
7.2.2	Variabilité environnementale	88
7.2.3	Modélisation et évaluation	89
7.3	Modélisation de la teneur en huile des akènes	93
7.3.1	Physiologie	93
7.3.2	Modélisation	94
7.3.3	Evaluation	95
8	Synthèse de la structure du modèle	97
III	Évaluation de la représentation des interactions génotype × environ- nement	99
9	Performances du modèle actuel et progrès par rapport à la version initiale	103
9.1	Phénologie	103
9.2	Indice foliaire	106
9.3	Biomasse et rendement	107
9.4	Teneur en huile	109

10 Représentation de la variabilité identifiée sur un réseau d'essai	111
10.1 Performances générales du modèle	112
10.2 Représentation des effets environnementaux et variétaux moyens	114
10.2.1 Effet environnemental	114
10.2.2 Effet variétal	117
10.3 Analyse de l'interaction $G \times E$ sur les réseaux d'essais observé et simulé	118
10.3.1 Décomposition de l'interaction $G \times E$	119
10.3.2 Part des modalités des facteurs environnementaux et variétaux dans l'interaction $G \times E$	121
10.3.3 Niveau de stabilité des différents génotypes expérimentés	122
11 Synthèse du chapitre	125
IV Sensibilité, paramétrage et utilisation du modèle	127
12 Paramétrage du modèle de culture	129
12.1 Synthèse du paramétrage génotypique	129
12.2 Analyse de sensibilité	133
12.2.1 Matériel et méthode	133
12.2.2 Résultats : facteurs influençant le LAI, le rendement et la teneur en huile	135
12.2.3 Conséquences de l'analyse de sensibilité sur le processus de phé- notypage	138
12.3 Analyse de stabilité	139
12.3.1 Matériel et méthodes	140
12.3.2 Résultats quand à la stabilité des paramètres génotypiques du modèle	142
13 Application du modèle à l'évaluation de scénarios techniques	145
13.1 Utilisation du modèle pour moduler une conduite de culture : la date de semis	145
13.1.1 Matériels et méthodes	146
13.1.2 Résultats	147
13.2 Scénarios d'adaptation de variétés virtuelles à différents environnements réels	153
13.2.1 Matériel et méthodes	155
13.2.2 Résultats : performance simulée de 12 variétés virtuelles dans 12 pédoclimats	158
V Synthèse	167

14 Améliorer la méthode de modélisation ?	171
14.1 Contextes de choix de formalismes	171
14.2 Conséquences du type de formalisme sur la capacité de prédiction	171
15 Quels aspects améliorer dans le modèle actuel ?	173
15.1 Une révision du paramétrage	173
15.1.1 Une optimisation globale des paramètres estimés	173
15.1.2 Quantifier le gain apporté par le paramétrage génétique	173
15.2 Des points prioritaires pour poursuivre le développement	174
15.2.1 Allocation de biomasse vers les parties récoltées	174
15.2.2 Effet d'une contrainte hydrique sur la teneur en huile de l'akène .	175
15.2.3 Progression du front d'enracinement du couvert	175
15.2.4 Intégration des effets de contraintes biotiques dans le modèle . . .	175
15.3 Points secondaires d'amélioration du modèle	176
15.3.1 Simulation de la date de maturité physiologique	176
15.3.2 Réduction de la capacité photosynthétique sous contrainte	176
16 Quels développements pour la fonction d'évaluation variétale ?	177
Références bibliographiques	195

Table des figures

5.1	Evaluation de la prédiction de la durée de la phase de levée et de la date de floraison	45
5.2	Evaluation de la représentation de l'effet de la lumière sur la sénescence à la floraison	48
5.3	Evaluation d'une hypothèse de l'effet de la contrainte hydrique sur la sénescence	63
5.4	Evaluation du modèle de bilan azoté	67
5.5	Evaluation de la représentation de contraintes azotées	69
5.6	Evolution de la teneur en azote pour 2 variétés dans 2 situations expérimentales.	71
6.1	Ajustements de profils foliaires différents entre génotypes	75
6.2	Evaluation d'hypothèses de modélisation de la surface foliaire	80
6.3	Impact du modèle de surface foliaire sur la prédiction de l'efficacité d'interception	83
7.1	Evaluation de la qualité de prédiction de la biomasse	86
7.2	Evolution de l'indice de récolte avec l'année d'inscription de la variété	87
7.3	Modèle linéaire d'évolution de l'indice de récolte	88
7.4	Evaluation d'un modèle statistique de prédiction de l'indice de récolte	91
7.5	Evaluation comparée de deux formalismes de prédiction de l'indice de récolte	92
7.6	Paramétrage du modèle de teneur en huile	95
7.7	Evaluation du modèle de teneur en huile	96
9.1	Evaluation de la simulation de la date de levée et de floraison	105
9.2	Evaluation de la qualité de prédiction du LAI (données externes)	106
9.3	Evaluation de la qualité de prédiction du LAI (données externes)	108
9.4	Evaluation de la prédiction de la teneur en huile moyenne	110
9.5	Qualité de prédiction de la teneur en huile des grains selon la date de semis.110	
10.1	Evaluation de l'incertitude des données d'entrées sur la performance	113
10.2	Evaluation de la simulation de la teneur en huile sur le réseau d'essai	113
10.3	Evaluation de la simulation du rendement sur le réseau d'essai	115
10.4	Distribution de l'erreur quadratique moyenne de prédiction du rendement	116

10.5	Evaluation de la prise en compte de l'effet « environnement » sur le réseau d'essai	117
10.6	Evaluation de la prise en compte de l'effet variétal sur le réseau d'essai . .	118
10.7	Représentation graphique de la variation de performance des 20 variétés dans le réseau	120
10.8	Ecovalences environnementales calculées pour les 23 situations	122
10.9	Variances environnementales et performance moyenne sur le réseau	123
12.1	Variation simulée du rendement en réponse à une variation de 16 facteurs d'entrée du modèle	136
12.2	Sensibilité de 3 variables d'état à une variation des facteurs d'entrée . . .	138
13.1	Comparaison des rendements moyens départementaux sur 17 ans simulés et observés	148
13.2	Variabilité environnementale de la réponse du rendement moyen à la date de semis	150
13.3	Variabilité de la réponse du rendement (moyenne sur 25 ans) à la date de semis, pour 3 types de sol et 2 précocités variétales	151
13.4	Pertes de rendement simulées selon la date de semis	153
13.5	Variabilité génotypique identifiée pour 3 caractères de résistance à la sécheresse	156
13.6	Tendances climatiques sur les 4 sites retenus	157
13.7	Simulation de la performance de 12 variétés virtuelles dans 12 environnements pédoclimatiques	159
13.8	Performance moyenne sur 35 ans de 8 variétés virtuelles dans 12 environnements	161
13.9	Risque maximum d'un écart de performance selon la performance moyenne des 12 variétés virtuelles	164

Liste des tableaux

3.1	Situations constitutives de la base de données « développement »	33
3.2	Synthèse des trois jeux de données utilisés dans le développement et l'évaluation du modèle	35
5.1	Date thermique des stades phénologiques pour 20 géotypes	43
5.2	Evolution de la densité d'enracinement en fonction de la profondeur	51
5.3	Paramétrage génotypique de la réponse à une contrainte hydrique	62
7.1	Paramétrage du modèle statistique d'estimation de l'indice de récolte.	91
9.1	Synthèse des situations constitutives de la base de données « CETIOM »	104
10.1	Synthèse des situations constitutives du réseau d'essai multilocal 2000-01	111
10.2	Analyse de variance à deux facteurs pour le rendement sur le réseau d'essai expérimental	119
10.3	Tables d'analyse de variance comparée des réseaux d'essais observé et simulé	120
12.1	Présentation du paramétrage génotypique retenu dans le modèle de culture	130
12.2	Présentation résumée de la méthode de phénotypage pour la détermination des paramètres génotypiques du modèle.	131
12.3	Environnements d'évaluation de la sensibilité des réponses du modèle	135
12.4	Caractéristiques des essais de phénotypage des variétés	141
12.5	Caractéristiques pédoclimatiques des expérimentations mobilisées pour estimer la variabilité environnementale des paramètres génotypiques	141
12.6	Coefficients de variation moyens des paramètres génotypiques dans 4 milieux éligibles pour le phénotypage	142
12.7	Analyse de variance à deux facteurs de la date de floraison	143
12.8	Variabilité environnementale des paramètres architecturaux de 5 géotypes	143
13.1	Table d'analyse de variance du dispositif expérimental simulé	148
13.2	Assemblage des paramètres génotypiques constitutifs des 12 variétés virtuelles	156
13.3	Réserves utiles caractérisant le dispositif expérimental virtuel d'évaluation variétale	158
13.4	Variances et significativité des effets et interactions en jeu sur le rendement par pédoclimat	160

13.5 Identification des 4 idéotypes les plus performants dans chaque pédoclimat 163

Première partie

Introduction, matériels et méthodes

1 Position du problème

Ces dernières années, les débouchés de la culture de tournesol se sont diversifiés d'un point de vue industriel (lipochimie, biomatériaux) et énergétique. Les années 2005 - 2007 ont vu la production d'huiles végétales en Europe stagner autour de 10 Mt, alors que la consommation a doublé du fait de leur conversion en diester (Béghin, 2008). En France, la politique d'incorporation progressive mais obligatoire de biocarburants¹ dans les carburants d'origine fossile (7 % d'ici 2010) renforce la tendance vers une hausse de la demande en huile végétale. Ce déséquilibre entre offre et demande peut être en partie tenu responsable des prix exceptionnellement élevés atteint par l'huile de tournesol fin 2007, soit plus de 180 % de hausse depuis l'année précédente. Parallèlement, le potentiel de production constaté en sélection a progressé régulièrement au rythme de 1.3 % par an (Vear et al., 2003) entre 1970 et 2003, pour un potentiel (en petite parcelle, < 100 m²) actuellement estimé à 60 q/ha. En dépit de ces atouts, force est de constater que les surfaces nationales de tournesol ont diminué de 42 % de 1990 à 2006 (SCEES²). En 2007, 525 000 ha de tournesol étaient cultivés en France (-19 % par rapport à 2006), avec une part croissante de tournesol oléique (2/3 de la sole) sous contrat alimentaire ou énergétique.

Ce constat peut s'expliquer par une marge brute insuffisante au regard d'autres productions (Desbois and Legris, 2007) et par une image de culture à bas niveaux d'intrants chimiques et minéraux qui peut décourager certains organismes d'approvisionnement. De ce fait, depuis la réforme de la PAC en 1992, la culture a tendance à être restreinte aux conditions pédoclimatiques difficiles (sols peu profonds, Sud de la France, situations non irriguées) où la réponse à l'intensification est limitée. A ceci s'est ajouté un désintérêt de nombreux agriculteurs pour une culture jugée peu technique en dépit d'atouts agronomiques (précédent favorable pour le blé), environnementaux (peu de pesticides, pas d'irrigation, peu de fertilisation azotée) et esthétiques (valeur paysagère). Pour ces raisons, le rendement de la culture, après une hausse régulière jusqu'au début des années 90, plafonne actuellement entre 20 et 25 quintaux par hectare dans les principales régions de production en France (SCEES). D'autres facteurs limitants sont invoqués également pour expliquer ces faibles rendements (sécheresses fréquentes, développement généralisé des maladies cryptogamiques comme le phomopsis et le phoma « pieds secs »).

Le différentiel entre rendement réel et rendement permis par le progrès génétique est surprenant et semble spécifique au tournesol. Il contribue ainsi à fragiliser la place du

1. le biodiesel représentant 78 % de la filière en France

2. Service Central des Enquêtes et Etudes Statistiques (SCEES) du Ministère de l'agriculture et de la pêche.

tournesol dans l'assolement en rognant d'autant plus la rentabilité économique de la culture et plus généralement dans la filière.

Indépendamment du progrès génétique réalisé, la performance d'un génotype est très variable selon les conditions pédoclimatiques dans lequel il est cultivé et l'itinéraire technique auquel il est soumis : on parle ainsi d'interactions entre le génotype, l'environnement (sol, climat, bioagresseurs) et la conduite de culture (IGEC). L'évolution du contexte de production, par le déplacement des zones de cultures et le réchauffement climatique (Ciais et al., 2005), renforce l'importance à accorder à l'adaptation variétale locale plutôt que générale. Si l'adaptation spécifique peut apparaître comme un frein au développement d'une variété, car son créneau de marché est alors limité à un ensemble réduit d'environnements (niche), le génotype adapté localement a toutes les chances de révéler un niveau de performance plus élevé (Barbottin, 2004).

En ce sens, il serait possible d'espérer un gain de productivité par une évaluation variétale intégrant les aspects d'adaptation spécifique d'un génotype (ou de ses caractéristiques) à un contexte de production donné. Plus concrètement, dans le contexte de sélection actuel, même en disposant d'un génotype performant, certains choix « génotype-milieu-conduite » pourraient se révéler bien plus intéressants que d'autres en termes de rendement ou de teneur en huile. Ainsi, la brusque évolution des prix de l'huile dans un contexte de production jusqu'à présent tourné vers l'extensification a toutes les chances de déboucher sur des choix génotype-milieu-conduite maximisant la marge brute, alors que ce critère a peu été évalué jusqu'à présent pour le tournesol. Dans le cas du blé, il a d'ailleurs été démontré que, selon que le contexte de prix du blé, les couples variété x itinéraire technique les plus intéressants étaient très différents pour de bas niveaux d'intrants (Félix et al., 2002; Loyce et al., 2001).

Différents outils, allant de l'expérimentation multi-environnement à l'analyse biométrique permettent l'identification des caractéristiques environnementales et variétales liées à la performance de l'agrosystème. En revanche, ces outils restent de fait soumis à des conditions environnementales non contrôlées et à l'évaluation simultanée d'un nombre restreint de combinaisons génotypes x environnements, entraînant une faible capacité prédictive. Le développement de modèles de culture mécanistes peut être perçu comme un moyen d'intégration de connaissances agronomiques, écophysiologiques et physiologiques permettant de comprendre et d'étudier un agrosystème d'un point de vue difficilement accessible par la seule expérimentation. Ce type de modèle permet de simuler la réponse d'une culture au milieu (caractéristiques permanentes ou états engendrés par l'application d'une technique culturale) et ont aujourd'hui atteint une maturité telle qu'on peut les utiliser pour de nombreux objectifs, dont la prévision de l'influence de traits physiologiques sur la productivité (Boote et al., 1996; Agüera et al., 1997; Hammer et al., 2002).

Parmi les trois éléments caractérisant un choix variété-milieu-conduite, la variété apparaît comme le facteur le plus facilement contrôlable par l'exploitant. Or, dans les modèles de culture actuels, la représentation de ce qui fait la spécificité d'une variété a

tendance à être en retrait par rapport à celle de l'environnement (facteurs limitants et réponse de la plante). La représentation de la variabilité génétique au travers du paramétrage des modèles de culture constitue aujourd'hui un front de recherche en modélisation agronomique (Shorter et al., 1991; Boote et al., 2003; Hoogenboom et al., 2004; Jeuffroy et al., 2006).

C'est pourquoi, l'objectif principal de l'étude qui suit est le développement et l'évaluation d'un modèle de culture pour le tournesol, capable d'analyser et de prévoir le comportement de différents génotypes dans des environnements contrastés (eau et azote), c'est-à-dire de générer des IGEC dans le système simulé. D'autre part, en vue d'une utilisation liée à l'évaluation variétale, le modèle sera construit de manière à pouvoir facilement intégrer la représentation du flux de variétés nouvellement sélectionnées et inscrites au catalogue officiel géré par le CTPS³. Pour cela, il s'agit de minimiser le nombre de caractéristiques nécessaires pour décrire une variété et apprécier sa valeur agronomique.

3. Comité Technique Permanent de la Sélection

2 Cahier des charges et démarche adoptée

2.1 Un besoin d'évaluation des variétés dans des conditions environnementales fluctuantes

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 (abiotiques, biotiques), soit dans celui de diverses qualités technologiques renforce le besoin d'une activité d'évaluation variétale multi-environnements et multi-objectifs.

L'activité d'évaluation du comportement des génotypes est pratiquée aux différentes étapes du processus de création et de diffusion des innovations variétales. Trois grandes actions sont identifiables au cours de ce processus : il s'agit de trier, positionner ou connaître les génotypes ([Lecomte, 2005](#)).

Trier : Au démarrage d'un programme d'amélioration génétique se pose la question des critères (traits morphologiques, phénologiques et physiologiques) à privilégier dans le processus de sélection en vue d'une adaptation aux environnements « cibles » (Target Population of Environments – ([Allen et al., 1978](#); [Podlich et al., 1999](#))) ces derniers étant souvent des milieux (sol, climat), parfois des modes de production (agriculture biologique). Tout au long de la sélection, un choix de plantes est réalisé parmi des milliers d'autres (pépinières), sur des critères définis au départ (résistance aux maladies, précocité, port de la plante...); le nombre de milieux pédo-climatiques et de conduites dans lesquels sont comparées les plantes s'accroît au cours de ces cycles successifs de sélection. On passe également de plantes isolées à des peuplements, le rendement étant évalué en fin de sélection.

Positionner : En fin de sélection, et dans le cadre de la procédure d'inscription officielle, est réalisée une évaluation multi-locale (8-10 essais par région de production) pendant 2 ans pour la plupart des matériels candidats ([C.T.P.S., 2005](#)), dans le but de caractériser la valeur agronomique et technologique (VAT) des génotypes. En 2006, ceci a concerné 90 essais pour le tournesol (en écartant les essais spécifiques dédiés à l'évaluation du comportement face aux maladies), où étaient comparés environ 70 génotypes (en 1ère année) et 45 génotypes (en 2ème année), chaque génotype étant évalué sur 32 essais (sur 2 ans). Les essais sont conduits en micro-parcelles (30 m²) répétées 3 fois.

Connaître : Enfin, les prescripteurs (instituts techniques, coopératives...) cherchent à préciser le mode d'emploi des variétés à l'échelle régionale et les moyens d'adapter

leur conseil variétal à l'évolution du contexte économique, réglementaire, climatique... (Mestries and Jouffret, 2002). Des évaluations plus localisées sont alors réalisées pour les variétés inscrites chaque année. Ainsi par exemple, pour le tournesol, le CETIOM¹ conduit chaque année, en partenariat avec les Chambres d'Agriculture et les organismes stockeurs, 90-100 essais sur 40-50 sites qui lui permettent d'évaluer les performances des inscriptions de l'année (env.20-30 variétés classiques et oléiques, organisées en 2 séries de précocité). La finalité de ces essais est de produire un conseil variétal par grandes zones agro-climatiques, conseil qui émane d'un outil logiciel disponible sur le web (Oléov@r, www.cetiom.fr).

Les interactions variété-milieu-conduite de culture peuvent être un handicap pour l'inscription des variétés en raison de fortes variations dans les performances. A propos des interactions GE, Eisemann et al. (1990) distinguent trois stratégies : les ignorer, les éviter ou bien les exploiter. Dans ce dernier cas, s'il s'agit de variétés inscrites, la connaissance de ces interactions peut être valorisée pour le conseil.

Différentes difficultés peuvent être identifiées sur les deux types de réseaux d'essais. Sur le réseau d'inscription, deux années d'évaluation pour les variétés qui seront inscrites limitent la variabilité climatique prise en compte. La représentation insuffisante des milieux et des conduites qui caractérisent la culture de tournesol aujourd'hui (situations de contrainte hydrique) a tendance à sous évaluer la rusticité des variétés. Enfin, un diagnostic agronomique permettrait d'évaluer la représentativité du réseau qu'il s'agisse d'un jugement une année donnée ou d'un recul périodique sur la composition de ce réseau par rapport aux situations de production qui constituent la cible pour les variétés commercialisées (Foucteau et al., 2001).

Ces difficultés sont également présentes sur le réseau de post-inscription, qui dispose d'une seule année d'évaluation mais également d'un nombre d'essais en sol superficiels assez faible, limitant la qualité d'un conseil variétal tourné vers ces milieux. Le nombre de géotypes évalués dans ce type de réseau se restreint à ceux que les obtenteurs pensent développer, le choix du matériel à évaluer est ainsi rendu délicat. Faute de ressources suffisantes en temps, la caractérisation du phénotype des variétés est souvent limitée aux caractéristiques de précocité, tolérance aux principales maladies et richesse en huile, même si la surface foliaire est mesurée sur certains essais. D'autres caractéristiques (réponse au déficit hydrique, architecture) pourraient enrichir les données à la base d'outils de préconisation variétale. De plus, la nécessité d'un référencement impose une activité en flux tendu, laissant également peu de temps pour l'analyse, les comparaisons inter-régionales et la valorisation de données additionnelles.

Un modèle de culture à paramètres génotypiques pourrait permettre de conforter et de compléter l'analyse des informations disponibles via ces deux réseaux d'essais. En premier lieu, en permettant un diagnostic à posteriori des essais réalisés, par la fourniture d'indicateurs agro-climatiques caractérisant le site et les conditions subies

1. Centre Technique des Oléagineux Métropolitains

par les principaux types variétaux. D'autre part, par la possibilité d'étendre un réseau : au niveau variétal, en comparant de manière virtuelle dans un même milieu des variétés évaluées dans deux essais ou deux années différentes ou bien au niveau environnemental, en explorant une gamme de milieux plus large, si les deux campagnes d'évaluation ont été trop similaires.

2.2 Cahier des charges d'une évaluation assistée par modèle

2.2.1 Contraintes de ce type d'usage sur la forme du modèle impliqué

La mise en œuvre d'un modèle de culture répondant aux besoins précédemment exposés a des conséquences sur la manière de le concevoir. L'adéquation du modèle aux besoins de l'évaluation variétale résulte d'une part de sa qualité de prédiction mais également de ses possibilités de mise à jour au regard des innovations variétales. Ces deux aspects (prédiction et facilité de paramétrage) sont liés aux formalismes utilisés dans le modèle. Ainsi, la qualité de prédiction du modèle résulte de nombreux éléments : la qualité des données d'entrée, les facteurs environnementaux pris en compte, la description des réponses de la plante aux contraintes – éventuellement différentes entre variétés –, la robustesse du paramétrage et la nature des formalismes utilisés dans le modèle. Ces questions sont au cœur du chapitre qui détaille les hypothèses abordées pour la construction du modèle. En revanche, la facilité de paramétrage de nouvelles variétés dépend autant du nombre et du type de paramètres utilisés dans les formalismes que des méthodes pour acquérir ces paramètres.

Dans le cadre d'une évaluation assistée par modèle il convient donc d'une part de limiter au maximum le nombre de paramètres décrivant une variété, sans pénaliser pour autant la capacité de prédiction du modèle et d'autre part d'utiliser un paramétrage génotypique basé sur des valeurs mesurées. Ce type de paramétrage permet de satisfaire à la fois des critères de qualité de prédiction (les mesures représentent directement le fonctionnement de la plante) et permet d'imaginer des méthodes de phénotypage simples. Ces paramètres mesurables traduisent explicitement les caractères sur lesquels va porter le tri des variétés. Le choix des formalismes devrait être tel qu'ils puissent être paramétrables directement, et non pas seulement par optimisation des sorties (Jeuffroy et al., 2006). Concrètement, le modèle de culture devra être accompagné d'une liste de paramètres génotypiques et d'une proposition de protocoles expérimentaux pour les acquérir.

2.2.2 Démarche de développement d'un modèle de culture à paramètres génotypiques

Nous avons donc choisi d'engager une démarche basée sur la modélisation. Un modèle est une description partisane du système Sol-Plante-Atmosphère qui permet, à travers les formalismes le composant, de générer une interaction entre la plante et son environ-

nement sous l'action des techniques culturales.

Les modèles de culture sont constitués d'un ensemble de relations mathématiques décrivant le fonctionnement de l'agrosystème de manière dynamique, dont le pas de temps est le plus souvent journalier (Whisler et al., 1986). Ils comprennent un ensemble de variables d'entrée (climat journalier, techniques culturales, état initial du système au démarrage de la simulation), de paramètres (constantes des équations mathématiques), de variables d'état (les variables décrivant le système chaque jour, par exemple la biomasse aérienne de la culture), et de variables de sortie (en bout de chaîne de simulation) comme le rendement à la récolte, la teneur en huile (Barbottin, 2004; Brisson et al., 2006). Si la représentation de la plante intègre des différences entre génotypes, le modèle peut générer des interactions entre ces génotypes et l'environnement (IGE), bien qu'elles ne soient pas explicitement incluses dans le modèle (Slafer, 2003). C'est par exemple l'interaction entre la sensibilité génotypique à la contrainte et le type de contrainte hydrique qui pourra expliquer des différences de comportement d'un même génotype dans des environnements variés.

Selon la nature des variables d'état décrites dans le modèle et les équations mathématiques simulant leur évolution, on distingue les modèles de type « mécaniste » et les modèles de type « empirique » (Monteith, 1996; Passioura, 1996; Whisler et al., 1986). Les premiers décrivent les processus tels que l'on suppose qu'ils se déroulent dans la plante (transpiration, photosynthèse...) et les seconds font appel à des relations « court-circuitant » les processus biologiques, par exemple une relation directe entre le déficit hydrique du sol et le rendement de la culture. On parle également de modèles « fonctionnels » pour traduire une position intermédiaire entre ces 2 extrêmes (Brisson et al., 2003).

Les modèles de culture développés pour le tournesol

Les modèles de culture développés pour le tournesol jusqu'à présent (Steer et al., 1993; Chapman et al., 1993; Villalobos et al., 1996; Pereyra-Irujo and Aguirrezabal, 2007) sont des hybrides entre ces deux types. Ils ont tous comme base un cadre assez empirique, où la production de biomasse est décrite en combinant différentes efficacités de conversion de l'énergie selon le formalisme énergétique de Monteith (1977). Dans ce cadre, une fraction de l'énergie radiative incidente est interceptée par le couvert (efficacité d'interception, dépendante de la surface foliaire), puis cette énergie interceptée est convertie en biomasse (efficacité biologique représentant la photosynthèse). Ce cadre conceptuel sera détaillé dans la partie II traitant du développement du modèle.

Pour pouvoir prédire le comportement de différents génotypes en conditions environnementales fluctuantes, les modèles de culture déjà développés ne sont pas utilisables en l'état. D'une part, ces modèles ont été développés pour être appliqués dans des environnements bien différents des conditions françaises (Australie, Argentine, Sud de l'Espagne); de ce fait certains de leurs formalismes ne conviendraient pas à représenter

les performances des génotypes sur l'aire de culture du tournesol et la hiérarchie des facteurs limitants rencontrés. C'est notamment le cas du modèle de [Pereyra-Irujo and Aguirrezabal \(2007\)](#), qui utilise principalement le rayonnement comme facteur limitant de la production et de la qualité des graines. Par ailleurs, l'effet des contraintes azotées sur la culture n'est inclus que dans le modèle de [Villalobos et al. \(1996\)](#), mais d'une manière très détaillée (pour chaque compartiment de biomasse : feuilles, tiges, racines, capitule) limitant ainsi la facilité d'introduire un facteur génotypique pour cette réponse. L'utilisation de paramètres génotypiques n'est clairement définie que dans le modèle de [Villalobos et al. \(1996\)](#), mais la complexité du modèle a rendu nécessaire l'utilisation de méthode d'optimisation pour estimer leurs valeurs (comme pour l'ensemble des modèles appartenant à la famille CERES). C'est ce dernier point qui limite le plus l'utilisation d'un modèle existant comme base de départ pour un nouveau modèle à paramètres génotypiques : si ce type de paramétrage existe, il n'a pas été pensé de manière conjointe à un phénotypage en champ. Il paraît ainsi plus raisonnable de partir d'une base de modèle simple et éprouvée et d'y introduire un paramétrage génotypique répondant au cahier des charges explicité précédemment.

Des modèles de culture génériques ont également été développés et appliqués au tournesol (EPICphase, [Cabelguenne et al. \(1999\)](#); STICS, [Brisson et al. \(2003\)](#)). Plus encore que pour les modèles spécifiques, le paramétrage variétal accessible reste très limité aux grandes phases phénologiques et il est très dépendant d'une optimisation statistique souvent peu robuste ([Lorin, 2003](#)).

Vers le développement d'un nouveau modèle pour le tournesol

L'analyse du comportement agronomique de variétés de tournesol appartenant à différentes générations de sélection ([Debaeke et al., 2003](#)) à travers le cadre de modélisation présenté précédemment ([Monteith, 1977](#)) a permis de quantifier la variabilité phénotypique existant dans le système. Cette étude confirme l'importance de (i) la surface foliaire et de son contrôle (persistance et efficacité) après floraison, (ii) de la répartition spatiale de cette surface (profil foliaire) et (iii) de la phénologie (durée de la phase floraison-maturité). Cette caractérisation a donné naissance à un modèle de culture pouvant représenter le potentiel de performance du tournesol, avec une porte d'entrée au niveau variétal ([Debaeke et al., 2004](#); [Poire-Lassus, 2005](#)). Une version préliminaire de ce modèle a d'ailleurs été utilisée pour estimer les potentiels de rendement du tournesol à l'échelle d'un bassin de production en Charente-Maritime, avec des résultats encourageants ([Guyot, 2004](#)). C'est cette version qui sera utilisée dans cette étude comme base de modélisation de départ et que l'on désignera par « modèle initial ». Ce modèle est construit autour de 4 modules : phénologie, surface foliaire et interception lumineuse, production de biomasse et de grains et bilan hydrique. La variété est prise en compte dans les trois premiers modules à travers une série de paramètres génotypiques : l'originalité de ce modèle tiens à la représentation précise de l'architecture de la partie aérienne

et à la représentation d'une allocation de biomasse différente entre variétés.

Démarche originale de paramétrage génotypique

Deux étapes peuvent être distinguées pour représenter le lien entre un phénotype (rendement, par exemple) et un génotype. Dans un premier temps il s'agit de transcrire une caractéristique variétale (sensibilité à la contrainte hydrique) en paramètre génotypique du modèle (pente d'une courbe de réponse). Par la suite il convient de vérifier que le paramètre génotypique est bien lié au génome de la variété (QTL) (Yin et al., 2004). A ce sujet, l'étude de Chapman et al. (2002) constitue une des tentatives les plus avancées pour relier génotype et phénotype, bien que les lignées de sorgho évaluées par modèle ne diffèrent que pour 4 allèles.

Notre approche ne concerne que la première étape : relier un phénotype complexe (rendement) à un ensemble de caractéristiques variétales mesurables. Ces caractéristiques sont par définition également des phénotypes, bien que l'on parle de paramètres génotypiques une fois celles-ci traduites en paramètres de modèle. Ces paramètres génotypiques sont donc, malgré leur nom, sous un contrôle génétique incertain (Slafer, 2003).

L'objectif du modèle est par ailleurs d'évaluer le poids d'un phénotype donné (on parle également de trait ou de caractère) à l'échelle d'un cycle de culture, en sachant bien que ce phénotype est pour partie liée au génotype. Dans la littérature, le terme génotype est également utilisé pour désigner un matériel végétal (lignées ou variétés) d'une manière générique.

Deux méthodes coexistent pour estimer les valeurs des paramètres d'un modèle de culture :

1. La méthode principale procède par minimisation des écarts entre les variables observées et les variables simulées par le modèle (Mavromatis et al., 2002, 2001) : la valeur du paramètre est donc celle qui confère au modèle la meilleure qualité de prédiction. Cette méthode est la plus fréquemment employée lorsqu'on cherche à accroître la qualité prédictive sans nécessiter de connaissance sur la signification biologique des paramètres. Cette méthode est ainsi peu coûteuse en données nécessaires : il est par exemple possible d'utiliser des données directement issues des essais variétaux lors de l'inscription, aucun nouvel essai spécifique n'est donc nécessaire (Mavromatis et al., 2001). En revanche, la valeur des paramètres estimés selon cette méthode est largement dépendante des données utilisées pour l'estimation et de la structure du modèle (Mavromatis et al., 2001). L'optimisation d'un paramètre intervenant dans le calcul d'une variable peut utiliser des valeurs observées de cette variable ou bien des variables de sortie. Dans le premier cas, la valeur du paramètre ne dépend plus que d'une partie précise du modèle ; dans le second cas, elle dépend des autres paramètres et fonctions du modèle. Dans ce second cas, les valeurs obtenues par ajustement peuvent alors permettre de compenser les erreurs liées aux équations du modèle, au détriment de la significativité

du paramètre. Plus le paramètre à estimer est éloigné de la variable à optimiser, plus il y a de chance que sa valeur dépende de celles des autres paramètres estimés simultanément et donc que sa valeur soit éloignée de la réalité (Wallach et al., 2001; Mavromatis et al., 2002). Obtenir finalement une valeur de paramètre proche de la réalité nécessite donc des mesures de variables intermédiaires, pénalisant un des intérêts majeurs de cette méthode : l'économie d'essais expérimentaux.

2. La seconde méthode nécessite des essais et des mesures spécifiques des paramètres qui sont parfois lourds à mettre en place (Reymond et al., 2003). Ce type d'essai, alors appelé phénotypage, est a priori contradictoire avec une réalisation en routine pour assurer l'adaptation du modèle aux nouvelles variétés inscrites. En revanche cette méthode de paramétrage est complètement indépendante du modèle de culture visé : le paramètre mesuré a plus de chance de se rapprocher de la valeur réelle représentant le processus mesuré. En effet, il est courant que des paramètres décrivent le fonctionnement potentiel de la plante, le protocole de phénotypage proposé suppose donc d'exclure les facteurs environnementaux affectant leur valeur. Toutefois, si le contrôle de la fertilisation ou de l'irrigation pour éviter l'apparition de contraintes est possible, les valeurs des paramètres mesurés sont également sensibles à la température et au rayonnement. Il persiste au final une variabilité des paramètres génotypiques acquis causée non seulement par ces deux facteurs environnementaux mais aussi par les erreurs inhérentes aux méthodes de mesure.

Cette seconde méthode sera choisie de préférence pour estimer les paramètres (génotypiques ou non) du modèle. Au niveau du paramétrage génotypique, les protocoles de phénotypage et la nature des paramètres ont été raisonnés pour pouvoir être réalisables en routine.

Développement modulaire

Le dernier aspect de la démarche de développement est lié à la disponibilité de données observées pour différentes variables d'état du modèle. Un module peut être défini comme un sous-ensemble d'équations du modèle dont les entrées et les sorties ont fait l'objet d'observations dans des essais expérimentaux. Travailler à l'échelle d'un module plutôt qu'à celle du modèle entier lors de l'estimation de paramètres non-mesurables permet aux valeurs obtenues de ne pas compenser les écarts causés par d'autres modules. Chaque module pourrait ainsi être caractérisé par une qualité de prédiction ne dépendant que de cet ensemble équation-paramètres. Il s'agit toutefois d'une démarche assez éloignée d'une véritable approche modulaire telle que décrite par Jones et al. (2001) où sont intégrées des considérations informatiques pour que des efforts de modélisation puissent produire des modules facilement re-utilisables dans d'autres modèles et par des équipes extérieures n'ayant pas participé au développement initial.

L'utilisation des modèles de culture dans le cadre d'une évaluation assistée par modèle suppose donc (1) de choisir la base de modélisation répondant le mieux aux objectifs fixés au départ, (2) d'identifier les paramètres variétaux du modèle, (3) d'estimer ceux-ci à l'aide de méthodes simples et reproductives, (4) de tester la capacité du modèle à rendre compte des observations avant (5) d'utiliser le modèle.

La structure de cette étude suit cette démarche, ainsi les points 1 à 3 sont traités dans le chapitre II, et les deux derniers points sont traités dans les chapitres III et IV.

3 Matériels et méthodes

Les méthodes et matériels utilisés dans cette étude sont diverse et peuvent concerner ceux (i) des expérimentations utilisées pour l'acquisition ou la gestion des données à la base du modèle, (ii) mis en place pour évaluer une hypothèse de modélisation et (iii) impliqués dans la réalisation d'une expérimentation virtuelle, le modèle étant alors vu comme une méthode. C'est essentiellement les matériels et méthodes ayant trait au premier point qui sont abordés dans cette partie, les autres points étant abordés dans leurs parties respectives dans un souci de clarté.

3.1 Méthodologie de mesure des variables d'états ou d'entrée

Pour évaluer des hypothèses de modélisation ou bien estimer des paramètres, la mesure de différentes variables du modèle sont indispensables. Lors d'une évaluation, les valeurs mesurées sont considérées comme des valeurs de référence ; pourtant elles peuvent présenter une variabilité artificielle (biais, artéfact) du fait des méthodes utilisées pour les acquérir. On suppose donc qu'utiliser une méthode bien caractérisée entraîne un biais comparable entre les différents expérimentateurs ou essais. Cette partie a pour objectif de recenser et de décrire les méthodes utilisées pour collecter les données utilisées dans cette étude. La majeure partie de ces méthodes sont décrites dans le Guide de l'Expérimentateur Tournesol ([Pilorgé et al., 2004](#)).

3.1.1 Mesures de variables environnementales

L'acquisition de 5 variables climatiques est nécessaire soit pour la simulation elle-même, soit pour diagnostiquer les contraintes éventuellement subies par la culture. A Auzéville, où ont lieu les principales expérimentations, les températures minimales et maximales de l'air ($^{\circ}\text{C}$) sont mesurées quotidiennement sur le cycle cultural sous abri à 2m de hauteur (CE-180, Cimel, France). En serre, la température est suivie simultanément à l'humidité relative à l'aide de thermo-hygromètres (MP 103-A, Rotronic, France), toutes les 30 minutes et moyennée sur la journée. Les mesures microclimatiques en serre sont spatialisées sur 4 à 8 points pour représenter l'hétérogénéité de cet environnement contrôlé. Le rayonnement incident (MJ/m^2), l'évapotranspiration potentielle (mm/jour) et les précipitations (mm/jour) sont suivies dans les essais au champ par une station météorologique (CE-180, Cimel, France) placée en bordure des essais (maximum 500 m). Certains essais utilisés pour l'évaluation du modèle n'avaient pas été conçus pour cet usage et les données météorologiques nécessaires pour la simulation n'ont pas été enregistrées. Les données de stations météorologiques proches (réseau CETIOM ou

Météo France) ont alors été mobilisées, mais s'il est possible de connaître la position de la station par rapport à l'essai (maximum 30 km), il est délicat d'estimer comment ces données ont été obtenues (mesure directe ou grille d'interpolation). En conséquence, les données météorologiques utilisées pour l'évaluation du modèle (Chapitre III) souffrent d'un biais difficile à estimer au regard des conditions réellement subies par la culture.

3.1.2 Mesures de variables biologiques

Phénologie

Les étapes importantes du cycle du tournesol sont identifiées par des stades phénologiques correspondant à un certain phénotype de la plante. Une échelle a été établie par le CETIOM (CETIOM, 2004) décrivant chaque stade phénologique au moyen d'une série d'appréciations visuelles. Les principaux stades retenus sont la levée (code A2) où les deux cotylédons sont strictement visibles, la fin de l'initiation florale (stade « étoile », E1-E2) où le bouton floral se détache nettement des feuilles, le début de la floraison (fleurs ligulées perpendiculaires au capitule, F1), la fin de floraison (chute des fleurs ligulées, F4) et la maturité physiologique (bractées 3/4 brunes, M3). Cette échelle a l'avantage d'être utilisée dans toutes les expérimentations sur cette espèce et d'être d'une application rapide. L'évolution de la phénologie de la culture peut ainsi être suivie plusieurs fois par semaine.

La date thermique d'occurrence d'un stade de développement à l'échelle du couvert a été estimée avec un ajustement logistique (Eq. 3.1) entre le temps thermique et la proportion de plantes ayant atteint ce stade. Le stade était considéré comme atteint pour la modalité expérimentale lorsque la proportion de plantes atteignait 0.5.

$$Proportion = \frac{a}{1 + \exp^{4c \frac{b-TT}{a}}} \quad (3.1)$$

Où : TT, Temps Thermique en °C.j. Les paramètres a,b,c représentent respectivement la proportion maximum de plantes observée à un stade, la date thermique pour une proportion de 0.5, la pente de la relation pour une proportion de 0.5.

En revanche, du fait de références visuelles pouvant être subjectives (par exemple, couleur du capitule), la détermination de certains stades (F4, M0, M3) peut varier selon les essais et les expérimentateurs. Par ailleurs, la correspondance entre un stade physiologique et la couleur du capitule ou la perte des fleurs ligulées peut varier selon les conduites et les génotypes. C'est pourquoi, l'utilisation d'une échelle de phénologie basée sur la teneur en eau des achènes aurait été plus précise (Rondanini et al., 2007), mais plus consommatrice en temps de mesures.

Architecture

La feuille (surface, position) est l'objet principal concerné par les mesures d'architecture. Par convention, les feuilles sont numérotées successivement depuis le bas de la tige, les cotylédons ne sont pas inclus dans la numérotation. La forme complexe et non plane de la feuille s'oppose à une caractérisation directe de sa surface. Une relation entre la longueur et la plus grande largeur de l'organe a été utilisée pour en estimer la surface. La surface individuelle des feuilles (S) a été estimée en fonction de la longueur (L) et de la largeur maximum (W) de l'organe en ajustant un modèle linéaire ($R^2 = 0.992$, $RMSE = 5.9$, $n = 304$) sur des mesures de surface obtenues par numérisation des feuilles.

$$S = \begin{cases} aLW & \text{si } LW < \frac{c}{a-b} \\ bLW + c & \text{sinon} \end{cases} \quad (3.2)$$

Où : $a = 0.684$, $b = 0.736$, $c = -8.860$

L'utilisation de deux pentes expliquait mieux les formes différentes de feuilles selon leur surface. Il n'a pas été mis en évidence de différences génotypiques significatives sur le paramètre a (la majorité des surfaces sont expliquées par la première partie de la relation).

Quatre méthodes ont été utilisées pour estimer la surface foliaire totale de la plante :

1. La plus simple mais la plus coûteuse en temps est la somme des surfaces individuelles estimées à l'aide du modèle précédent.
2. Une méthode intermédiaire consiste à mesurer simplement une feuille sur deux, la surface de la plante (LA_j) est très proche du double de la somme des feuilles impaires (MLA_j) ($R^2 = 0.993$, $RMSE = 246.8$, $n = 54$) dans des conditions de culture typiques pour le phénotypage (6 plantes/m², 60 kg N/ha au semis, irrigation si besoin à la floraison).

$$LA_j = 1.91 \cdot MLA_j + 14.17 \quad (3.3)$$

Il est également possible d'ajuster une courbe en cloche (Cf. Eq. 6.1) sur les mesures et donc d'interpoler la surface des feuilles non mesurées, la méthode est alors très proche de la première.

3. La dernière méthode de mesure directe des feuilles diminue encore le temps d'observation en proposant une relation entre la forme du profil foliaire et sa surface active (Pouzet and Bugat, 1985; Pilorgé et al., 2004). La forme du profil actif est caractérisée par la surface de sa plus grande feuille, celle de la feuille verte la plus basse et du nombre de feuilles actives et inactives (vertes et jaunes ou desséchées).

4. L'efficacité d'interception, et donc le LAI (par approximation avec la loi de Beer) sont directement mesurables à l'aide d'un dispositif portable LAI-2000 (LI-COR inc., Lincoln, NE, USA). Cet appareil permet une estimation rapide et non destructive de l'efficacité d'interception du couvert à partir de ses propriétés optiques. Cette méthode, basée sur des mesures de rayonnement, est donc très sensible aux conditions environnementales lors des mesures. Le LAI acquis selon cette méthode a tendance à être sous-estimé à la floraison (biais=0.76, n=58) par rapport à la méthode Pouzet-Bugat (Pouzet and Bugat, 1985).

Chaque méthode ayant été développée indépendamment, sur différents jeux de données, il est délicat de les comparer quantitativement. Il ressort toutefois que les 2 premières méthodes donnent des résultats similaires, la troisième étant proche de ces deux premières. En règle générale, les essais réalisés à Auzeville utilisent la première ou la seconde méthode, ceux réalisés par le CETIOM la 3ème. Certains essais réalisés à Montpellier utilisent la 4ème. Il n'a donc pas été possible, ni pensable d'harmoniser les méthodes utilisées pour mesurer le LAI : il en résulte ainsi une variabilité artificielle introduite dès l'acquisition de cette variable.

L'estimation de l'efficacité d'interception est obtenue par l'utilisation de deux dispositifs portables permettant de réaliser un bilan d'énergie : le LAI-2000 et le Picqhélios (AERIC, Balma) (Picq, 1988; Debaeke and Raffaillac, 1996). Ce type de détermination permet de suivre un pas de temps de mesure hebdomadaire, mais le plus souvent les essais proposent un suivi à 3 stades-clés avant la floraison, et un suivi hebdomadaire après. Les mesures issues de ces deux dispositifs sont comparables. Le Picqhélios permet de couvrir l'inter-rang sur toute la longueur d'une micro-parcelle. Le LAI-2000 est utilisé de manière plus ponctuelle bien que son rayon de couverture soit important (3 fois la hauteur du couvert).

Biomasse et efficacité biologique

Deux méthodes peuvent être envisagées pour mesurer la biomasse sèche (g/m²) des parties aériennes :

1. La biomasse est déterminée lors du prélèvement de 5 à 7 plantes (soit 1 m²), réparties sur les rangs centraux (plantes contigües ou non) dans une parcelle unitaire. La biomasse est ensuite calculée comme une fonction du poids vert de l'échantillon, de la teneur en eau d'un sous-échantillon et de la densité de peuplement de la zone prélevée. La teneur en eau est estimée après un passage en étuve pendant 48h à 85°C, pour éviter une dénaturation des protéines en vue d'un dosage de la teneur azotée. La biomasse sèche d'autres fractions (tiges, feuilles, capitules, akènes) de la plante est déterminée de la même manière.
2. Jusqu'à la floraison, il existe une relation entre la matière sèche de la plante et des indicateurs morphologiques : le diamètre au collet et la hauteur de la plante

(Pilorgé et al., 2004). Les paramètres de cette relation présentent une variabilité entre génotypes rendant délicate la généralisation de cette méthode.

Seuls quelques essais du jeu de données utilisé pour le développement (5%) utilisent cette dernière méthode d'estimation de la biomasse. En revanche la majorité des essais (80%) utilisés pour l'évaluation du modèle utilisent cette méthode indirecte.

L'efficacité biologique (g/MJ/m^2) est définie comme la quantité de biomasse produite par quantité d'énergie interceptée par unité de surface. Cette variable se calcule donc comme le rapport de la biomasse produite entre deux stades sur la somme d'énergie interceptée entre ces stades. Le calcul de la somme d'énergie entre deux stades est le produit de l'efficacité d'interception par le PAR incident. L'évolution de l'efficacité d'interception résulte soit de mesures directes hebdomadaires soit d'un ajustement entre des mesures à un pas de temps plus long.

Teneur en azote

Le suivi de la teneur en azote (%N) est réalisé dans le but d'évaluer les quantités mobilisées à un stade donné et de suivre la dynamique d'absorption. Ce dosage (méthode par combustion dite « méthode Dumas ») est réalisé sur les sous-échantillons utilisés pour estimer la teneur en eau de la biomasse, broyés finement.

Indice de récolte, rendement et teneur en huile

L'indice de récolte est défini comme le rapport de la biomasse sèche des graines sur la biomasse sèche aérienne. Il est estimé sur un prélèvement de 3 à 5 plantes dès la maturité physiologique. Le rendement du tournesol est estimé à 0% d'humidité et débarrassé des impuretés dues au battage des capitules : on parle de rendement « grain propre et sec » (GPS, q/ha) par opposition au rendement commercial dit « aux normes » (9% d'humidité, 2% d'impuretés). Le rendement peut être estimé en essai soit directement par prélèvement de plantes représentatives à la maturité soit par récolte de l'essai entier par moissonneuse-batteuse. La valeur de rendement lors de la récolte automatisée est retenue en priorité pour l'évaluation du modèle. La teneur en huile à 0% est estimée par RMN à l'INRA Clermont-Ferrand (Bruker NMS 110 Minispec NMR Analyzer, ISO 10565 :1993) ou au laboratoire du CETIOM à Ardon sur 10 à 20g d'akènes propres et secs.

3.2 Expérimentations impliquées dans le développement du modèle

3.2.1 Expérimentations réalisées au champ

14 essais comparant de 2 à 20 variétés dans diverses conditions environnementales ont été mobilisés ou réalisés spécialement pour développer le modèle, c'est-à-dire créer des formalismes ou les paramétrer. Utiliser des données distinctes pour le développement et

l'évaluation du modèle permet d'éviter que l'estimation des paramètres, très dépendante des données utilisées, ne biaise l'évaluation. Ce jeu de données constitue donc le jeu de développement. Toutefois, pour estimer si un formalisme est plus pertinent qu'un autre pour représenter un processus, il faut bien passer par une étape d'évaluation. Pour distinguer cette évaluation (capacité d'ajustement), destinée au développement, de celle destinée à déterminer la capacité de prédiction du modèle, on parlera « d'évaluation interne » dans le premier cas, et d'« évaluation externe » dans le second cas.

L'unité de simulation (USM), c'est à dire la quantité d'informations que l'on peut simuler en une seule opération, correspond à la combinaison d'un site, d'une année et d'une modalité expérimentale (eau, azote, densité de peuplement, date de semis). Une USM peut s'appliquer à N variétés par situation (cas d'un essai variétal). Les unités de simulations sont appelées « situations » dans cette étude; ainsi les 14 essais pour le développement sont divisés en 42 situations dans ce jeu de données. Ce jeu de données (2001-2006) regroupe des situations présentant une grande gamme de conditions environnementales, tant au niveau des intrants mobilisés, des types de sol que des dates de semis. Le cœur de situations directement impliqué dans le développement du modèle est détaillé dans le tableau 3.1.

Le matériel végétal et les protocoles utilisés dans la réalisation des essais durant la période de l'étude sont décrits ci-après de manière plus détaillée que dans le tableau de synthèse.

Réponse à la fertilisation azotée et paramétrage de la courbe de dilution critique

Deux expérimentations ont été menées au champ en 2005 et 2006 à Auzeville en vue du paramétrage de la courbe de dilution critique de l'azote pour le tournesol. Ces expérimentations ont également constitué la base de modélisation de la réponse du LAI et de la biomasse à la fertilisation N.

Deux variétés ont été retenues pour ces essais : (i) cv. « Héliasol », riche en huile, présentant une certaine stabilité du rendement et de la teneur en huile, ayant une bonne réponse à l'apport tardif d'azote; (ii) cv. « Mélody », plus tardive à maturité, plus productive, assez grande mais considérée comme sensible aux carences N.

En 2005 (situations 28 à 33, tableau 3.1), les modalités de fertilisation étaient les suivantes : 4 doses d'azote apportées au semis (N1 : 0 ; N2 : 40 ; N3 : 80 ; N4 : 120 kg/ha) et deux apports en végétation (stade bouton floral) : N5 (80 kg/ha tardif) et N6 (160 kg/ha, dont 80 au semis et 80 en végétation). N6 est considéré comme le traitement non limitant (il a été vérifié qu'il n'y avait pas d'augmentation de croissance au-delà de 120 kg/ha). La culture précédente étant du soja irrigué, la modalité sans apport d'azote (N1) n'est pas aussi limitante qu'elle pourrait être. L'essai comptait 4 blocs (parcelles de 8 x 13 m) pour chaque modalité variété x azote, structurés aléatoirement. L'irrigation a été répartie un léger apport au semis (15 mm) et trois apports principaux de 40 mm autour

3.2 Expérimentations impliquées dans le développement du modèle

situation	dép.	site	identifiant	année	RU	irr.	fert.	var.	densité	semis	récolte
1	34	Lavalette	MTP	2001	225	305	140	5	6,2	5-mai	19-sept
2	34	Lavalette	MTP	2002	225	125	120	5	6,9	15-mai	13-sept
3	34	Lavalette	MTP	2002	225	40	60	5	7,0	15-mai	13-sept
4	31	Auzeville	AUZ	2004	225	0	40	4	4,5	9-avr	7-sept
5	31	Auzeville	AUZ	2004	225	0	40	14	6,0	9-avr	7-sept
6	31	Auzeville	AUZ	2004	225	0	40	4	7,4	9-avr	7-sept
9	31	Auzeville	AUZ	2004	225	55	120	2	7,5	9-avr	7-sept
11	31	Auzeville	AUZ	2003	225	133	60	13	6,8	16-avr	23-août
12	31	Auzeville	AUZ	2002	225	20	25	8	4,8	16-avr	12-sept
13	31	Auzeville	AUZ	2002	225	20	70	8	6,8	16-avr	12-sept
14	31	Auzeville	AUZ	2002	225	60	70	8	6,8	16-avr	12-sept
15	31	Auzeville	AUZ	2002	225	60	105	8	6,8	16-avr	12-sept
18	31	Auzeville	AUZ	2001	225	64	118	6	7,5	17-avr	11-sept
19	31	Auzeville	AUZ	2001	225	0	51	20	7,5	17-avr	11-sept
28	31	Auzeville	AUZ	2005	225	125	0	2	6,4	12-avr	15-sept
29	31	Auzeville	AUZ	2005	225	125	40	2	6,5	12-avr	15-sept
30	31	Auzeville	AUZ	2005	225	125	80	2	6,6	12-avr	15-sept
31	31	Auzeville	AUZ	2005	225	125	120	2	6,6	12-avr	15-sept
32	31	Auzeville	AUZ	2005	225	125	80	2	6,6	12-avr	15-sept
33	31	Auzeville	AUZ	2005	225	125	160	2	6,5	12-avr	15-sept
34	31	Auzeville	AUZ	2005	225	125	80	2	1,0	12-avr	15-sept
35	31	Auzeville	AUZ	2005	225	125	80	2	3,0	12-avr	15-sept
36	31	Auzeville	AUZ	2005	225	125	80	2	5,0	12-avr	15-sept
37	31	Auzeville	AUZ	2005	225	125	80	2	7,0	12-avr	15-sept
38	31	Auzeville	AUZ	2005	225	125	80	2	9,0	12-avr	15-sept
39	31	Auzeville	AUZ	2005	225	125	80	2	11,0	12-avr	15-sept
42	31	Auzeville	AUZ	2006	225	219	0	2	6,7	19-avr	12-sept
43	31	Auzeville	AUZ	2006	225	219	50	2	6,7	19-avr	12-sept
44	31	Auzeville	AUZ	2006	225	219	100	2	6,7	19-avr	12-sept
45	31	Auzeville	AUZ	2006	225	219	150	2	6,7	19-avr	12-sept
46	31	Auzeville	AUZ	2006	225	50	0	2	6,8	19-avr	4-sept
47	31	Auzeville	AUZ	2006	225	50	50	2	6,7	19-avr	4-sept
48	31	Auzeville	AUZ	2006	225	50	100	2	6,7	19-avr	4-sept
49	31	Auzeville	AUZ	2006	225	50	150	2	6,8	19-avr	4-sept
50	17	Le Magneraud	MGN	2005	70	0	60	2	7,1	18-avr	8-sept
51	17	Le Magneraud	MGN	2005	70	35	60	2	7,2	18-avr	8-sept
52	36	Levroux-Trégonce	LEV	2005	80	0	40	2	6,2	14-avr	22-août
53	36	Levroux-Trégonce	LEV	2005	80	0	40	2	6,1	29-avr	4-sept
54	31	En Crambade	ECR	2005	250	0	50	2	6,5	1-avr	30-août
55	31	En Crambade	ECR	2005	250	0	50	2	6,8	28-avr	14-sept
56	17	Le Magneraud	MGN	2006	70	72	0	1	6,8	19-avr	21-sept
57	17	Le Magneraud	MGN	2006	70	72	50	1	6,5	19-avr	21-sept
58	17	Le Magneraud	MGN	2006	70	72	100	1	6,8	19-avr	21-sept
59	17	Le Magneraud	MGN	2006	70	72	200	1	6,8	19-avr	21-sept
90	17	Le Magneraud	MGN	2006	80	0	60	2	6,7	19-avr	21-sept
91	17	Le Magneraud	MGN	2006	100	84	60	2	6,6	19-avr	21-sept
92	36	Villedieu sur Indre	VDI	2006	90	0	64	2	5,5	19-avr	13-sept
93	31	Monclar-Lauragais	MCL	2006	120	0	0	3	7,0	19-avr	23-août

TABLE 3.1: Situations constitutives de la base de données « développement » en vue de l'évaluation interne lors de la construction du modèle de culture. L'environnement d'un essai est caractérisé par le climat à proximité, la réserve utile du sol (mm), la fertilisation azotée (en kg N/ha), l'irrigation (mm), et les dates de semis et de récolte. Le nombre de variétés sur l'essai est également indiqué dans la colonne « var ». Essais conduits par le LEPSE Montpellier (1-3), l'INRA Toulouse (4-49), le Cetiom (50-93)

de la floraison (1 semaine). La biomasse et la teneur en azote des parties aériennes ont été mesurées à 7 reprises avant la floraison (6 plantes par bloc). L'indice foliaire (méthode Pouzet-Bugat) est suivi avant floraison seulement sur la conduite N3. La mesure du profil foliaire complet pour toutes les modalités à la floraison, et le suivi de la sénescence (par comptage de feuilles jaunes ou sèches) permettent d'évaluer l'évolution du LAI post-floraison (tous les 10 jours). L'indice de récolte et la teneur en huile ont été déterminés (sur les fractions coques et amandes des akènes décortiqués). Un second essai a été réalisé en marge de l'essai principal pour déterminer la réponse de ces deux variétés à la densité de peuplement (5 modalités de 1 à 11 plantes/m², situations de 34 à 39). La conduite de l'essai était identique à la modalité N3, avec la même conduite d'irrigation. Les profils foliaires à la floraison ainsi que l'évolution du LAI post-floraison ont été suivis selon la même méthode que sur l'essai principal. Tant en 2005 qu'en 2006, un suivi de la réserve hydrique du sol a été réalisé par humidimétrie neutronique (sur 120 cm de profondeur) en conditions sèches et irriguées.

En 2006 (situations de 42 à 49), l'essai comprenait un facteur irrigation (2 modalités) croisé avec les modalités de fertilisation. Les objectifs étaient similaires, en incluant cette fois une conduite sans azote plus marquée du fait d'un précédent sorgho. Les modalités de fertilisation N étaient de 0, 50, 100 et 150 kg/ha (100 au semis et 50 en végétation), respectivement nommées N0 à N3. L'irrigation consistait à créer 2 conduites : une pour provoquer un déficit hydrique (modalité S : 25 mm d'eau au semis et lors de l'apport d'azote tardif) et l'autre pour l'éviter (220 mm d'eau sur le cycle). Les mesures réalisées sont identiques à celles de 2005, sauf en ce qui concerne le suivi de la biomasse (et de l'indice de récolte) post-floraison qui est réalisé à un pas de temps plus court (1 semaine), pour obtenir une dynamique de l'allocation de la biomasse. En 2006, le déficit hydrique a été plus marqué qu'en 2005.

De plus, en 2005 et 2006, une série de 6 essais a été réalisée sur des sites expérimentaux du CETIOM (Haute-Garonne, Indre et Charente-Maritime) en combinant des facteurs variétaux (2), de fertilisation N (4) et d'irrigation (2). Leurs objectifs étaient principalement l'évaluation du modèle en cours de développement (situations 50 à 55, 92 et 93) mais aussi la caractérisation de la réponse de la culture à la fertilisation N (situations 56 à 91), de manière similaire aux essais réalisés à Auzeville mais avec un suivi moins fréquent des variables mesurées.

3.2.2 Expérimentations réalisées en serre

Quatre expérimentations ont été réalisées en serre pour caractériser la réponse génotypique de l'expansion foliaire et la transpiration à un déficit hydrique croissant. Trois d'entre elles constituent la base expérimentale d'une publication ([Casadebaig et al., 2008](#)) qui présente ces aspects de développement du modèle (Cf. section 5.3.2). La quatrième, réalisée en 2007 avait les mêmes objectifs, mais avec une base génotypique différente et ne sera pas utilisée dans cette étude ([Gery, 2007](#)).

3.3 Expérimentations impliquées dans l'évaluation du modèle

Deux jeux de données distincts ont été mobilisés pour valider le modèle (Cf. Tab. 3.2). Le premier vient d'expérimentations réalisées par le CETIOM entre 1997 et 1999 dans 5 pédoclimats contrastés (Côte d'Or, Indre, Haute-Garonne, Charente-Maritime, Rhône) correspondant à l'aire de production actuelle du tournesol. Ce jeu de données a déjà été utilisé pour l'évaluation de la version initiale du modèle de culture en 2004 (Guyot, 2004) et sera détaillé dans le chapitre 9.

D'autre part, un travail important de collecte de données complémentaires (sol, climat, conduite) a été entrepris sur le réseau « Progrès Génétique » (2000-01). L'étude publiée par Vear et al. (2003) décrit l'évolution de la productivité pour un panel de 20 variétés représentatives de différentes générations de sélection (1960-2000), sur 25 sites français. Si les données de l'étude concernant l'aspect génétique étaient accessibles, l'aspect environnemental (climat, sol et conduite) n'avait pas été suivi avec la précision nécessaire pour utiliser un modèle de culture. La version finale du modèle de culture génotypique a donc été évaluée sur cette base de données précieuse d'un point de vue de la variabilité génétique. Les détails de ces expérimentations sont présentés dans le chapitre 10.

Jeu de données	Provenance	Sites	Années	Variétés	Situations	Variables
Développement	INRA/CETIOM	8	6	2-20	40	Nombreuses
Validation CETIOM	CETIOM	5	3	1-2	52	LAI, MS, Rdt, Huile
Validation (Progrès Génétique)	Divers	23	2	20	23	Rendement, Huile

TABLE 3.2: Synthèse des trois jeux de données utilisés dans le développement et l'évaluation du modèle

3.4 Méthodologie logicielle et statistique utilisée

3.4.1 Architecture logicielle

Le modèle a été développé à l'aide d'un outil de modélisation « graphique » (ModelMaker3, <http://www.modelkinetix.com>). Cet outil permet de construire des hypothèses de modélisation sans manipuler directement le code source du modèle. Dans la cadre de cette étude, c'est cette capacité de pouvoir rapidement comparer des hypothèses sans modification lourde de code qui a motivé l'utilisation de ce logiciel de modélisation. Une fois la construction achevée, l'outil permet d'exécuter le code du modèle construit « graphiquement ». ModelMaker étant limité en terme de sorties graphiques et statistiques, le résultat de la simulation, c'est-à-dire la valeur des variables au cours du temps sont sauvegardées dans un fichier au format texte. Le paramétrage par optimisation a été réalisé dans ModelMaker (algorithme Simplex). En revanche, le logiciel est limité dans la gestion de la multi-simulation, donc l'optimisation ne peut porter que sur une seule

unité de simulation (situation) et une seule variété à la fois. Les estimations des paramètres ont ensuite été moyennées pour être représentatives de plusieurs situations quand cela était nécessaire.

Les données observées et les données environnementales (climat et conduite) ont été rassemblées dans une base de données relationnelle (<http://www.mysql.com>). Les statistiques, la manipulation de fichiers et les graphiques de cette étude ont été réalisés avec le logiciel R (R Development Core Team, 2006).

3.4.2 Sélection de modèle

La démarche de développement adoptée dans cette étude consiste principalement à comparer la pertinence de différentes hypothèses de modélisation constituant le modèle de culture. Une fois les hypothèses construites (et nommées de H_0 à H_n , H_0 étant l'hypothèse retenue pour la version finale du modèle), elles sont comparées sur la base de la racine de l'erreur quadratique moyenne ($RMSE$), de l'efficacité du modèle et du biais.

$$RMSE = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=0}^n (s_i - m_i)^2}; \text{ Biais} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (s_i - m_i); \text{ Efficacité} = 1 - \frac{\sum_{i=1}^n (s_i - m_i)^2}{\sum_{i=1}^n (m_i - \bar{m})^2}$$

Où : s_i sont les valeurs simulées et m_i les valeurs mesurées.

Cette problématique de sélection d'hypothèses pourrait être résumée à celle de la sélection de modèle de manière générale, bien que les hypothèses ne constituent pas des modèles « emboîtés ». Ripley (2003) constate que ces questions ne peuvent pas être abordées de la même manière selon la finalité du modèle selon qu'il est utilisé pour la « compréhension » ou pour la « prédiction ». Ainsi, l'utilisation pour la « compréhension » peut être comparée à une démarche de recherche scientifique alors que celle pour la « prédiction » serait plus proche du développement en ingénierie : l'important étant que le modèle prédise bien, peu importe la mécanique sous-jacente. Ainsi, si le but visé est la prédiction, les choix d'hypothèses doivent être basés uniquement sur la qualité de la prédiction et la résultante est de choisir le meilleur modèle. Au niveau de la « compréhension », plusieurs modèles globalement équivalents peuvent co-exister.

Ce ne sont donc pas strictement ces critères statistiques qui ont permis de justifier de la pertinence d'une hypothèse : une légère amélioration au prix d'une complexité accrue (en nombre de paramètres ou en difficulté de phénotypage) ont pu conduire à écarter une hypothèse donnée.

Deuxième partie

Développement du modèle de culture

4 Présentation de la structure du modèle

L'objectif de cette partie est de présenter les étapes ayant été nécessaires pour parvenir à la version actuelle du modèle. Ce modèle est basé sur un pas de temps journalier et le fonctionnement du couvert résulte de mécanismes décrits à des échelles inférieures (plante et organe), de manière identique à d'autres modèles de culture pour le tournesol (Chapman et al., 1993; Villalobos et al., 1996; Pereyra-Irujo and Aguirrezabal, 2007).

La décomposition analytique du fonctionnement de la plante proposée est analogue à celle classiquement utilisée pour la modélisation du fonctionnement des cultures (Bange et al., 1996; Lecoœur, 2005). Dans ce cadre, le couvert est analysé comme un système captant de l'énergie lumineuse via sa surface foliaire, produisant de la biomasse à partir de cette énergie lumineuse par la photosynthèse et répartissant les assimilats produits vers les parties récoltées par des phénomènes d'allocation et de remobilisation. Le rendement potentiel en graines ou en huile, est intimement relié à l'accumulation de biomasse ou d'énergie par le couvert végétal (Triboi and Triboi-Blondel, 2002). L'élaboration du potentiel de production dépend ainsi de : (i) la quantité d'énergie solaire disponible, (ii) la capacité de la culture à capter cette énergie, (iii) la capacité de la culture à transformer cette énergie en biomasse, (iv) la conversion de cette biomasse en graines ou en huile. Cette analyse permet de donc décomposer le rendement (RDT) de la façon suivante :

$$RDT = IR \int_{t=levée}^{récolte} \epsilon_b \cdot \epsilon_i \cdot PAR_0 \cdot dt \quad (4.1)$$

où : PAR_0 , Rayonnement photosynthétiquement Actif incident (MJ),

ϵ_i , efficacité d'interception du rayonnement photosynthétiquement actif,

ϵ_b , efficacité biologique de conversion du rayonnement intercepté en biomasse (g/MJ),

IR, Indice de Récolte

RDT, rendement en graines ($g.m^2$).

Le rendement huileux résulte d'une généralisation de l'approche précédente, cette variable étant principalement expliquée par une somme de rayonnement intercepté après la floraison.

Cette approche a été progressivement formalisée entre le début des années 1950 et la fin des années 1970. Les grandes étapes de cette formalisation ont été notamment la définition du concept d'indice foliaire par Watson (1947), puis la proposition d'une analogie entre un couvert végétal et un milieu turbide répondant à la loi de Beer par Monsi and Saeki (2005) (initialement publié en 1954) et, enfin, la formalisation de la capacité du couvert végétal à transformer l'énergie lumineuse interceptée en biomasse au travers du concept d'efficacité biologique proposé par Monteith (1977).

Ce cadre présente l'avantage d'être mathématiquement simple, tout en restant mécaniste à l'échelle du couvert et du cycle de culture. Il constitue ainsi une bonne base pour évaluer les améliorations apportées par une complexification contrôlée de la représentation des trois grands termes de cette équation : l'efficience d'interception, l'efficience biologique et l'indice de récolte. De plus, ce cadre, en étant très proche de la physiologie du couvert, permet de se référer à des mesures du fonctionnement de la plante en tant que valeur de paramètres intervenant dans les représentations de fonctions biologiques dans le modèle. Cet avantage permet d'éviter l'utilisation de l'optimisation statistique pour paramétrer le modèle, qui a tendance à attribuer aux paramètres ainsi déterminés une valeur optimale du point de vue de la capacité de prédiction, mais pouvant être éloignée de la réalité biologique.

La présentation du développement du modèle sera donc naturellement structurée suivant les 3 grands volets calqués sur le cadre précédent :

1. les contraintes environnementales limitant le rendement potentiel
2. l'efficience d'interception : représentation de l'architecture aérienne (surface foliaire) et de l'interception du rayonnement
3. l'efficience biologique : représentation de la photosynthèse
4. l'indice de récolte

Ces 2 derniers points seront regroupés dans un volet « biomasse et qualité » traitant de l'accumulation de biomasse, de son allocation vers les akènes et de la production d'huile.

L'originalité du développement de ce modèle est axée sur deux points : (i) la comparaison explicite de différentes hypothèses de modélisation et (ii) une réflexion sur la prise en compte de la variabilité phénotypique des génotypes en regard de la complexité ajoutée dans le modèle. Chacun des volets présentés est donc structuré autour des questions suivantes : Quelle est la représentation initiale ? Quelles sont les hypothèses mobilisables pour l'améliorer ? La création de nouveaux paramètres génotypiques est elle nécessaire ?

5 Contraintes environnementales limitant la production potentielle

Parmi les nombreux facteurs environnementaux abiotiques pouvant diminuer la production potentielle, quatre facteurs principaux ont été identifiés comme limitant dans les environnements de culture usuels : la température, le rayonnement, l'eau et l'azote du sol ([Connor and Sadras, 1992](#); [Connor and Hall, 1997](#)). De manière générale, les relations intégratives entre les contraintes du milieu et les variables finales du modèle (rendement, teneur en huile) ont été minimisées au profit d'une modélisation plus fonctionnelle cherchant à faire agir les contraintes à l'échelle la plus fine représentée. Par exemple, l'effet de l'eau et de l'azote s'applique à la vitesse de croissance foliaire, entraînant ainsi une diminution du rayonnement intercepté alors qu'un résultat similaire (mais a priori moins robuste) aurait pu être atteint en faisant agir ces facteurs directement sur l'efficacité d'interception. La prise en compte des contraintes environnementales à une échelle fine est aussi le moyen permettant au modèle d'exprimer des interactions génotype x environnement plus fines.

Ainsi, l'impact de la température est implicite au travers de ses effets sur la durée du cycle et explicite sur le niveau d'activité métabolique. Le rayonnement a non seulement un impact majeur sur la productivité du fait de sa place centrale et multiplicative dans le cadre décrit plus haut mais aussi un effet important sur la vitesse de croissance des limbes, rendant ainsi compte de la compétition inter-plantes. Les autres contraintes, comme le déficit hydrique édaphique ou les carences minérales affectent principalement le développement et la croissance des organes et le niveau de l'activité photosynthétique.

5.1 Effet de la température sur le développement et la croissance du couvert

5.1.1 Phénologie

Modélisation

Le développement phénologique de la culture entre le semis et la maturité physiologique est couramment séparé en une succession de stades identifiés de manière visuelle ou physiologique ([Connor and Hall, 1997](#)). Différentes échelles de notations phénologiques ont ainsi été proposées pour le tournesol ([Schneiter and Miller, 1981](#)). L'échelle du CETIOM (basée sur des observations morphologiques : nombre de feuilles puis stades du bouton et du capitule) a été mise en place et largement utilisée par la suite ([CETIOM, 2004](#)). C'est donc cette échelle de phénologie qui sera utilisée dans cette étude. Elle divise

le cycle en 4 grandes périodes, chacune d'entre elle étant initiée par un stade clé : la levée (A), le développement végétatif sans (B) ou avec un bouton floral visible (E), la floraison (F), la maturité (M). Chaque stade est fractionné en de nombreux sous-stades détaillant précisément le cycle en se basant sur des mesures simples de développement (nombre de feuilles) ou de croissance (taille du bouton). Parmi cet ensemble de repères disponibles, seuls 5 ont été conservés pour structurer le développement et la croissance dans le modèle : le semis (A0), la levée (A2), le stade d'apparition du bouton floral (stade étoile, E1), le début de la floraison (F1), la fin de la floraison ou début de la période de remplissage (M0) et la maturité physiologique de la culture (M3). Cette séquence d'événements durant le cycle de la plante est déterminée par le génotype et l'environnement : principalement par la température et la photopériode (Goyne and Schneiter, 1987; Goyne et al., 1989; Leon et al., 2001; MacDonough et al., 2004).

Si l'intégration de l'effet de la photopériode doit être pris en compte pour appliquer des modèles sur des environnements géographiquement éloignés (Chapman et al., 1993; Villalobos et al., 1996), Leon et al. (2001) indique que qu'une photopériode entre 14.5 et 16 h à la levée (période de sensibilité à la photopériode) n'a pas d'effet sur la date de floraison. La variabilité de photopériode pour le tournesol à l'échelle du territoire national est couverte par des semis entre fin mars et fin mai pour des sites allant de la latitude de Paris à celle de Montpellier, se traduisant par des durées de jour entre 13.8 (semis précoces dans le Sud) et 16.5 h. (semis tardifs dans le Nord). Les deux gammes sont proches et nous pouvons en conclure qu'un effet de la photopériode se manifesterait seulement pour des pratiques extrêmes. Le domaine de validité du modèle est donc peu limité par l'absence de prise en compte de la photopériode. Par ailleurs, il existe de nombreux génotypes qui sont apparemment insensibles à la photopériode (Pereyra-Irujo and Aguirrezabal, 2007). Il sera donc considéré dans le modèle que seule la température pilote la phénologie.

L'utilisation du temps thermique permet de relier linéairement les durées et les vitesses des processus à la température perçue par un organe ou un couvert, en tenant compte cependant d'une température de base pour le processus (seuil de température pour une croissance nulle) (Kiniry et al., 1992; Granier and Tardieu, 1998; Aiken, 2005). Les durées et vitesses sont alors considérées comme équivalentes une fois exprimées en temps thermique.

$$TT_j = \begin{cases} \int_0^j (T_m - T_b) + AP dt & \text{si } T_m > T_b \\ 0 & \text{sinon} \end{cases} \quad (5.1)$$

Où : TT_j : Temps thermique au jour j (°C.j)

T_m , Température moyenne de l'air (°C)

T_b , Température de base fixée à 4.8 °C par Granier and Tardieu (1998) pour le tournesol (pour les processus d'initiation foliaire, de division et d'expansion cellulaire)

AP, Facteur d'accélération phénologique (°C) lié à la contrainte hydrique.

Une contrainte hydrique, via une réduction de la transpiration, cause un échauffement

de la plante. Cet échauffement peut avoir un effet accélérateur du développement selon son importance. Dans le modèle, cet effet est pris en compte en modifiant le calcul du temps thermique lors d'une contrainte : l'échauffement (AP) est linéairement croissant avec la fonction de réduction de la transpiration (FHTR) détaillée dans la partie 5.3.2 de la manière suivante :

$$AP = a(T_m - T_b)(1 - FHTR) \quad (5.2)$$

La valeur du paramètre a (0.1) a été obtenue par estimation en minimisant l'erreur sur la prévision des dates thermiques en conditions contraintes.

Contrairement à [Aiken \(2005\)](#), il n'a pas été considéré de température seuil autre que la température de base pour calculer l'accumulation de degrés-jours. Les notions de températures optimales et maximales sont prises en compte explicitement sur la photosynthèse.

D'autre part, s'il n'a pas été caractérisé d'effet de contraintes azotées sur la date de floraison, une carence a tendance à retarder les stades phénologiques précédents la floraison. Ces phénomènes étant peu caractérisés et les stades impliqués n'étant pas au centre du modèle, l'effet de contraintes azotées sur la phénologie n'est pas intégré dans la version finale du modèle.

Les dates d'observations des stades phénologiques des différentes variétés ont ainsi été exprimées en temps thermique depuis la levée, calculé en utilisant la température journalière moyenne de l'air à 2m, dans une station climatique proche du site d'application (Cf. Tab. 5.1). Les valeurs retenues résultent de moyennes pluri-annuelles écartant les situations ayant subies des contraintes hydriques (a priori $RU < 100\text{mm}$, non irriguées). Certaines variétés étaient de ce fait davantage représentées expérimentalement dans le paramétrage présenté.

Le temps nécessaire à la levée de la culture est uniquement fonction de la température ([Angus et al., 1981](#)) et de la profondeur de semis, à partir du moment où la teneur en eau du lit de semence est adéquate. Le seuil de teneur en eau minimal correspond à la limite inférieure d'extraction d'eau par les racines, condition qui est très majoritairement satisfaite au moment du semis. Le sous-modèle utilisé est repris du modèle de [Villalobos et al. \(1996\)](#) : la durée thermique de la phase semis-levée est la somme de la durée nécessaire pour la germination et de la durée de l'élongation de l'hypocotyle jusqu'à la surface. L'effet de la température est supposé différent sur la durée de germination et sur la vitesse d'élongation de l'hypocotyle ([Bewley and Black, 1985](#)), mais il est fait l'hypothèse d'une même température de base pour ces deux processus.

La durée thermique de germination a été estimée par optimisation sur 23 situations détaillées dans la section suivante. Etant donné l'utilisation d'une température de base de croissance supposée constante selon les variétés, il n'y a pas de variabilité génotypique dans la simulation de la levée de la culture.

Génotypes	Durée (°C.j) levée - stades phénologique			
	Etoile (E1)	Floraison (F1)	Fin Floraison (M0)	Maturité (M3)
Peredovik	510	900	1150	1920
INRA6501	530	910	1160	1910
Rémil	520	910	1160	1960
Airelle	530	910	1160	1880
Relax	510	900	1150	1910
Mirasol	550	930	1180	1850
Primasol	470	880	1120	1750
Cargisol	560	930	1180	1930
Viki	560	930	1180	1980
Frankasol	520	910	1150	1800
Albena	510	900	1160	1800
Vidoc	510	900	1150	1850
Euroflor	610	970	1210	2160
Santiago	500	890	1140	1930
DK3790	500	900	1140	1820
Prodisol	510	900	1120	1840
Melody	540	920	1160	2060
LG5660	570	950	1190	1940
Allstar	520	910	1150	1830
Heliasol	480	880	1150	1940

TABLE 5.1: Date thermique (base 4.8) de passage des stades phénologiques depuis la levée pour 20 géotypes du réseau « Progrès Génétique ».

$$A0A2 = A0 + vEH \cdot zSemis \quad (5.3)$$

Où : $A0 = 86^\circ\text{C.j}$, durée thermique de germination ; $vEH = 1.19^\circ\text{C.j/mm}$ (Villalobos et al., 1996), vitesse d'élongation de l'hypocotyle et $zSemis$, profondeur de semis (mm).

Validation

Pour évaluer la capacité du sous-modèle de levée à prédire la durée de la phase semis-levée, 22 situations ont été mobilisées où des observations étaient disponibles (Fig. 5.1). 8 situations proviennent de la base de données « développement » (Cf. Tab. 3.1, situations 1, 2, 4, 11, 12, 18, 28) et les 14 restantes sont issues des essais « SGCI » et « Rotation Tournesol » réalisés à Auzeville entre 1995 et 2000. La gamme des semis observée allait du 4 avril au 23 mai. La prédiction de la durée semis-floraison a été évaluée sur 34 situations de la base de données « développement », les situations écartées ne présentaient pas de notations phénologiques. Entre 2 et 20 géotypes étaient comparés selon les essais sur cet ensemble de situations.

Ces deux modèles et leur paramétrage permettent une prédiction acceptable de l'occurrence de ces stades phénologiques : la durée de la levée est prédite avec une erreur de 1.8 jours et la date de floraison avec une erreur de 3 jours, les biais du modèle étant également faibles (- 0.3 jours pour la levée, 0.9 jours pour la floraison). La figure 5.1

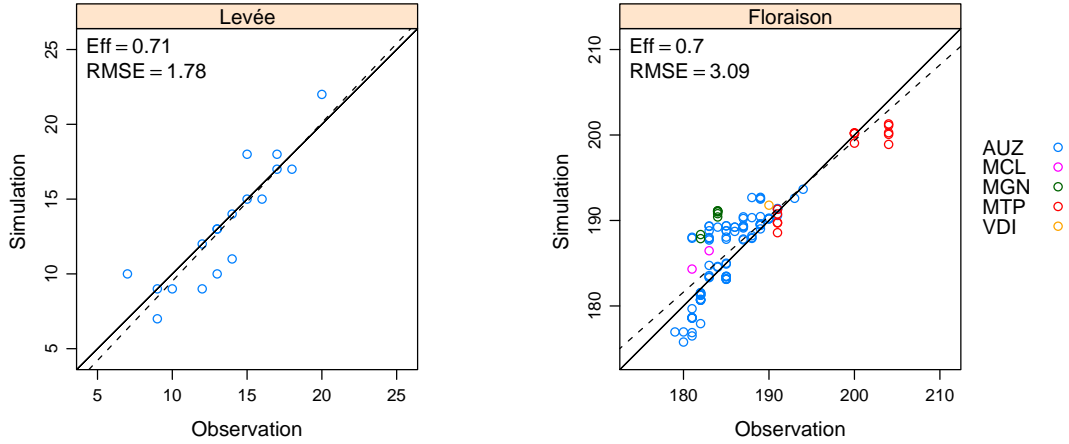


FIGURE 5.1: Evaluation de la prédiction de la durée de la phase de levée (gauche) et de la date de floraison (droite). Les données sont issues de situations décrites dans la section Matériels et Méthodes (3.1).

(floraison) indique qu'une tendance à la prédiction trop précoce des floraisons (points sous estimés sur le site « AUZ ») coïncide avec les situations présentant un cycle marqué par un déficit hydrique important. Ces écarts peuvent être expliqués par la difficulté à rendre compte de l'effet d'une contrainte hydrique sur la phénologie : la solution mise en place (Eq. 5.2) ne remplace pas l'utilisation de la température de la plante (voire du capitule) comme variable pilotant la phénologie.

5.1.2 Incidence de la température sur la croissance

L'effet explicite de la température sur la photosynthèse du tournesol est issu des travaux de Horie (1977) : une courbe en cloche permet de réduire l'efficacité de la photosynthèse plus on s'écarte d'une température optimale. Deux paramètres modulent cette courbe : le paramètre de température optimale et un paramètre décrivant la largeur de la plage où la photosynthèse est optimale.

$$P/P_{max} = 1 - a(T - T_{opt})^2 \quad (5.4)$$

Où : P, photosynthèse nette ; Pmax, photosynthèse en régime saturant à la température optimale ; T, température minimale journalière de l'air ; Topt, température optimale de l'activité photosynthétique. Le paramétrage initial ($a = 0.0022$, $T_{opt} = 25$ °C) de cette relation a été conservé dans le modèle actuel. L'utilisation de la température minimale de l'air s'est révélée plus intéressante que la température moyenne pour prédire la biomasse

produite par la plante.

5.2 Incidence de la lumière sur la croissance et la sénescence des limbes

5.2.1 Croissance

Une variation de la densité de couvert influe sur la quantité de lumière interceptée par plante. Une compétition pour cette ressource réduit la vitesse de croissance des limbes entraînant une surface finale plus faible (Rawson and Hindmarsh, 1983; Granier and Tardieu, 1998; Rey, 2003).

Une étude récente met en relation le rayonnement absorbé par unité de surface et la vitesse d'expansion des limbes (Rey, 2003). Le modèle de culture intègre cette relation, mis au point pour cv. Albena, permettant de rendre compte de l'effet de la densité sur le développement foliaire du couvert. Deux hypothèses ont été posées : (i) la variable pilotant cette réponse, le rayonnement absorbé, est remplacée par le rayonnement intercepté, plus simple à calculer (Eq. 5.5) et (ii) il n'a pas été déterminé de groupes de limbes insensibles à l'effet du rayonnement. L'incidence de la lumière durant la phase végétative nécessite le calcul des variables suivantes :

$$PAR_i = 0.48 \cdot Rg \cdot \frac{\epsilon_i}{SF_p \cdot D} \quad (5.5)$$

Où : PAR_i , rayonnement intercepté par unité de surface (MJ/m² sol /m² plante); Rg , Rayonnement global (MJ/m²); ϵ_i , Efficacité d'interception; SF_p , surface foliaire totale de la plante (m²); D , densité à la levée (plantes/m²).

Le PAR_i est la variable du milieu pilotant une relation déterminant l'effet de cette variable sur l'expansion (FL_e).

$$FL_e = S \cdot a + \frac{b}{1 + \exp \frac{-(PAR_i - c)}{d}} \quad (5.6)$$

Où : FL_e [0, 2.5], Facteur d'incidence de la lumière sur l'expansion des limbes; a (-0.139), b (1.128), c (4.134), d (2.093), paramètres de la logistique (Rey, 2003).

S est un paramètre égal à 2.5 et mis en place pour caler FL_e sur une valeur de 1 au niveau du point d'inflexion (c) : la relation a été initialement développée en référence à des plantes isolées, mais elle est utilisée dans le modèle en référence à des profils foliaires potentiels mesurés dans un couvert à 6 plantes/m². Ce dernier paramètre reflète également le ratio des surfaces totales de plantes dans des couverts de faible et de forte densité (1 - 9 m²).

A partir de l'essai réalisé au champ en 2005 à Auzeville (situations 34 à 39), nous confirmons le réalisme de cette valeur du paramètre S : les plantes ont développé 2.6 (0.4) fois plus de surface en plante isolée que dans un couvert de 9 plantes/m². Sur une gamme

de densité similaire (1 – 8 plantes/m²), [Sadras and Hall \(1988\)](#) rapportent une réponse un peu plus importante, le rapport précédent valant 3.1 dans cette expérimentation.

Au niveau de l'intégration de ce facteur limitant dans le modèle de culture, FLe s'applique de manière multiplicative à la vitesse de croissance d'un limbe (cf modèle d'expansion de la surface foliaire qui sera détaillé en section 3 de ce chapitre). L'effet de ce facteur lié à l'environnement lumineux était présent dans la version initiale du modèle et repose sur des bases expérimentales solides ([Rey, 2003](#)) sa pertinence ne sera pas évaluée explicitement, mais simultanément au modèle de croissance de surface foliaire dans son ensemble.

5.2.2 Sénescence

La densité de peuplement a un effet marqué sur la sénescence du couvert, via la modulation du rayonnement absorbé par les limbes ([Sadras and Hall, 1988](#); [Rousseaux et al., 2000](#)) et une modification du ratio rouge / rouge sombre ([Rousseaux et al., 1996](#)). La sénescence des limbes situés en bas du couvert est fortement accélérée dans un couvert dense et nettement ralentie sur des plantes isolées.

Modélisation

Deux hypothèses de modélisation ont été évaluées pour intégrer ces aspects dans le modèle : (H1) paramétrer une fonction sigmoïdale mettant en relation le PAR intercepté par unité de surface et la durée de vie des feuilles et (H2) déterminer un seuil de PAR intercepté à l'échelle de la feuille pour lequel la sénescence est déclenchée et la feuille considérée rendue alors inactive (surface nulle, elle n'intercepte donc plus de rayonnement).

L'hypothèse 1 introduit donc deux fonctions d'incidence de la lumière dans le modèle : FLe , pour la réduction de l'expansion de limbe et FLs , pour la modification de la durée de vie des feuilles en réponse à la lumière interceptée par le couvert. Après avoir considéré une réponse linéaire entre le PAR_i et la durée de vie des feuilles qui dégradait la prédiction de l'indice foliaire (LAI) autour de la floraison, cette forme de réponse a été abandonnée pour une équation de forme sigmoïdale. Ses paramètres ont été ajustés sur les données de l'essai décrit précédemment (densité 1-9 plantes/m²).

$$FLs = \frac{a}{1 + \exp^{4c(\frac{b-PAR_i}{a})}} \quad (5.7)$$

Où : FLs , Facteur d'incidence [-2, 2] du rayonnement sur la durée de vie des limbes ; a (4), b (6), c (0.6), paramètres de l'équation sigmoïde.

La durée de vie potentielle des limbes est décrite par une courbe en cloche détaillée dans le modèle de surface foliaire (Cf. Eq. 6.1), FLs agit en modifiant la durée de vie de tous les limbes de la plante en condition radiatives fluctuantes.

L'hypothèse 2 propose plutôt de représenter une sénescence basée sur l'ombrage des feuilles. Ce seuil de PAR_i correspond à l'équilibre du bilan de carbone quand la photosynthèse nette compense exactement la respiration pour le limbe considéré (Thomas, 1992; Gabrielle et al., 1998). Il est ainsi possible de définir un niveau de LAI minimal permis par le rayonnement incident. Le modèle utilisé est identique à celui de Gabrielle et al. (1998) sur le soja : le PAR à un niveau du couvert est calculé par la loi de Beer-Lambert en tenant compte de l'indice foliaire cumulé des étages supérieurs ; si cette fraction du PAR incident est inférieure à un seuil (0.4 MJ/m²/jour), le limbe est alors considéré comme inactif.

Validation

Les simulations résultant des deux hypothèses de modélisation (H1 et H2) ont été confrontées à la version finale du modèle (H0) en mobilisant des données expérimentales issues de la base de données « développement ». Cette version finale n'intègre pas d'effet de la lumière sur la sénescence des limbes. Les situations choisies (1, 2, 3, 34, 39, 45, 49) regroupent des conduites de culture non limitantes (situations 1, 45), des conduites rationnées (2) à très rationnées en eau (3, 49), rationnées en azote (3) et une variation de la densité du peuplement (34, 39). L'évaluation porte sur le LAI observé après la floraison : il apparaît que la prise en compte du facteur « lumière » n'apporte qu'une amélioration très marginale pour H1 (+ 5 % sur la RMSE). Une évaluation sur le LAI avant floraison montre une très légère dégradation de la prédiction pour H1 (données non présentées). L'hypothèse d'une sénescence induite par l'ombrage (H2) évaluée sur le LAI post floraison provoque une dégradation de la qualité de prédiction pour la majorité des situations évaluées.

L'évaluation, sur le jeu de données considéré, d'un effet explicite de la lumière sur le déclenchement de la sénescence n'est pas probant : pas ou peu d'amélioration de la qualité de prédiction du LAI (Fig. 5.2). Différentes études peuvent éclaircir ce comportement : Rousseaux et al. (2000); Sadras et al. (2000) indiquent que la croissance reproductive masque les effets d'une contrainte lumineuse sur les profils de sénescence pour le tournesol. Des expérimentations complexes (Sadras et al., 2000) sont alors nécessaires pour séparer les effets directs d'un changement du rayonnement lumineux des effets indirect du développement reproducteur. Les bases théoriques utilisées ici comme support d'hypothèses de modélisations ne sont donc probablement pas suffisantes.

De plus, un effet local du capitule contribue à la sénescence précoce des feuilles de rang élevé (Sadras et al., 1993). L'hypothèse H0 tient déjà compte de ces effets pour calculer la durée de vie potentielle des limbes. La durée de vie réduite des limbes du bas du couvert (due à un défaut d'éclairement) et des limbes supérieurs (due au développement reproducteur) est intégrée à l'aide d'une courbe en cloche. En conséquence, la version finale du modèle n'inclus pas de représentation explicite de l'incidence de la lumière sur

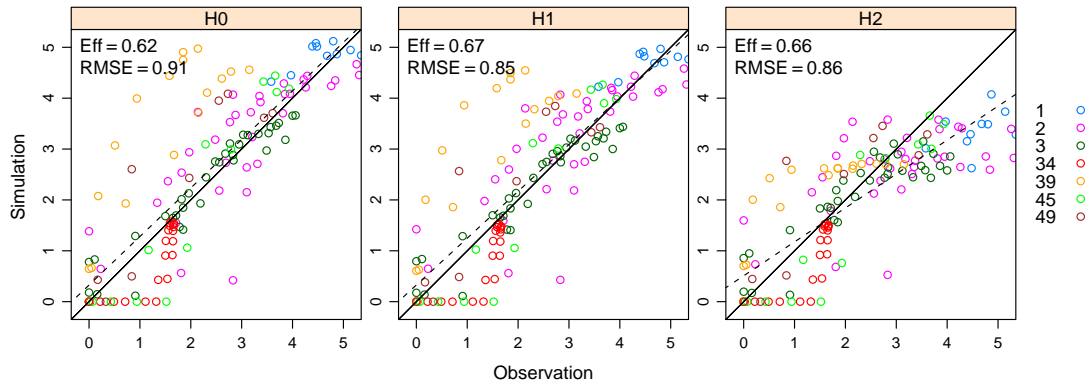


FIGURE 5.2: Evaluation de la pertinence de la représentation d'un effet du rayonnement sur le niveau de sénescence à la floraison. H0, version actuelle du modèle ; H1, modulation de la durée de vie des limbes en fonction du rayonnement intercepté ; H2, sénescence induite en dessous d'un seuil de PAR défini

le niveau de sénescence à la floraison.

5.3 Effet de l'eau sur le couvert

5.3.1 Modélisation du bilan hydrique

La représentation des flux d'eau entre le sol et la plante est essentielle pour estimer la quantité d'eau disponible pour la culture à différentes phases de son cycle. Le modèle de bilan hydrique utilisé dans le modèle de culture est une extension du modèle utilisé par [Sarr et al. \(2004\)](#) pour optimiser le positionnement de l'irrigation chez l'arachide. Ce modèle avait été initialement développé en visant la simplicité d'intégration de la plante dans la représentation du sol.

Représentation du sol

Le sol est découpé en 6 horizons (épaisseur fixe de 30 cm), soit une profondeur d'enracinement efficace maximale de 1.8m ce qui correspond à la plupart des situations accessibles en sol profond ([Cabelguenne and Debaeke, 1998](#)).

La capacité de rétention en eau d'un sol pour une épaisseur de sol donnée est déterminée par sa texture granulométrique (représentée par des humidités massiques) et sa densité apparente ($g.cm^{-3}$). Il faut également tenir compte de la présence de cailloux, s'ils représentent une proportion non négligeable dans le sol. La quantité totale d'eau

disponible pour la transpiration ($TTSW$) est bornée d'une part par l'humidité massique à la capacité au champ (H_{cc}) et de l'autre par l'humidité critique (H_{crit}) correspondant au point où la transpiration de la plante est quasiment nulle (10% de la transpiration potentielle), l'eau restante dans le sol étant ainsi inaccessible pour la plante.

Le déficit hydrique est défini par la fraction d'eau transpirable du sol ($FTSW$), rapport de la quantité d'eau transpirable restante ($ATSW$: différence entre l'humidité au jour j et la borne inférieure, H_{crit}) à la quantité totale d'eau disponible ($TTSW$). Par rapport à l'utilisation du point de flétrissement pour définir l'eau disponible pour la plante (PAW), la valeur de $FTSW$ est plus proche de la physiologie de la plante et bien adaptée pour représenter l'effet du déficit hydrique dans de nombreuses situations (Sinclair et al., 2005).

En général, la quantité d'eau présente dans chaque horizon est initialisée à la capacité au champ au début de la simulation, cette date étant suffisamment précoce (1 mars) pour supposer que la réserve en eau du sol est effectivement entièrement recombée après l'hiver. Cette valeur initiale peut être modulée en fonction de la connaissance disponible.

La quantité d'eau initiale dans le sol est donc calculée selon la fonction suivante :

$$TTSW = das \cdot z_{Horizon} \cdot \frac{H_{cc} - H_{crit}}{100} \cdot \left(1 - \frac{PC}{100}\right) \quad (5.8)$$

Où, das , densité apparente du sol ($g.cm^{-3}$) ; $z_{Horizon}$, profondeur de l'horizon (300mm) ; H_{cc} et H_{crit} , Humidité à la capacité au champ et humidité critique (% massique) ; PC , proportion de cailloux estimée dans le sol (%).

Un bilan des entrées et sorties d'eau est ensuite réalisé pour chaque horizon.

Bilan hydrique

Les précipitations et l'irrigation sont les entrées pour le premier horizon du sol, le drainage l'est pour les autres horizons. Les pertes d'eau concernent l'évaporation du sol, la transpiration de la plante et le drainage. Dans ce dernier cas, la quantité d'eau excédant la valeur de $TTSW$ est drainée vers l'horizon immédiatement inférieur.

L'évaporation depuis les 60 premiers cm du sol est issue du modèle en deux phases proposé par Ritchie (1972) : seule la phase 2 est ici utilisée. L'évaporation est fonction de la quantité d'énergie incidente au sol ($1 - \epsilon_i$) et d'une réduction de la conductivité hydrique de surface (Eq.). Elle est partitionnée entre les deux horizons concernés, le premier recevant 60% de l'évaporation.

$$EV_j = ETP \cdot \sqrt{JSE + 1} - (1 - \epsilon_i) \cdot \sqrt{JSE} \quad (5.9)$$

Où : ETP , Evapotranspiration potentielle (variable d'entrée) ; JSE , Jours depuis la dernière entrée d'eau supérieure à 4mm ; ϵ_i , efficacité d'interception lumineuse du couvert.

La vitesse de transpiration potentielle (vTR_p , $mm.j^{-1}$) est une fonction multiplicative de l'évapotranspiration et de l'efficience d'interception lumineuse du couvert. Le prélèvement d'eau lié à la transpiration n'est pas équitablement réparti entre les horizons du sol, un profil d'enracinement traduisant la densité racinaire (DE) présente dans chaque horizon pondère cette extraction (Connor and Hall, 1997). Une vitesse de transpiration (vTR_i), fonction de la profondeur d'enracinement et du niveau de contrainte, intervient donc dans le bilan hydrique de chaque horizon.

$$vTR_i = DE_i \cdot vTR_p \cdot FHTR \quad (5.10)$$

Où : DE_i , densité d'enracinement ; vTR_p , vitesse de transpiration potentielle et $FHTR$, Facteur hydrique de réponse de la transpiration (Tab. 5.3.2).

Enracinement

La progression du front racinaire est représentée par le produit de la température de l'air et d'une vitesse d'enracinement constante ($0.7 mm.C.j^{-1}$) en base $0^\circ C$ (Lecoeur, non publié). La progression du front racinaire dans le modèle n'est pas affectée par la disponibilité hydrique ou par celle de l'azote, ni par la production de biomasse. Elle représente directement une vitesse réelle et est de ce fait inférieure à la vitesse potentielle retenue ($2 mm.C.j^{-1}$) dans le modèle développé par (Villalobos et al., 1996).

Horizon	Densité racinaire (%)					
	$P < 30$	$30 < P < 60$	$60 < P < 90$	$90 < P < 120$	$120 < P < 150$	$150 < P < 180$
0-30	100	80	60	50	40	39
30-60	0	20	30	20	20	14
60-90	0	0	10	20	20	17
90-120	0	0	0	10	10	14
120-150	0	0	0	0	10	8
150-180	0	0	0	0	0	8

TABLE 5.2: Evolution de la densité d'enracinement en fonction de la profondeur d'enracinement (P, cm).

Les expérimentations sur l'enracinement étant peu fréquentes, celles sur la dynamique de cet enracinement le sont encore d'avantage : ainsi, le paramétrage de l'évolution de la densité d'enracinement ne résulte pas d'observations expérimentales directes. L'état du profil racinaire à la floraison ayant été caractérisé par deux études de Morizet and Merrien (1990); Connor and Hall (1997), le modèle est paramétré en réalisant une interpolation entre l'état initial d'enracinement et l'état décrit à la floraison. Le paramétrage retenu est détaillé dans le tableau 5.2.

5.3.2 Incidence du déficit hydrique sur la croissance et la consommation en eau

Le contrôle de l'expansion foliaire et de la transpiration en fonction du déficit hydrique est abordé dans une publication qui compare le comportement d'une gamme de géotypes de tournesol en conditions contrôlées (3 expérimentations en serre). Cette étude visait à quantifier la relation entre un indice de contrainte hydrique (*FTSW*) et la réponse de la transpiration ou de l'expansion foliaire, relativement à un témoin bien irrigué. Par ailleurs, l'intérêt d'utiliser des relations différentes entre chaque géotype plutôt qu'une relation moyenne caractéristique de l'espèce entière, a été mise en évidence.



Thresholds for leaf expansion and transpiration response to soil water deficit in a range of sunflower genotypes

Pierre Casadebaig^a, Philippe Debaeke^{a,*}, Jérémie Lecoœur^b

^a INRA, UMR 1248 AGIR, BP 52627, 31326 Castanet-Tolosan, France

^b Montpellier SupAgro, UMR 759 LEPSE, 2 Place Viala, 34060 Montpellier Cedex 01, France

Received 6 July 2007; received in revised form 25 January 2008; accepted 4 February 2008

Abstract

The sunflower (*Helianthus annuus* L.) crop in southern Europe suffers from intense and frequent periods of water deficit. Minimisation of water loss in response to water deficit is a major aspect of drought tolerance and can be achieved through the lowering of either leaf area expansion rate or transpiration per unit leaf area (stomatal conductance). During three greenhouse pot experiments, leaf expansion (LE) and transpiration (TR) rates were monitored as the soil dried progressively for about 15 days. This study aimed to quantify the response of these two physiological processes to water deficit, expressed as the fraction of transpirable soil water (FTSW): response thresholds (onset of decline) were estimated on 25 sunflower genotypes from different generations of selection history. From these relationships, the thresholds below which LE and TR started to decrease from the control were calculated: little change was observed until FTSW was close to 0.6 for leaf expansion and 0.4 for daily transpiration. Variability in the response of all genotypes for expansion and transpiration control was better described using specific thresholds for each genotype rather than generic thresholds for sunflower. The ranking of genotypes was found to be unaffected for transpiration rate control, but this was not the case for leaf expansion. Identified response thresholds were not mutually correlated, suggesting that sunflower controls leaf expansion and transpiration rate independently. Neither was correlated with the release date of the genotype, suggesting that these traits were not subject to selection within evaluation environments.

© 2008 Elsevier B.V. All rights reserved.

Keywords: Leaf expansion; Transpiration; Stomatal conductance; Water deficit; Modelling; *Helianthus annuus* L.

1. Introduction

Sunflower (*Helianthus annuus* L.) is often reported as a drought-tolerant crop (Unger, 1990; Connor and Hall, 1997). However, in southern Europe it suffers from intense and frequent periods of water deficit because it is mostly cultivated in low rainfall areas, without irrigation, and on shallow soils. In the near future, sunflower production areas could be more and more exposed to drought due to increased evapotranspiration and a decrease in effective rainfall (Dufresne et al., 2006). Drought tolerance should be considered as an emerging property and not as an inherent plant characteristic. It involves a wide range of component processes and their spatial and temporal combination (Jones, 2007). All these individual components may present genotypic variability. Given the limitation of experimental trials to explore a large number of drought-tolerance

scenarios, crop modelling may be an alternative to arduous experimentation and is recognized as an adequate tool to identify genotype \times environment \times cultural practice combinations to achieve the most stable yield over a wide range of soil water availabilities (Sinclair and Muchow, 2001; Chapman et al., 2002; Soriano et al., 2004).

Crop growth in a fluctuating environment generates complex and dynamic interactions between plant and environment, under the control of cultural practices. For instance, the concomitance of the growth period of a given leaf, the level of soil water deficit and the genotypic sensitivity to water deficit form a unique combination influencing plant architecture and consequently crop light interception. On the other hand, the control of stomatal conductance, by acting on the carbon/water trade-off, affects the plant's capacity to convert absorbed radiation into plant biomass. Among drought adaptation strategies, the minimisation of water loss can be achieved through the lowering of either leaf area, transpiration per unit leaf area (stomatal conductance) or a reduction of the energy load of the plant (extinction coefficient) (Sadras et al., 1993a). For sunflower, Aguirrezabal et

* Corresponding author.

E-mail address: debaeke@toulouse.inra.fr (P. Debaeke).

al. (2003) stated that maintenance of photosynthesis after anthesis is a key process, as seed weight and oil content are mostly influenced by intercepted radiation during seed filling. During this phase, stomatal closure appears to play a greater role in the control of plant water status (Connor and Hall, 1997), emphasizing the role of transpiration rate control compared to leaf area control during the sunflower grain filling period.

Genotypes with a gradual response ('conservative' strategy) might be most suited to environments with severe water deficits but this strategy may not be the most efficient for environments with short, frequent and moderate soil water deficits alternating with well-watered periods. In such environmental conditions, a steeper response ('productive' strategy), maintaining organ expansion and biomass production, could result in better agronomic performance. Consequently, it is not possible to define a unique combination of traits for better drought tolerance. Therefore, the evaluation of genotypic variability in plant responses to water deficit is a necessary prerequisite to propose new breeding programs for drought tolerance in sunflower.

It has been widely shown that water deficit has different effects on leaf expansion (Boyer, 1970; Takami et al., 1981; Connor and Sadras, 1992) and stomatal conductance (Hernandez and Orioli, 1985; Gimenez and Fereres, 1986; Connor and Sadras, 1992; Kiani et al., 2007) and hence on transpiration of sunflower genotypes. The information available in these studies is difficult to translate into quantitative plant response and thus to use in crop models. Moreover, previously characterized quantitative relationships for leaf expansion and the response of transpiration rate to water deficits did not take account of the large genotypic variability in sunflower. Sinclair (2005) proposed a simple framework to describe the quantitative responses of leaf expansion (LE) and transpiration rate (TR) to water stress, expressed as the fraction of transpirable soil water (FTSW).

In this study, we will characterize leaf expansion and transpiration rate reduction in response to water deficit for a range of sunflower genotypes using Sinclair's framework. Our objective is to propose a robust methodology to characterize, quantify and finally model these genotype-dependent responses to water deficit.

2. Materials and methods

2.1. Plant material and growing conditions

Three greenhouse experiments following the methodology of Lecoecur and Sinclair (1996) and Soltani et al. (2000) and the suggestions of Jones (2007) were conducted in 2005 and 2006. The first one was carried out from April to May 2005 in Auzeville, France (Expt. I, 12 days), the second one from January to March 2006 in Auzeville, France (Expt. II, 17 days) and the last one from December to March 2006 in Montpellier, France (Expt. III, 25 days).

Nine genotypes were sown on 1st April, 20 on 18 January in Expt. II and 10 on 15 December in Expt. III (Table 1). Overall, 25 genotypes (one Peredovik population, 20 commercial hybrids, and four experimental hybrids from the INRA selection program in Clermont-Ferrand) were evaluated in the greenhouse. Among

Table 1

Names, year of release and distribution of the 25 sunflower genotypes grown in the three greenhouse experiments (bold type indicates genotypes used in all experiments)

Genotypes	Year of release	Experiment I	Experiment II	Experiment III
Commercial hybrids or populations				
Peredovik	A 1960		X	
INRA6501	A 1970		X	
Airelle	A 1973		X	
Remil	A 1974		X	
Relax	A 1975		X	
Mirasol	B 1978		X	
Primasol	B 1979		X	X
Cargisol	B 1983		X	
Frankasol	B 1984		X	
Viki	B 1984		X	
Albena	C 1988	X	X	X
Euroflor	C 1988		X	
Vidoc	C 1989	X	X	X
Santiago	C 1993	X	X	
DK3790	C 1994		X	
Prodisol	D 1995	X	X	X
Melody	D 1996	X	X	X
LG5660	D 1998	X	X	X
Allstar	D 1999		X	
Heliasol	D 2000	X	X	
Pegasol	D 2001			X
Experimental hybrids (from INRA Clermont)				
XRQ*PAR6	E NA	X	X	
XRQ*PPR9	E NA	X	X	X
VDQ*OPB4	E NA			X
VDQ*PPR9	E NA			X

Five groups (A to E) of varieties were made up to represent those grown in the periods 1960–1975, 1975–1985, 1985–1995, 1995–2000 and experimental hybrids. Each group covers 80% or more of the area grown to sunflowers in France during the period concerned.

these 25 genotypes, six (Albena, LG5660, Melody, Prodisol, Vidoc, XRQ × PPR9) were common to the three experiments and 10 were grown on two experiments. The year of varietal release ranged from 1960 to 2001 (Vear et al., 2003). Except for the experimental hybrids, the chosen genotypes represent the commonest cultivars during the last 40 years in Western Europe. So these genotypes could be considered as representative of the main steps in sunflower breeding since the 1960s.

In all experiments, 25 cm upper diameter × 30 cm height pots were filled with 10 l of a substrate composed of 50% clay loam soil, 40% potting soil and 10% sand by volume. Rooting observations revealed that the plants had fully explored the pot soil volume. Thus all the transpirable soil water content was accessible to the plants. Pots were arranged to mimic a stand density of 6 plants m⁻², as commonly used in the field.

Greenhouse air temperature (T_a) and relative humidity (RH) were monitored above the pseudo-canopy using thermohygrometers (MP 103-A, Rotronic, France). Global radiation above the greenhouse was also monitored (CE-180, Cimel, France). Microclimate measurements were replicated in four places to sample greenhouse environment heterogeneity. Green-

house temperature was regulated at 20 °C and observed mean temperatures during measurements for experiments I, II, III were 20.0 ± 0.3 °C, 21.3 ± 0.3 °C and 19.4 ± 0.6 °C, respectively; mean relative humidity was $68.6 \pm 2.5\%$, $39.9 \pm 2.8\%$ and $31.1 \pm 3.3\%$, respectively. Evaporative demand was estimated by calculating vapour pressure deficit (VPD) according to Tetens (1930): mean daylight VPD was 2.0 ± 0.13 kPa, 2.5 ± 0.1 kPa and 3.1 ± 0.15 kPa for experiments I, II, and III, respectively.

All pots were irrigated daily up to water retention capacity until appearance of leaf 10. They were fertilised twice at a rate of 10 g N/m^2 before the beginning of measurements in experiments I and II. In experiment III, the plants were watered with a 0.1N Hoagland solution.

2.2. Water treatments

The soil water status was monitored using the fraction of transpirable soil water (FTSW). According to Sinclair (2005), plants respond to the progressive drying of soil in a similar manner across a wide range of conditions when water stress is expressed as FTSW.

In order to estimate the FTSW value of each pot, a full watering of all pots the day before the start of measurements was followed by one night of drainage. On the next morning, the initial pot water capacity was determined by weighing all the pots. Total transpirable soil water (TTSW) was calculated as the difference between initial pot capacity and the final pot weight after soil desiccation. FTSW was estimated as the ratio of actual transpirable soil water (ATSW) to TTSW, ATSW being the mass difference between daily and final pot weight.

When the plants had 10 visible leaves (12% of total leaf area at anthesis), a single drought cycle started in half of the pots (three for each genotype in expts. I and II, seven in expt. III) while the three (expts. I and II) or four (expt. III) control pots were watered daily in late afternoon to replace the daily water loss. All the pots were covered with a 3 mm layer of polystyrene sheet (expts. I and II) or were enclosed in a plastic bag (expt. III) to prevent soil evaporation. Water deficit in the stressed pots progressively occurred as the plants were not re-watered. Initial values of FTSW can exceed 1 as future-stressed pots may have been irrigated above the TTSW level at the start of experiment. The experiment ended when the transpiration rate of each stressed pot was less than 10% of that of the fully watered pots (Sinclair and Ludlow, 1986), which corresponded to floral initiation or the star bud developmental stage.

2.3. Plant transpiration rate

Each day, plant transpiration (TR_j) per unit leaf area ($\text{g cm}^2 \text{ s}^{-1}$) was calculated for each pot as the mass difference between weighings every 24 h (including the watering for unstressed pots) divided by plant total leaf area on the previous day.

At the same time, stomatal conductance ($\text{g m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) was measured each morning from 10 a.m. on one leaf per plant with a porometer (LAI-1600, LI-COR Inc., Lincoln, NE, USA).

Conductance measurements were performed on well-exposed ($15.4 \pm 5.1 \text{ MJ/m}^2 \text{ PAR}$) and youngest expanded leaves and on abaxial face, where stomatal density is greater (Rawson and Constable, 1980). Porometry was also used to determine the last day of measurements (when $g_s(\text{stressed})/g_s(\text{control})$ was less than 0.1), allowing us to estimate the value of TTSW of each pot. Mean TTSW was remarkably stable between experiments ($2378 \pm 161 \text{ g}$).

2.4. Leaf expansion rate

The length and width of each expanding leaf were measured daily (experiment I) or every 2 days (experiments II and III) for all the pots. Individual leaf area (S) was estimated (Eq. (1)) from leaf length (L) and maximum width (W), using a break-linear model ($R^2 = 0.992$, $\text{RMSE} = 5.886$ and $n = 304$):

$$\begin{aligned} \text{if } (L \times W) < \frac{c}{a-b} \quad S &= a \times (L \times W) \\ \text{else} \quad S &= b \times (L \times W) + c \end{aligned} \quad (1)$$

with $a = 0.684$, $b = 0.736$, $c = -8.860$.

In experiment II only half the leaves were measured and plant leaf area (LA) was estimated from measured leaf area (MLA) using a linear relation (Eq. (2), $R^2 = 0.993$, $\text{RMSE} = 246.8$ and $n = 54$):

$$\text{LA}_j = 1.91 \text{ MLA}_j + 14.17 \quad (2)$$

Finally, leaf expansion (LE) was calculated as the difference in plant leaf area between two successive days, ensuring that only expanding leaves were taken into account in the response variable.

3. Modelling whole plant response to increasing water deficit

To account for the daily fluctuation of transpiration rate resulting from changes in evaporative demand, relative daily values of LE or TR were calculated by dividing the drought treatment values by the corresponding mean values on the well-watered (control) treatment. However, due to variation in initial plant size between control and stressed treatments, there was some scatter on calculated initial ratios. To minimize this effect, daily ratio values of TR or LE for $\text{FTSW} > 0.6$ were normalized to result in a mean value of 1, when the soil was still moist (Lecoeur and Sinclair, 1996). The calculation of normalized leaf expansion (NLE) and normalized plant transpiration (NTR) was necessary for the quality of further linear model.

Despite the difference in the measured physiological process, transpiration ratios (NTR) calculated from values of transpiration acquired by weighing (plant conductance, g_p) were close to ratios using values acquired by porometry (stomatal conductance, g_s). Consequently these data from different scales (either plant or leaf) or time steps (days or seconds) were pooled to assess plant transpiration rate. The calculated ratios, NLE and NTR, were plotted for each genotype as a function of FTSW in stressed pots. The plant responses to water deficit were approached using a two-slope linear relation with one parameter

(FTSW_t) indicating the FTSW threshold below which expansion or conductance starts decreasing. The parameter FTSW_t was thus estimated by fitting a two-slope linear model to the experimental data (Eq. (3)):

$$\begin{aligned} \text{if } \text{FTSW} \geq \text{FTSW}_t \quad y &= 1 \\ \text{else} \quad y &= \frac{1}{\text{FTSW}_t} \times \text{FTSW} \end{aligned} \quad (3)$$

y being NLE or NTR.

4. Statistical analysis

All data analysis and non-linear regressions were performed using R software (R Development Core Team, 2006). Means were compared by computing unpaired Student tests and pair-wise multiple parameter comparisons were made using Tukey's honestly significant differences (HSD) test to obtain significance groups (Sheskin, 2003). Goodness of fit of the regressions was estimated by calculating the coefficient of determination (R^2) as 1-SSE/SST where SSE is the sum of squared errors and SST the total sum of squares. In each regression, a standard error (S.E.) was associated with the estimated parameter. Prediction quality and model comparison were achieved by computing an information criterion (Schwarz, 1978) and likelihood ratio tests.

5. Results

5.1. Phenotypic variability in the response curves to soil water deficit

The thresholds of fraction of transpirable soil water at which plants responded to soil water deficit (leaf expansion or transpiration) were estimated for each genotype × experiment combination. This resulted in 82 curves (Table 2). These thresholds were also estimated by pooling data sets for the six genotypes present in the three experiments (six curves). When considering all genotypes together, the proposed relationship provides a good description of the general pattern of plant response to water deficit (Fig. 1). Leaf expansion became affected by drought stress when about 1/3 of TTSW was exhausted. On the other hand, the plant transpiration dropped when 2/3 of TTSW was used. Thresholds identified for leaf expansion (0.63, S.E. = 0.022) and gas exchange (0.39, S.E. = 0.01) were close to those previously reported for sunflower (0.51–0.83 for NLE and 0.35 for NTR) (Turner et al., 1985; Sadras et al., 1993a,b). Thresholds for leaf expansion decrease were significantly higher ($P = 1.17\text{E} - 10$) than those determining plant transpiration decrease. When a plant suffers a water deficit, leaf expansion was found to be the first process to be affected (Boyer, 1970; Matthews et al., 1984; Connor and Jones, 1985; Connor et al., 1985). Despite a low mean standard error for all genotypes and processes

Table 2
Estimated FTSW threshold and standard error (S.E.) per genotype for decline of leaf expansion (NLE) or plant transpiration rate (NTR) response to water stress

	Leaf expansion rate (NLE)			Plant transpiration rate (NTR)		
	I	II	III	I	II	III
Peredovik		0.59 (0.02)			0.39 (0.03)	
INRA6501		0.39 (0.08)			0.35 (0.03)	
Airelle		0.89 (0.15)			0.33 (0.05)	
Remil		0.79 (0.06)			0.22 (0.05)	
Relax		0.88 (0.05)			0.58 (0.03)	
Mirasol		0.63 (0.11)			0.46 (0.04)	
Primasol		0.76 (0.06)	0.59 (0.04)		0.43 (0.04)	0.45 (0.02)
Cargisol		0.66 (0.06)			0.30 (0.05)	
Frankasol		0.36 (0.09)			0.38 (0.02)	
Viki		1.12 (0.10)			0.30 (0.05)	
Albena	0.62 (0.05) a	0.93 (0.11) ab	0.85 (0.05) b	0.35 (0.07) a	0.63 (0.03) b	0.42 (0.02) a
Euroflor		0.15 (0.03)			0.39 (0.05)	
Vidoc	0.67 (0.10) a	0.95 (0.08) b	0.52 (0.03) a	0.34 (0.06) a	0.28 (0.04) a	0.34 (0.02) a
Santiago	0.56 (0.05)	0.43 (0.10)		0.22 (0.04)	0.40 (0.02)	
DK3790		0.99 (0.06)			0.43 (0.02)	
Prodisol	0.73 (0.08) a	1.01 (0.06) b	0.43 (0.03) a	0.33 (0.10) a	0.35 (0.02) a	0.34 (0.01) a
Melody	0.61 (0.07) a	0.68 (0.04) a	0.78 (0.08) b	0.38 (0.05) a	0.58 (0.05) b	0.52 (0.01) b
LG5660	0.67 (0.10) a	1.01 (0.04) b	0.61 (0.05) ab	0.23 (0.06) a	0.34 (0.03) a	0.41 (0.03) a
Allstar		0.80 (0.05)			0.43 (0.03)	
Heliasol	0.52 (0.09)	0.34 (0.06)		0.35 (0.07)	0.60 (0.04)	
Pegasol			0.55 (0.05)			0.40 (0.02)
XRQ*PAR6	0.51 (0.09)	1.10 (0.06)		0.41 (0.10)	0.49 (0.03)	
XRQ*PPR9	0.56 (0.08) a	0.48 (0.14) a	0.34 (0.04) a	0.33 (0.08) a	0.39 (0.05) a	0.34 (0.02) a
VDQ*OPB4			0.56 (0.02)			0.44 (0.02)
VDQ*PPR9			0.74 (0.05)			0.46 (0.03)

Letters represent the significant difference between values of genotypic parameters (Tukey's honestly significant differences test).

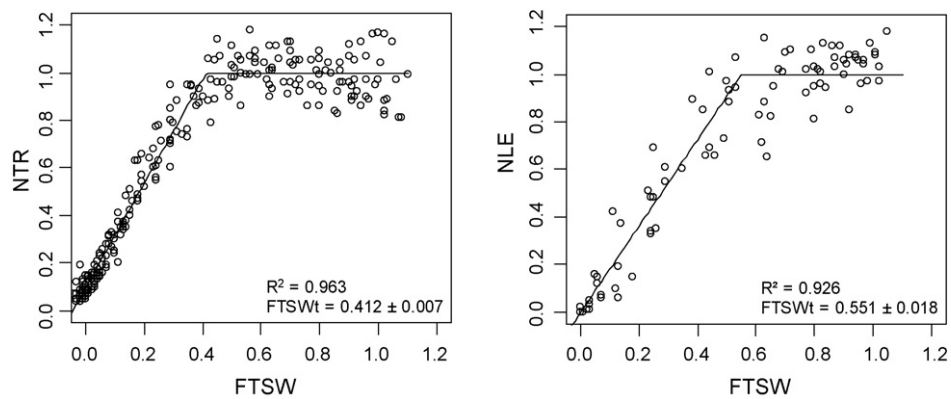


Fig. 1. Responses of normalized transpiration rate (NTR) and normalized leaf expansion (NLE) to available soil water content to support transpiration (FTSW): experiment III (10 genotypes).

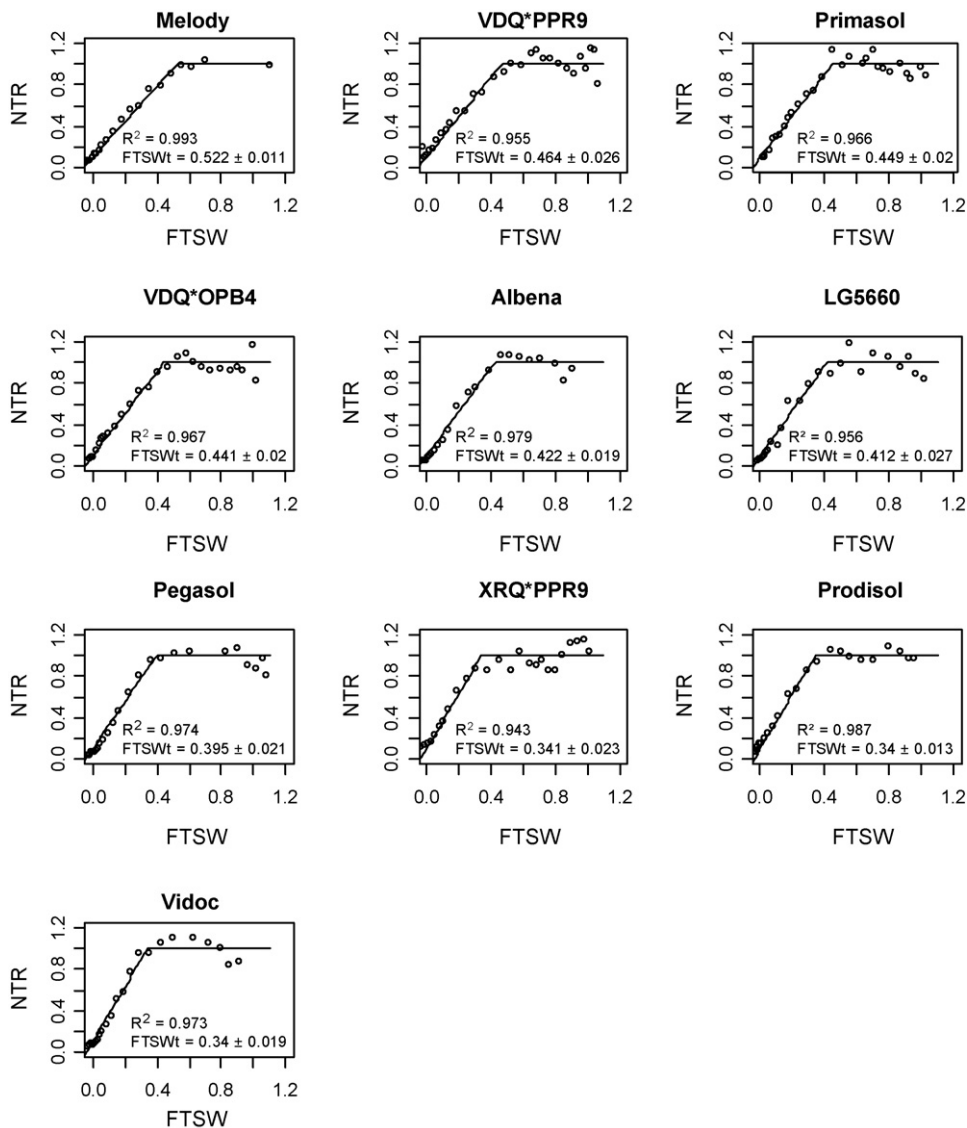


Fig. 2. Genotypic variability for normalized transpiration rate (NTR) control under drought stress among the 10 genotypes grown in experiment III. Genotypes are ordered from the most sensitive (stomata closure for a high FTSW) to the least sensitive one.

(S.E. = 0.018) there remains large residual variability around the mean fitted values describing the plant responses. When looking at these responses from a genotypic point of view, the estimated genotypic parameters (mean r^2 of 0.90, with 62% being over 0.9) show a wide variability within and between experiments (Fig. 2, Table 2). This variability can be split into three sources: genotypic, environmental and experimental error.

5.2. Genotypic variability

Characterization of LE and TR response to water deficit, unlike other phenotypic traits, is an arduous and time-consuming procedure. We need to decide whether it is worth doing this for each newly inscribed cultivar. It is assumed that a parameterisation for each genotype would better explain the total experimental variability than a single parameterisation for all sunflower genotypes. Two nested models can thus be defined and compared: a model with n -genotypic parameters (G-model) and another with one “sunflower species” parameter (S-model). The Bayesian information criterion (BIC) is a statistical criterion based on likelihood for model selection (Schwarz, 1978), calculated as $BIC = -2 \ln(L) + \ln(n)p$ with L as the maximized value of the likelihood function for the estimated model, n as the sample size and p as the number of parameters estimated. Assuming that the model errors are normally distributed, the BIC is a decreasing function of the residual sum of squares (RSS), and an increasing function of parameter number. The model with the lower BIC value is the more parsimonious (Burnham and Anderson, 2002). Comparing this criterion for the two models for each experiment reveals whether a genotypic parameterisation is better than a species parameterisation. In five out of the six experiment \times process combinations, the G-model was better than S-model (Table 3). In experiment I, variability for NLE was slightly better explained by the G-model ($P=0.04$ for a likelihood ratio test) and NTR was the only case where the G-model was not significantly better ($P=0.08$). Response parameter comparison shows only two groups of significantly different genotypes within each experiment (Table 2.). This means that the experimental method for genotype parameterization can only reasonably discriminate between two main genotypic behaviours: a steep response to water deficit versus a more gradual one.

5.3. Environmental variability

Irradiation, relative humidity, and to a lesser extent air temperature were not constant between experiments. Consequently, the evaporative demand changed between the three experiments. These differences in evaporative demand might have an effect on the estimated thresholds. In our results, an analysis of variance showed a significant effect of experiment on mean NLE thresholds ($P=0.05$) but not on NTR thresholds ($P=0.22$). Furthermore, average daily VPD during the experiment was not correlated with variation in the mean NLE thresholds.

Sadras et al. (1993a) also indicated an environmental sensitivity for leaf expansion but not for gaseous exchange on sunflower and Ray et al. (2002) showed no effect of VPD on maize transpiration control. For sunflower, a greater evaporative demand (usually related to field conditions) generally increases the thresholds of sensitivity of stomatal conductance to drought (Sadras and Milroy, 1996). More recently, Tardieu and Simonneau (1998) indicated that soil type (natural vs. potting substrate) could determine VPD response of stomatal conductance: hence g_s control in sunflower should be not affected by VPD under field conditions. Further experiments using controlled VPD levels would be necessary to show the VPD effect on response thresholds.

Even if environment has no effect on average NTR thresholds, genotypic response thresholds varied greatly between experiments. Consequently, it seems important to consider the rankings for genotypic sensitivity. In many crop models (Sinclair, 1986; Chapman et al., 1993; Soltani et al., 1999), NLE and NTR response curves are used as scalars to reduce leaf expansion and gas exchange rate according to the soil water deficit. Assuming that these estimated thresholds could represent genotypic characteristics through specific parameters in such models, it is important to quantify the stability of genotypic ranking across experiments. Kendall's coefficient of concordance (W) was used here for assessing the agreement between the genotypic threshold rankings across the three experiments. For the six genotypes common to the three experiments, ranking was not consistent at 5% for NLE thresholds ($W=0.6$, $P=0.109$) but was consistent for NTR thresholds ($W=0.842$, $P=0.027$). This result might be related to the difference in numbers of observations between the two processes. As transpiration response was estimated daily through simple pot weighing, the time step of leaf

Table 3
Comparison of the two methods of parameterization for determining expansion or transpiration control under water stress for the three experiments

		Leaf expansion rate (NLE)			Plant transpiration rate (NTR)		
	Model	I	II	III	I	II	III
FTSW _t	Sunflower	0.59	0.76	0.55	0.35	0.43	0.41
S.E.	Sunflower	0.03	0.02	0.02	0.03	0.01	0.01
R^2	Sunflower	0.88	0.75	0.93	0.76	0.92	0.96
BIC	Sunflower	−69.7	−56.7	−140.2	−50.7	−615.9	−576.8
BIC	Genotype	−70.4	−265.7	−191.8	−47.9	−729.7	−637.7
P value		0.04	7.36E−43	2.30E−11	0.08	8.09E−25	5.29E−14

“Model” column indicates the type of data used for parameter estimation: “sunflower” indicates that all genotypes were pooled. FTSW_t is the estimated threshold of decline and “S.E.” is the associated standard error. BIC is the Bayes information criterion. P is the probability value for a likelihood ratio test comparing the two models.

expansion observation was much longer because the method did not allow accurate daily calculations and was time-consuming. For example, estimation of response thresholds with only half the experimental data for NTR doubled the standard error (0.075 vs. 0.039) and the ranking differed between experiments ($P=0.251$). As observed in maize (Reymond et al., 2003), we could assume that intensive measurements, for instance using automatic sensors, would lead to the same conclusion on the stability of genotypic parameters for NLE. However, those automatic sensors are currently adapted to 1D leaf elongation but not to 2D leaf expansion.

6. Discussion

The characterisation of leaf expansion and plant transpiration responses to water deficit at a genotypic level helps in predicting or comparing the performance of sunflower hybrids submitted to different patterns (length, timing, strength) of water deficit.

The water deficits experienced by plants in field conditions are extremely variable. They result from a combination of phenological timing, leaf area index, soil characteristics (texture and depth), crop management (sowing date, plant density, irrigation and N fertilization) and weather conditions, governing soil drying rates, stress timing and duration. Moreover, according to the rainfall or irrigation events, the plants may experience a succession of drying/rewetting periods. Under these conditions, the difference in sensitivity between genotypes for a given process, as well as the difference in sensitivity of various processes for a given genotype could greatly affect the agronomic performance of the crop.

Two main forms of genotypic behaviour are illustrated by our results: a “conservative” strategy, where the plants react to drought stress by reducing leaf expansion and closing their stomata when FTSW is still relatively high, and a “productive” strategy, whereby the crop keeps expanding and transpiring despite increasing drought (Sinclair and Muchow, 2001). Two of our genotypes represent these strategies: “Melody” with a NLE threshold of 0.69 (0.03) and NTR threshold of 0.53 (0.02) is a conservative genotype, while “XRQ*PAR9” with NLE and NTR thresholds of 0.39 (0.04) and 0.37 (0.03), respectively, is a productive genotype (Fig. 3.). Between these two extreme forms

of behaviour, the other genotypes had a wide range of thresholds, although variability of control for plant transpiration is about half that for leaf expansion. Few studies have compared the responses of more than two genotypes to drought: Jefferies (1993) reported a significant effect of genotype (19 potato genotypes) on leaf area expansion rate and Ray and Sinclair (1997) on stomata closure (eight maize genotypes). Anisohydric species typically exhibit less stomatal sensitivity to soil moisture than isohydric ones, resulting in a wide fluctuation in leaf water potential (Franks et al., 2007). Surprisingly, genotypic variability of plant transpiration control within sunflower, usually viewed as an anisohydric species (Sadras et al., 1993a,b; Jones, 1998), is quite wide: response thresholds range from 0.22 to 0.63. The latter value brings some genotypes closer to isohydric behaviour such as that of maize (Tardieu et al., 1996; Tardieu and Simonneau, 1998).

Over the three experiments, control of leaf expansion and gaseous exchange were apparently not related ($r=0.060$, $P=0.71$) (Fig. 4). When the thresholds were estimated by pooling the three experiments, they do not indicate a possible correlation ($r=0.232$, $P=0.264$): sunflower genotypes apparently control their leaf expansion and their transpiration independently, thus leading to contrasting strategies for regulating water loss. This independence of control may also suggest that leaf expansion and stomata response in sunflower are not necessarily triggered by the same signals (Bates and Hall, 1981; Sadras et al., 1993a; Tardieu et al., 1996). It is also noteworthy that response thresholds were not correlated with genetic improvement, estimated by the cultivar’s date of release ($r=-0.001$, $P=0.99$ for NLE; $r=0.11$, $P=0.62$ for NTR). In the context of French sunflower selection environments, mainly having deep soils, such drought-tolerance traits may appear to be neutral and therefore less subject to selection in elite hybrids.

However, before extrapolating the identified genotype’s behaviour to field conditions, some caution is due concerning soil and the occurrence of water deficits. Soil substrates in greenhouse experiments have a much lower unsaturated hydraulic conductivity than field soils and thus transient and local water deficits can occur even at relatively high FTSW (Jones and Tardieu, 1998). It is not clear whether soil texture influences FTSWt or not: Sadras and Milroy (1996) reported that thresholds expressed as a function of plant available water (PAW) may

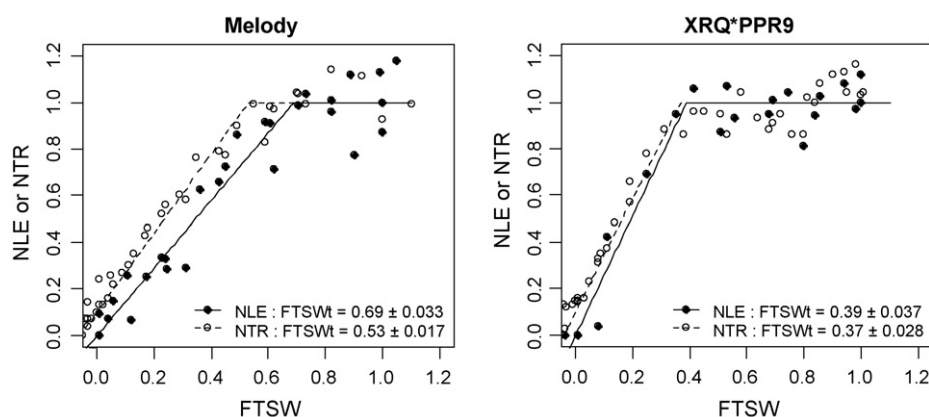


Fig. 3. Leaf expansion (closed symbols, full line) and plant transpiration (open symbols, dashed line) response of two contrasting genotypes to progressive soil drying.

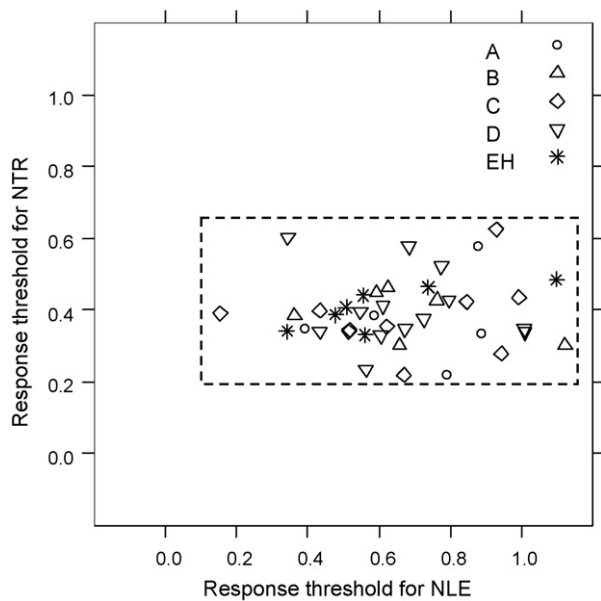


Fig. 4. Comparison of response thresholds (FTSWt) for transpiration (NTR) and leaf expansion (NLE). Letters A, B, C, D represent genotype generation as described in Table 1 and EH stands for experimental hybrids. The dashed box represents the parameter space potentially accessible to the cultivar selection: for example the upper right corner would characterize a very 'conservative' genotype whereas the opposite corner would represent an extremely 'productive' one.

be linked to the dynamics of water uptake, i.e. leaf expansion and gas exchange control would be anticipated when going from fine to coarse soil. On the other hand, using a theoretical analysis, Sinclair (2005) argued that expressing NTR as a function of soil water content available to support transpiration makes the identified response threshold much more robust to a number of soil factors such as soil depth (Ray and Sinclair, 1998), texture (Sinclair et al., 1998) or conductivity.

Another point is that, in most field conditions, the crop suffers from cyclic drought stress of variable intensity, which leads to an acclimation process (Matthews et al., 1984). Acclimation tends to lower plant sensitivity to drought and thus Sadras and Milroy (1996) suggested a lowering of FTSWt for NLE and NTR. Recent physiological studies of cyclic drought stress reported that although sunflower was subject to cavitation fatigue (Hacke et al., 2001), its reversal was possible within a few days if the xylem refilled (Stiller and Sperry, 2002). In this condition, stem hydraulic conductivity should remain constant after successive drought stresses and the plant should be less subject to a modification of LE or TR control. Stability of leaf expansion or stomatal control behaviour characterised in a greenhouse should thus be treated with caution when referring to rainfed crops or any environment where water availability is fluctuating.

Connor and Hall (1997) and Sadras et al. (1993a) stated that crops stressed before anthesis regulate transpiration predominantly by reducing leaf area expansion. Unexpected intraspecific variability in stomatal control was determined in our pre-anthesis study. The contribution of LE or TR control before flowering on total plant water loss should be evaluated using dynamic crop models integrating furthermore phenology and leaf area dynamics.

7. Conclusions

Our results indicate a robust relationship between leaf expansion or daily transpiration before anthesis and available soil water content. The estimated genotypic thresholds were affected by environment but no obvious tendency was observed to support a theoretical increase of thresholds with increasing VPD (Ray et al., 2002). Genotypic ranking was maintained for transpiration control, which appears to be the main physiological process driving post-flowering photosynthesis. Overall, this widely tested method (Sadras et al., 1993a on sunflower; Lecoeur and Sinclair, 1996 on field pea; Ray and Sinclair, 1997 on maize; Soltani et al., 2000 on chickpea) proved to be applicable to characterize genotypic control of leaf expansion and transpiration in sunflower during a single drought cycle. Several limitations should be taken into account when extending these results to field conditions: fluctuating soil water content might interact with phenology to modify the threshold values determined in greenhouse during a defined growth stage and under a single drought pattern.

The on-going challenge is to demonstrate that the thresholds estimated from greenhouse experiments can be used in crop models to account for genotype \times environment interactions arising from a wide range of soil and water conditions. The fact that these response parameters do not seem to be related to the selection history suggests exploring new combinations of cultivar earliness and sowing date (defining supply and demand for water) on the one hand and cultivar control type (defining plant response) on the other to identify cultivar ideotypes more adapted to the target population of environments.

Acknowledgements

The contribution of C. Quinquy, M. Labarrère and P. Perrin to the setting up of greenhouse experiments and to plant measurements is gratefully acknowledged. The authors are grateful to D. Wallach for statistical advisory and to F. Vear for providing original sunflower materials.

References

- Aguirrezabal, L.A., Lavaud, Y., Guillermo, A.A., Izquierdo, N.G., Andrade, F.H., Gonzalez, L.M., 2003. Intercepted solar radiation during seed filling determines sunflower weight per seed and oil concentration. *Crop Sci.* 43, 152–161.
- Bates, L.M., Hall, A.E., 1981. Stomatal closure with soil water depletion not associated with changes in bulk leaf water status. *Oecologia* 50, 62–65.
- Boyer, J.S., 1970. Leaf enlargement and metabolic rates in corn, soybean, and sunflower at various leaf water potentials. *Plant Physiol.* 46, 233–235.
- Burnham, K., Anderson, D., 2002. *Model Selection and Multi-Model Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. Springer.
- Chapman, S., Hammer, G., Meinke, H., 1993. A sunflower simulation model. I. Model development. *Agron. J.* 85, 725–735.
- Chapman, S., Cooper, M., Hammer, G., 2002. Using crop simulation to generate genotype by environment interaction effects for sorghum in water-limited environments. *Aust. J. Agric. Res.* 53, 379–389.
- Connor, D., Hall, A., 1997. Sunflower physiology. In: Schneiter, A.A. (Ed.), *Sunflower Technology and Production*, Agronomy Monograph 35. Madison (WI, USA), ASA-CSSA-SSSA, pp. 67–113.

- Connor, D.J., Jones, T.R., 1985. Response of sunflower to strategies of irrigation. II. Morphological and physiological responses to water stress. *Field Crops Res.* 12, 91–103.
- Connor, D.J., Sadras, V., 1992. Physiology of yield expression in sunflower. *Field Crops Res.* 30, 333–389.
- Connor, D.J., Palta, J.A., Jones, T.R., 1985. Response of sunflower to strategies of irrigation. III. Crop photosynthesis and transpiration. *Field Crops Res.* 12, 281–293.
- Dufresne, J.L. (and 30 co-authors), 2006. Simulation du climat récent et futur par les modèles du CNRM et de l'IPSL. *La Météorologie*, 55, 45–59.
- Franks, P., Drake, P., Froend, R., 2007. Anisohydric but isohydrodynamic: seasonally constant plant water potential gradient explained by a stomatal control mechanism incorporating variable plant hydraulic conductance. *Plant Cell Environ.* 30, 19–30.
- Gimenez, C., Fereres, E., 1986. Genetic variability in sunflower cultivars under drought. II. Growth and water relations. *Aust. J. Agric. Res.* 37, 583–597.
- Hacke, U.G., Stiller, V., Sperry, J.S., Pittermann, J., McCulloh, K.A., 2001. Cavitation fatigue, embolism and refilling cycles can weaken the cavitation resistance of xylem. *Plant Physiol.* 125, 779–786.
- Hernandez, L.F., Orioli, G.A., 1985. Relationships between root permeability to water, leaf conductance and transpiration rate in sunflower *Helianthus annuus* L. cultivars. *Plant Soil* 85, 229–235.
- Jefferies, R.A., 1993. Responses of potato genotypes to drought. I. Expansion of individual leaves and osmotic adjustment. *Ann. Appl. Biol.* 122, 93–104.
- Jones, H.G., 1998. Stomatal control of photosynthesis and transpiration. *J. Exp. Bot.* 49, 387–398.
- Jones, H.G., 2007. Monitoring plant and soil water status: established and novel methods revisited and their relevance to studies of drought tolerance. *J. Exp. Bot.* 58, 119–130.
- Jones, H.G., Tardieu, F., 1998. Modelling water relations of horticultural crops: a review. *Sci. Hortic.* 74, 21–46.
- Kiani, S.P., Grieu, P., Maury, P., Hewezi, T., Gentzbittel, L., Sarrafi, A., 2007. Genetic variability for physiological traits under drought conditions and differential expression of water stress-associated genes in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Theor. Appl. Genet.* 114, 193–207.
- Lecoeur, J., Sinclair, T.R., 1996. Field pea transpiration and leaf growth in response to soil water deficit. *Crop Sci.* 36, 331–335.
- Matthews, M.A., van Volkenburgh, E., Boyer, J.S., 1984. Acclimation of leaf growth to low water potentials in sunflower. *Plant Cell Environ.* 7, 199–206.
- R Development Core Team, 2006. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, ISBN 3-900051-07-0.
- Rawson, H., Constable, G., 1980. Carbon production of sunflower cultivars in field and controlled environments. II. Leaf growth. *Aust. J. Plant. Physiol.* 7, 575–586.
- Ray, J.D., Sinclair, T.R., 1997. Stomatal closure of maize hybrids in response to drying soil. *Crop Sci.* 37, 803–807.
- Ray, J.D., Sinclair, T.R., 1998. The effect of pot size on growth and transpiration of maize and soybean during water deficit stress. *J. Exp. Bot.* 49, 1381–1386.
- Ray, J.D., Gesch, R.W., Sinclair, T.R., Hartwell Allen, L., 2002. The effect of vapor pressure deficit on maize transpiration response to a drying soil. *Plant Soil* 239, 113–121.
- 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.
- Sadras, V.O., Milroy, S.P., 1996. Soil-water thresholds for the responses of leaf expansion and gas exchange: a review. *Field Crops Res.* 47, 253–266.
- Sadras, V.O., Villalobos, F.J., Fereres, E., Wolfe, D.W., 1993a. Leaf responses to soil water deficits: comparative sensitivity of leaf expansion and leaf conductance in field-grown sunflower. *Plant Soil* 153, 189–194.
- Sadras, V.O., Villalobos, F., Fereres, E., 1993b. Leaf expansion in field-grown sunflower in response to soil and leaf water status. *Agron. J.* 85, 564–570.
- Schwarz, G., 1978. Estimating the dimension of a model. *Ann. Stat.* 6, 461–464.
- Sheskin, D., 2003. The Handbook of Parametric and Nonparametric Statistical Procedures. Chapman and Hall/CRC.
- Sinclair, T.R., 1986. Water and nitrogen limitations in soybean grain production. I. Model development. *Field Crops Res.* 15, 125–141.
- 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.R., Ludlow, M., 1986. Influence of soil water supply on the plant water balance of four tropical grain legumes. *Aust. J. Plant Physiol.* 13, 329–341.
- 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., Hammond, L., Harrison, J., 1998. Extractable soil water and transpiration rate of soybean on sandy soils. *Agron. J.* 90, 363–368.
- Soltani, A., Ghassemi-Golezani, K., Khoie, F.R., Moghaddam, M., 1999. A simple model for chickpea growth and yield. *Field Crops Res.* 62, 213–224.
- Soltani, A., Khoie, F.R., Ghassemi-Golezani, K., Moghaddam, M., 2000. Thresholds for chickpea leaf expansion and transpiration response to soil water deficit. *Field Crops Res.* 68, 205–210.
- Soriano, M.A., Orgaz, F., Villalobos, F.J., Fereres, E., 2004. Efficiency of water use of early plantings of sunflower. *Eur. J. Agron.* 21, 465–476.
- Stiller, V., Sperry, J.S., 2002. Cavitation fatigue and its reversal in sunflower *Helianthus annuus* L. *J. Exp. Bot.* 53, 1155–1161.
- Takami, S., Turner, N., Rawson, H., 1981. Leaf expansion of four sunflower *Helianthus annuus* L. cultivars in relation to water deficits. I. Patterns during plant development. *Plant Cell Environ.* 4, 399–407.
- Tardieu, F., Simonneau, T., 1998. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. *J. Exp. Bot.* 49, 419–432.
- Tardieu, F., Lafarge, T., Simonneau, T., 1996. Stomatal control by fed or endogenous xylem ABA in sunflower: interpretation of observed correlations between leaf water potential and stomatal conductance in anisohydric species. *Plant Cell Environ.* 19, 75–84.
- Tetens, O., 1930. Über einige meteorologische begriffe. *Z. Geophys.* 6, 297–309.
- Turner, N.C., Schulze, E.D., Gollan, T., 1985. The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. *Oecologia* 65, 348–355.
- Unger, P.W., 1990. Sunflower. In: Stewart, B.A., Nielsen D.R. (Ed.), *Irrigation of Agricultural Crops*. Agronomy Monograph No. 30. Madison (WI, USA): ASA-CSSA-SSSA, pp. 775–794.
- Vear, F., Bony, H., Joubert, G., Tourvieille De Labrouhe, D., Pauchet, I., Pinochet, X., 2003. 30 years of sunflower breeding in France. *OCL-Oleagineux Corps Gras Lipid.* 10, 66–73.

Indices de stress hydriques

Trois facteurs de stress sont intégrés dans le modèle à la suite de cette étude. Dans cette publication, les relations entre un indice de stress hydrique et les réponses de la plante ont été abordées avec une relation bi-linéaire. Ce type de modèle permettait d'obtenir un paramètre correspondant à une réalité biologique (une teneur en eau), ce qui est justifié dans une approche analytique. Au niveau de la modélisation, des relations non-linéaires ont été utilisées : elle permettent à la fois un meilleur ajustement des deux variables, mais sont également plus simple à coder ; en revanche le paramètre ainsi déterminé perd son sens biologique. Les sensibilités variétales sont paramétrées à nouveau en utilisant des fonctions non linéaires (Cf. Tab. 5.3) : plus la valeur du paramètre est négative plus la plante tarde à répondre à la contrainte.

$$F = -1 + \frac{2}{1 + \exp(a \cdot FTSW)} \quad (5.11)$$

Où a est le paramètre représentant la réponse variétale et $FTSW$ la fraction d'eau transpirable du sol.

Selon les données ajustées, cet indice (F) représente l'effet d'une contrainte sur l'expansion ou la transpiration. Appliquer strictement la fonction de réponse de la transpiration à la photosynthèse, en se basant sur l'échange eau/carbone revient à simuler une réponse linéaire entre la photosynthèse et la conductance stomatique, ce qui n'est pas le cas chez le tournesol (Maury, P.; Comm. Pers.). La solution adoptée consiste à « décaler » la courbe de réponse de la photosynthèse vers des teneurs en eau plus basses en ajoutant une valeur fixe au paramètre estimé sur les données de réponse de la transpiration. La valeur de ce paramètre a été estimé par optimisation ($a_{photosynthese} = a_{transpiration} - 25$).

5.3.3 Incidence du déficit hydrique sur la sénescence foliaire

Un fonctionnement actif de la surface foliaire en post-floraison assure au tournesol la possibilité d'atteindre des rendements importants (Aguirrezabal et al., 2003). Ce bon fonctionnement est avant tout rendu possible par le maintien d'une efficacité d'interception importante (Casadebaig, 2004). La sénescence, dont la régulation chez le tournesol est sous la dépendance de plusieurs facteurs environnementaux et génétiques, est un processus central dans le maintien d'une activité photosynthétique efficace après la floraison. Parmi ces facteurs, le déficit hydrique est celui qui affecte le plus le déroulement de la sénescence en l'accéléralant considérablement (Merrien et al., 1981; Munné-Bosch and Alegre, 2004). La représentation de la sénescence en l'absence de contrainte hydrique est détaillée dans la section traitant du modèle d'évolution de surface foliaire (Cf. section 6). Dans ce modèle, une courbe en cloche traduit la durée de vie potentielle des limbes selon leur position sur la tige, permettant ainsi de positionner l'évolution de la vitesse potentielle de sénescence (sigmoïdale) en fonction du temps.

Génotypes	Paramètre de réponse	
	Expansion	Transpiration
Peredovik	-4,1	-7,6
INRA6501	-4,6	-7,3
Rémil	-3,5	-8,6
Airelle	-2,7	-6,8
Relax	-2,9	-5,1
Mirasol	-3,7	-6,3
Primasol	-3,8	-6,4
Cargisol	-3,7	-7,5
Viki	-2,3	-6,6
Frankasol	-6,8	-7,2
Albena	-3,3	-5,5
Vidoc	-3,5	-7,2
Euroflor	-15,6	-6,1
Santiago	-4,9	-9,1
DK3790	-2,4	-6,3
Prodisol	-4,3	-7,1
Melody	-3,8	-5,7
LG5660	-3,1	-7,7
Allstar	-3,4	-6,6
Heliasol	-5,2	-5,2

TABLE 5.3: Paramétrage de la réponse de l'expansion et de la transpiration à une contrainte hydrique pour 20 génotypes de tournesol. Les valeurs indiquées sont celle du paramètre a de l'équation 5.11

En plus d'un contrôle hormonal (Munné-Bosch and Alegre, 2004), une mauvaise activité photosynthétique peut être également responsable du déclenchement de la sénescence (Thomas, 1992). Cette constatation suggère de considérer dans le modèle l'hypothèse d'une relation entre la sensibilité de la photosynthèse au déficit hydrique (FHRUE, Cf. 5.3.2) et la vitesse potentielle de sénescence. Cette hypothèse (H1) ainsi que celle d'une sénescence indépendante d'une contrainte hydrique (H0) ont été évaluées sur des situations présentant des déficits hydriques importants avec un suivi du LAI post-floraison.

L'évaluation de cette hypothèse indique que la prédiction de l'indice foliaire n'est pas améliorée par une représentation plus réaliste de la sénescence (Fig. 5.3). Un profil potentiel de durée de vie des limbes (indépendant de l'environnement) apparaît donc comme une solution (H0) finalement assez robuste. Les limbes du bas du couvert ont dans cette hypothèse une durée de vie nettement inférieure aux autres, une partie de l'effet d'un déficit hydrique post-floraison serait donc déjà représenté de cette manière. Cette robustesse est notamment remarquable pour la situation 11 (Auzeville, 2003) où une forte accélération de la sénescence post-floraison avait été caractérisée. D'autre part, la prédiction du rendement est dégradée par cette représentation de la sénescence, sous

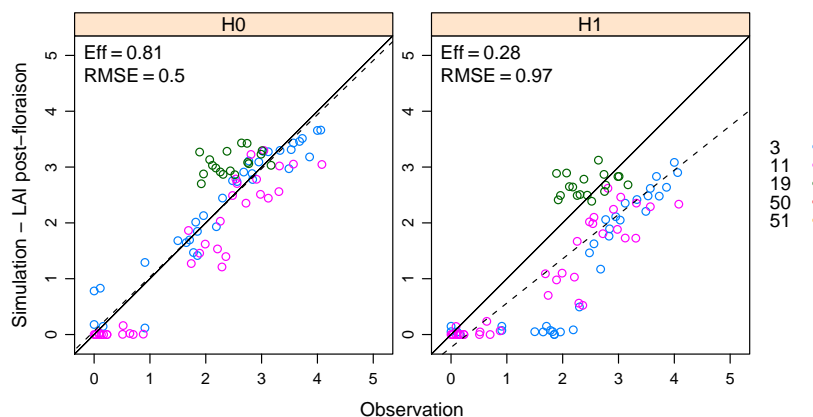


FIGURE 5.3: Evaluation d'une hypothèse de l'effet de la contrainte hydrique sur la sénescence. Les situations utilisées pour l'évaluation sont définies dans la partie 3.2.1

contrainte hydrique forte mais également pour des situations présentant de plus faible contraintes (jusqu'à 35 % d'augmentation de RMSE).

Ce comportement est probablement dû à la difficulté de représenter finement la sénescence dans un modèle intégrant l'effet du déficit hydrique à la fois dans des relations proches de la physiologie (courbes de réponses de la transpiration ou de l'expansion) et dans des relations plus intégratives (réponse de l'indice de récolte, Cf. section 7.2.3). Comme dans un système réel, le modèle simule des interactions entre ses variables, elles sont ici difficiles à prévoir. Il se peut que cette structure particulière du modèle conduise à surestimer le nombre de cibles du déficit hydrique. Ainsi, l'effet majeur de la contrainte hydrique sur la vitesse de sénescence caractérisé au champ pourrait être court-circuité dans le modèle par l'intégration de l'effet d'une contrainte hydrique post-floraison directement sur l'indice de récolte. Représenter alors explicitement l'effet de l'eau sur la sénescence conduirait alors, dans ce cadre de modélisation, à dégrader la capacité de prédiction du modèle.

Face à ce comportement complexe du modèle, il a été choisi de maintenir une capacité de prédiction élevée aux dépens d'une représentation trop fidèle mais incomplète de la réalité. L'hypothèse la plus simple est alors retenue : la sénescence est considérée comme indépendante d'une contrainte hydrique dans la version finale du modèle.

5.4 Effet de l'azote minéral sur la croissance du couvert

5.4.1 Modélisation du bilan azoté

La quantité d'azote minéral dans le sol est fonction de la minéralisation de l'azote organique dans l'horizon de surface, d'une éventuelle fertilisation (minérale ou organique) et des pertes par lixiviation et dénitrification.

Fertilisation et coefficient réel d'utilisation

Seule la fertilisation par engrais minéral est considérée comme source d'azote, les autres sources (irrigations/précipitations, engrais organiques) sont considérées comme mineures dans le système étudié. L'azote minéral apporté par la fertilisation n'est pas directement incorporé dans l'horizon de surface, il est solubilisé seulement après un apport d'eau supérieur à 5 mm. De plus, la compétition entre la plante et le sol est représentée par l'utilisation d'un coefficient réel d'utilisation (CRU), qui permet de rendre compte des pertes d'azote (volatilisation, immobilisation) qui ont lieu si l'absorption n'est pas rapide. Le travail de [Limaux et al. \(1999\)](#) montre que l'efficacité d'utilisation de l'engrais est d'autant plus forte que la vitesse de croissance de la culture est forte ; cela suggère que les pertes gazeuses sont d'autant plus fortes que la demande en azote du peuplement de l'azote est faible. Le CRU peut donc être estimé à partir de la vitesse de croissance de la culture ($g.m^{-2}.C.j^{-1}$). Initialement établie sur blé [Limaux et al. \(1999\)](#), cette relation a fait l'objet d'une optimisation de ces paramètres pour être utilisée dans le modèle.

Minéralisation et dénitrification

Les fonctions impliquées dans la modélisation de la minéralisation sont issues d'expérimentations très nombreuses synthétisées par ([Valé, 2006](#)). Un paramètre représente la vitesse de minéralisation potentielle ($Kg.Ha^{-1}.J^{-1}$) déterminée pour un type de sol, cette vitesse étant affectée par la température et l'humidité du sol à travers le concept de temps hydrothermique ([Mary et al., 1999](#)). La température fait varier exponentiellement la vitesse de minéralisation potentielle, selon une loi exponentielle. L'humidité du sol réduit la minéralisation potentielle selon une loi linéaire en fonction de la teneur en eau ([Valé, 2006](#)).

La dénitrification est simplement fonction de la température, la fonction proposée par [Sinclair and Muchow \(1995\)](#) est reprise dans ce modèle. Le modèle de dénitrification actuel permet d'expliquer des pertes d'environ 10 Kg/Ha dans le cycle, mais ne prend pas en compte l'humidité. Dans une étude récente, [Valé et al. \(2007\)](#) indiquent que des processus se déroulant à des pas de temps courts peuvent être responsable d'importantes pertes par dénitrification dans des conditions d'anoxie temporaires.

Absorption d'azote par le couvert

Le modèle d'absorption d'azote reprend les formalismes proposés dans le modèle STICS (Brisson et al., 2003). Ce modèle compare l'offre du sol (déterminée par le bilan azoté) et la demande de la plante (liée à l'indice de nutrition azotée, Cf. section 5.4.2) : l'offre du sol est en général limitante hormis quand la demande de la plante devient nulle (teneur en azote maximale dans la plante).

L'absorption d'azote par la plante est réalisée selon deux voies : la majeure partie est absorbée avec le flux d'eau transpiratoire et le complément est apporté par une absorption active d'azote. La seule absorption d'azote par le flux transpiratoire ne permettait pas un ajustement correct du bilan azoté. Le flux de convection est le produit du flux d'eau de transpiration (vTR_i) et de la concentration en nitrate dans l'horizon de sol. Il n'est pas considéré de flux de diffusion passif du nitrate vers les racines.

Le flux d'absorption active dépend de la capacité intrinsèque d'absorption, de la densité racinaire et de la concentration en nitrate dans le milieu extérieur. La vitesse d'absorption active (vAA) augmente avec la concentration en nitrate selon une double cinétique de Michaëlis-Menten qui correspond à 2 systèmes de transport : un système à forte affinité (Vm_1 et Km_1 faibles) et un système à faible affinité (Vm_2 et Km_2 élevés). Les valeurs initiales des constantes d'affinité (Brisson and Wery, 2002) ont été conservées mais un paramètre d'ajustement a été ajouté et estimé pour le tournesol.

$$vAA_1 = \frac{Vm_1 \cdot CN_i}{Km_1 + CN_i} + \frac{Vm_2 \cdot CN_i}{Km_2 + CN_i} \cdot zRac \cdot DE_i \cdot a \quad (5.12)$$

Où, Vm_1 ($1.8E^{-3}$), Km_1 (50), Vm_2 ($5E^{-2}$), Km_2 ($2.5E^4$), constantes des cinétiques ; $zRac$, profondeur de racines dans l'horizon ; DE_i , densité d'enracinement ; a (0.1) paramètre d'ajustement estimé par optimisation.

Dans le modèle, les deux mécanismes d'absorption d'azote ont lieu pour tous les horizons du sol colonisés par les racines. Blanchet et al. (1986) indique que l'azote des horizons profonds est utilisable grâce à l'enracinement efficace du tournesol. L'absorption après la floraison représente 20 à 25 % de l'azote total (Loubser and Human, 1993). En conséquence, dans le modèle, l'absorption est prolongée également après la floraison pour parvenir à des valeurs autour de 25 % d'azote absorbé post-floraison en moyenne, mais jusqu'à 40 % pour les situations les plus fertilisées et bien irriguées (situation 1).

Variabilité phénotypique représentée par le modèle de bilan azoté

La variabilité phénotypique existante sur l'absorption d'azote pour le tournesol est ignorée dans le modèle car elle est difficile à traduire en paramètres génotypiques agissant intrinsèquement sur cette fonction. Par ailleurs, il n'y a pas d'études mettant en évidence des comportements différenciés quant à l'absorption d'azote chez le tournesol qui seraient liés intrinsèquement au génotype. En effet, une confusion d'effets (surface

foliaire différente, variabilité spatiale des résidus azotés, phénologie) rend délicate l'identification de cette variabilité potentielle (Bange et al., 1997). Le modèle peut cependant simuler une variabilité d'absorption résultant de différences de transpiration et de précocité entre génotypes. De plus, cette variabilité semble de faible importance au niveau expérimental (expérimentations 2005 et 2006 Auzeville, Cf. section suivante).

Evaluation de la performance du modèle de bilan azoté

Une évaluation de la qualité de prédiction de l'azote absorbé par la culture permet de vérifier que les modes de représentation du bilan azoté du sol et de l'absorption par la plante constituent une première étape déjà suffisamment solide avant d'envisager d'autres développements pour le modèle. Les données observées proviennent de 2 expérimentations comparant pendant 2 années (2005, 2006) : 2 génotypes, 2 niveaux d'irrigation et jusqu'à 6 niveaux de fertilisation N (0 – 160 kg/ha apportés). Les 14 situations résultantes de ces expérimentations sont décrites dans la section « matériels et méthodes 3.2.1 » (Cf. situations 28 à 33 pour l'année 2005 et 42 à 49 pour 2006).

Cette évaluation (Fig. 5.4) révèle un comportement satisfaisant de ce sous-modèle : les erreurs quadratiques d'ajustement sont faibles (13 et 21 kg/ha sur des bilans allant jusqu'à 200 kg/ha d'azote absorbé). Le biais est légèrement négatif sur la majorité des situations représentées : le modèle a donc tendance à légèrement sous-estimer les quantités absorbées. En revanche, pour les situations de fortes carences azotées (N0), le biais devient plus important et le modèle simule de trop faibles quantités absorbées (environ 20 % de moins) mais un ajustement des paramètres (absorption active, minéralisation) pour ces situations carencées entraîne des biais trop importants pour les autres situations, plus représentatives des pratiques.

5.4.2 Incidence d'une carence azotée sur la croissance

Etablissement de la courbe de dilution de l'azote pour le tournesol

Il est expérimentalement possible de déterminer une teneur en azote dite critique, c'est-à-dire la teneur en azote minimale pour laquelle l'accumulation de biomasse dans la plante est maximale. Au-delà de cette teneur, la plante peut continuer d'accumuler de l'azote mais cette consommation est sans effets sur la biomasse. De manière analogue aux travaux sur les graminées fourragères et les céréales (Lemaire and Meynard, 1997), la courbe de dilution critique de l'azote a été déterminée pour le tournesol sur la base des 2 expérimentations décrites précédemment. La relation reliant la teneur en azote critique en fonction de la biomasse de la plante est définie par la même équation que dans le cas des céréales.

$$TN_c = TN_{mx} \cdot MS^{-a} \quad (5.13)$$

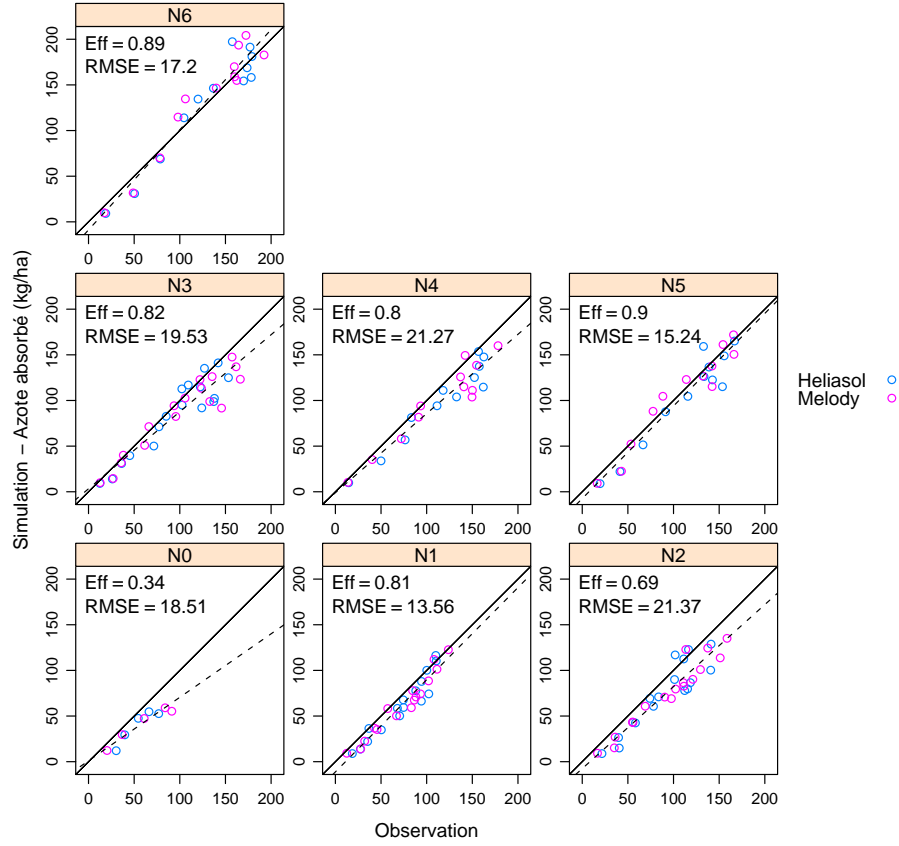


FIGURE 5.4: Evaluation du modèle de bilan azoté pour 7 modalités de fertilisation, 2 modalités d'irrigation, 2 variétés et 2 années (14 situations). Les apports d'azote varient de 0 à 160 kg/ha apportés en 1 ou 2 apports. L'azote absorbé (par les parties aériennes) a été estimé par le produit de la teneur en azote (méthode Dumas) et de la biomasse sèche de la plante.

Où TN_c , Teneur en azote critique de la plante; TN_{mx} , teneur en azote maximale de la plante; MS , matière sèche aérienne totale ($t.ha^{-1}$). Le paramètre a a été expérimentalement estimé à 0.49. En début de culture TN_c est constant (4.9 %) jusqu'à un seuil de biomasse ($1 t.ha^{-1}$)

De la même manière que pour l'azote critique, il est observé une teneur en azote maximale dans la plante. Ces données expérimentales sont ajustées par une courbe répondant à la même équation que celle de la courbe de dilution de l'azote critique mais avec un

paramètre multiplicatif égal à 1.3 (soit 30 % d'azote en plus de l'azote critique). Cette équation est utilisée dans le modèle pour limiter l'absorption d'azote (limitation par la demande de la plante).

L'utilisation des courbes de dilution permet donc de déterminer un indice journalier de stress azoté défini par le ratio de la teneur en d'azote absorbée par la teneur en azote critique. Cet indice de nutrition azoté (INN) est utilisé dans le modèle comme variable pilotant les réponses à l'azote. Toutefois, de par son mode de calcul, cet indice est intégratif de l'historique des contraintes subies par la culture et peut ne pas être très adapté dans le cas d'une levée de contrainte rapide après un apport d'azote par exemple (Mary and Guérif, 2005). Ainsi Mary and Guérif (2005) définissent l'indice de nutrition azoté instantané (INNI) comme le rapport journalier de la vitesse d'accumulation d'azote sur la vitesse d'accumulation nécessaire pour parvenir au taux d'azote critique dans la plante. Cet indice représente donc d'une manière différente la variation de la carence azotée au cours du cycle et a été utilisé conjointement avec l'INN pour modéliser l'incidence de carences sur différentes fonctions physiologiques.

Utilisation des indices de nutrition azotée dans le modèle

Deux fonctions sont principalement affectées lors de contraintes azotées dans le couvert : l'expansion foliaire et l'accumulation de biomasse, cette dernière étant perçue comme la plus limitante du rendement. Le niveau d'azote foliaire affecte la photosynthèse à l'échelle de la feuille mais ne peut pas être facilement relié à l'efficacité biologique de la culture, la distribution et l'interception de la lumière devant être considérées (Sinclair and Horie, 1989). De plus, l'influence de la fertilisation azotée sur l'efficacité de conversion (RUE ou ϵ_b) est confondue avec la capacité du couvert à adapter sa surface et la distribution foliaire pour maintenir une teneur en azote foliaire élevée (Bange et al., 1997). Pour ces raisons, l'utilisation directe de la teneur en azote des feuilles comme variable pilotant la réponse à une contrainte a été écartée. Les indices de stress ont des valeurs comprises entre 0 et 1 et réduisent ainsi de manière multiplicative les fonctions biologiques. Ces indices résultent de fonctions calculées depuis des variables de stress (INN ou INNI). Différentes versions du modèle de culture ont été évaluées pour discriminer entre 3 hypothèses (Figure 5) : (H1) est la version initiale du modèle, n'intégrant pas de réponse à l'azote, (H2) simple utilisation de l'INN comme variable de stress ; (H3) simple utilisation de l'INNI et (H0) utilisation conjointe des deux variables.

En ce qui concerne l'incidence sur la surface foliaire (Fig. 5.5), les hypothèses H2 et H0 sont équivalentes, l'INN semble donc une bonne variable pour cet usage. Pour la prédiction de la biomasse, l'hypothèse H0 améliore la performance du modèle. Plus précisément, cette hypothèse attribue les indices de stress aux fonctions physiologiques de la manière suivante : un indice cumulé (basé sur INN) pour l'expansion de la surface foliaire (FNLE) et un indice instantané (basé sur INNI) pour affecter l'accumulation

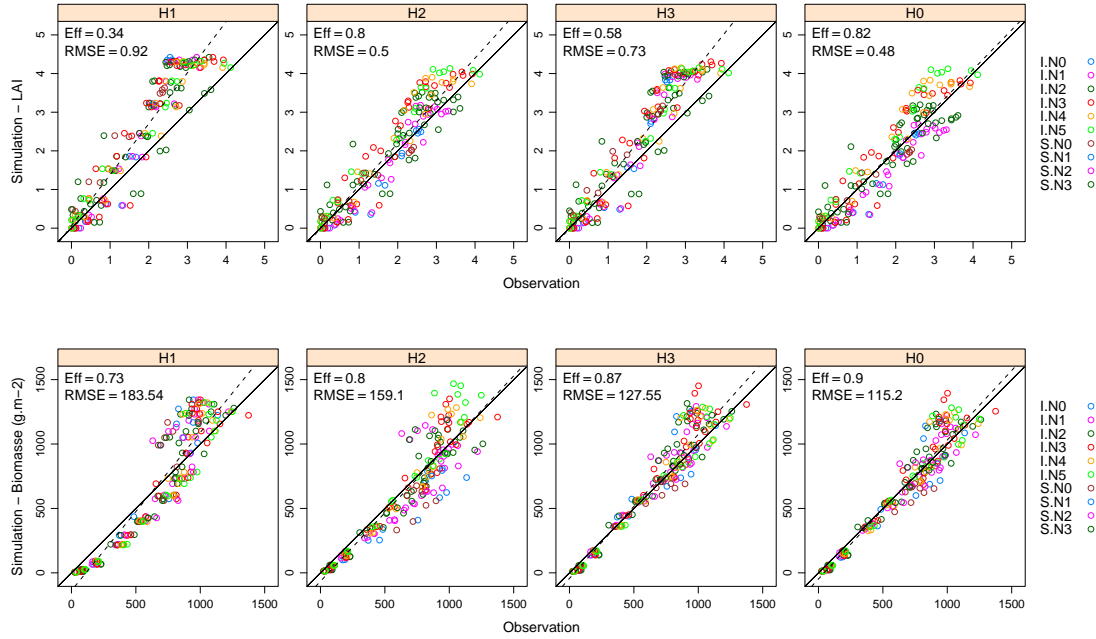


FIGURE 5.5: Evaluation de trois hypothèses (H2 – H0) pour le modèle d'incidence de la contrainte azotée sur le LAI (haut) ou sur la biomasse (bas). L'hypothèse H1 traduit un modèle ne représentant pas l'effet de l'azote. Les 14 situations décrites précédemment sont utilisées dans cette évaluation.

de biomasse (FNIRUE). L'amélioration de la prédiction du LAI est bien répercutée sur celle de la biomasse (différence de performance sur la biomasse entre H3 et H0). Cette hypothèse n'entraîne pas de biais dans la prédiction du LAI ou de la biomasse. Une certaine variabilité est visible et non expliquée par le modèle à partir de la floraison, principalement pour le LAI (surestimation des LAI pour des niveaux de fertilisation supérieurs à 80 kg/ha et donc fractionnés en 2 apports).

Au niveau des formalismes, l'indice FNIRUE est simplement égal à l'INNI et borné à 1 si l'INNI dépasse cette valeur. L'indice FNLE reprend la relation utilisée dans STICS (Brisson et al., 2003), c'est-à-dire une relation linéaire avec l'INN bornée d'un côté par une valeur plancher (0.3) atteinte pour un INN minimum (0.6) et par 1 de l'autre côté.

$$FNLE = \begin{cases} 1.75 \cdot INN - 0.75 & \text{si } INN > 0.6 \\ 0.3 & \text{sinon} \end{cases} \quad (5.14)$$

L'hypothèse retenue par l'évaluation du modèle (Fig. 5.5) peut sembler contradictoire avec ce que l'on peut attendre de la nature des indices de stress azoté. On pouvait

penser a priori que la réponse de l'expansion foliaire aurait été mieux représentée par un indice instantané de stress et celle de la capacité photosynthétique, plus robuste, par un indice intégratif. Cependant, le suivi des indices de stress en fonction du temps dans le modèle permet de justifier l'utilisation de FNLE : la valeur de cet indice est inférieure à celle calculée avec l'autre indice au moment où se déroule l'expansion. FNLE, tenant compte des vitesses d'absorption journalières n'exprime pas de stress avant que l'offre en azote initiale soit consommée, c'est-à-dire pas avant 600 °Cj (peu avant la floraison, où l'expansion est ralentie).

D'autre part, l'effet de ces indices est identique au long du cycle, le modèle représente donc une culture présentant la même sensibilité à l'azote peut importe sa phénologie. Or, pour des cultures avec de bas niveaux d'azote, la RUE post-floraison pourrait être modifiée par une charge respiratoire plus importante (Steer et al., 1993; Hall et al., 1995) : une culture carencée serait donc plus sensible après la floraison. Ces interactions, peu quantifiées expérimentalement seraient donc ignorées par le modèle.

Evolution de la teneur en azote de la plante

La dynamique de la teneur en azote de la plante, intégrant à la fois le bilan azoté, l'absorption par la plante, et le contrôle du LAI / biomasse est correctement simulée (RMSE de 0.6 % sur les 14 situations) pour la majorité du cycle.

On donne ici l'exemple de deux situations (29, N2 ; 31, N4) de l'année 2005 à Auzerville : N2, représentative des pratiques, est bien représentée par le modèle (Fig. 5.6). Dans des conditions de très forte fertilisation (N4), on note toutefois une surestimation de la teneur en azote (due à une sous-estimation de la biomasse) en début de cycle. Les données expérimentales indiquent que les deux variétés ont une dynamique d'accumulation d'azote très similaire : Melody est légèrement en retrait sur l'azote absorbé à la floraison (en moyenne, -6 % d'azote accumulé à la floraison par rapport à Heliasol), mais une biomasse légèrement inférieure entraîne des teneurs en azote proches. Dans les conditions présentées, il apparaît que le modèle ne simule quasiment pas (< 1%) de différences variétales.

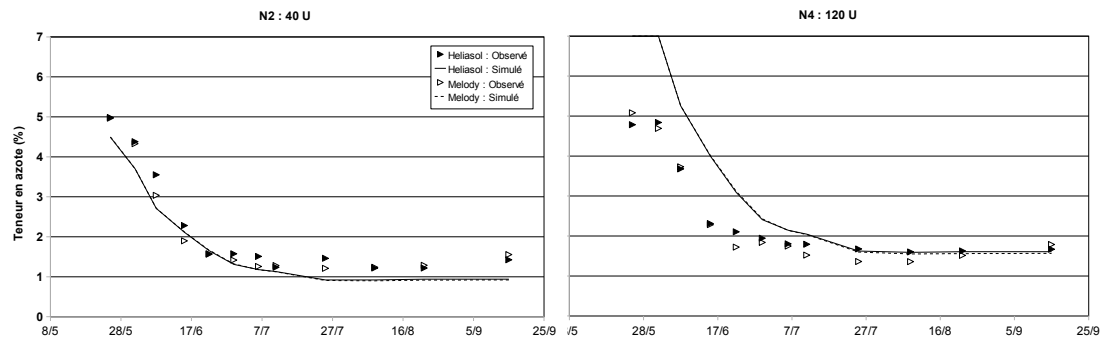


FIGURE 5.6: Evolution de la teneur en azote pour 2 variétés dans 2 situations expérimentales.

6 Architecture et interception lumineuse

6.1 Modélisation de la surface foliaire active d'un couvert de tournesol : confrontation de modèles à l'échelle de la plante et à celle de la feuille

6.1.1 Introduction

L'amélioration de la prédiction de la biomasse et du rendement passe par une meilleure représentation de la surface foliaire. L'expansion et la persistance de la surface foliaire interviennent largement dans l'efficacité d'interception de la culture. Ceci est d'autant plus vrai chez le tournesol où l'efficacité d'interception en post-floraison conditionne étroitement la formation du rendement et de la teneur en huile ([Aguirrezabal et al., 2003](#)). De plus, cette importante plasticité de la surface foliaire a des conséquences sur la consommation d'eau et le développement des pathogènes ([Debaeke and Estragnat, 2003](#)). Enfin, des différences stables concernant ces processus ont été mises en évidence pour une gamme large de géotypes. Cette variable apparaît donc cruciale dans la représentation des principales interactions entre le géotype, son milieu et la conduite de culture qui lui est appliquée (IGEC). Représenter les IGEC pour cette culture dans les milieux du sud de l'Europe est un enjeu qui nécessite un effort de modélisation de la surface foliaire portant sur deux axes : (i) la prise en compte des spécificités variétales et (ii) la prise en compte de l'effet des contraintes environnementales, à une échelle suffisamment fine, pour n'affecter que les organes en croissance au moment de la contrainte.

Différents types de modèles ont été utilisés pour prédire l'évolution de la surface foliaire active. Trois grandes approches sont identifiables : (i) l'utilisation de fonctions (Gompertz, polynomiales, exponentielles) du temps (ou temps thermique) pour décrire la mise en place de l'indice foliaire ([Dale et al., 1980](#); [Jones et al., 1986](#); [Brisson et al., 2003](#)) ; (ii) l'utilisation du concept de surface foliaire spécifique, permettant de prédire la surface à partir de la biomasse allouée aux feuilles ([Penning de Vries et al., 1989](#)) et plus récemment (iii) la simulation distincte de la croissance et de la sénescence à l'échelle de chaque feuille ([Stewart and Dwyer, 1994](#); [Arkebauer et al., 1995](#); [Lizaso et al., 2003](#)). Dans le cas du maïs, l'article de [Lizaso et al. \(2003\)](#) propose l'intégration de ce dernier type de modèle dans un modèle de culture déjà existant, en l'occurrence CERES-Maize ([Jones et al., 1986](#)) : cette approche est très similaire à notre problème et pourrait être étendue au tournesol. Si ces différentes approches se différencient principalement par leurs concepts, elles n'impliquent pas la même complexité mathématique et donc le même nombre de paramètres à estimer. Des imprécisions dans l'estimation (statistique ou expérimentale) de ces paramètres n'ont donc pas le même poids selon les approches. A ce propos, un modèle parcimonieux qualifie un certain équilibre entre qualité de prédic-

tion et nombre de paramètres (Bozdogan, 1987). D'autre part, ces paramètres peuvent présenter une variabilité phénotypique et leur valeur est donc représentative d'une variété. De ce fait, un petit nombre de paramètres génotypiques garantit la possibilité de pouvoir plus facilement représenter le comportement de nouvelles variétés, en minimisant le travail d'acquisition de ces paramètres.

L'objectif de cette étude est d'estimer la performance prédictive de différentes hypothèses de modélisation de la surface foliaire utilisant sensiblement le même nombre de paramètres génotypiques. Trois hypothèses de modélisation ont été retenues :

1. à l'échelle la plus globale, un modèle « big leaf » où l'on simule directement la somme de la surface des limbes de la plante (modèle plante)
2. un modèle distribué à l'échelle de l'organe : la croissance journalière de la surface active est simulée à l'échelle de la plante puis répartie sur le groupe de feuilles en croissance.
3. enfin, un modèle de croissance de surface foliaire à l'échelle de la feuille basé sur le modèle maïs de Lizaso et al. (2003) (modèle feuille).

6.1.2 Matériels et méthodes

Développement des modèles

Jeu de données de calibration et de validation

Un ensemble d'expérimentations réalisées en champ, présentant des conduites (eau et azote), sites et climats variés ont été mobilisés pour paramétrer et évaluer les différentes hypothèses de modélisation comparées dans cette étude. Ces situations sont celles détaillées dans la partie « matériels et méthodes » du chapitre 1. Parmi celles-ci, un jeu de données de calibration est constitué par un sous-ensemble ayant à priori subi peu de contraintes hydriques ou azotées. Ces quelques situations (1, 2, 14, 15) ont été utilisées pour estimer les paramètres non mesurables des différents modèles présentés.

Modélisation de la variabilité phénotypique du profil foliaire

La répartition verticale de la surface foliaire peut être variable pour différents génotypes de tournesol cultivés sans facteurs limitants : le couvert peut présenter ses plus grandes feuilles à différentes hauteurs d'insertion sur la tige. Dans une optique de modélisation, la distribution de la surface des feuilles le long de la tige (le profil de surface), est caractérisé par une courbe en cloche (Keating and Wafula, 1992; Lizaso et al., 2003).

$$Ae_i = LLS \cdot \exp^{a \cdot \left(\frac{i-LLH}{LLH-1}\right)^2 + b \cdot \left(\frac{i-LLH}{LLH-1}\right)^3} \quad (6.1)$$

Cette équation décrivant la surface potentielle finale (Ae_i) d'une feuille en fonction de son rang (i) utilise 4 paramètres : la taille (LLS) et la position sur la tige (LLH) de la plus grande feuille de la plante, et deux paramètres décrivant l'asymétrie du profil (a) et

sa largeur (b). Le nombre total de feuilles apparues (TLN) n'intervient pas explicitement mais est bien sûr nécessaire pour simuler entièrement le profil foliaire. Dans cette représentation, 3 paramètres sur 5 sont génotypiques et directement mesurables de manière non destructive au champ, ce qui permet de représenter simplement la variabilité de la répartition de la surface foliaire sans être contraint par un phénotypage délicat.

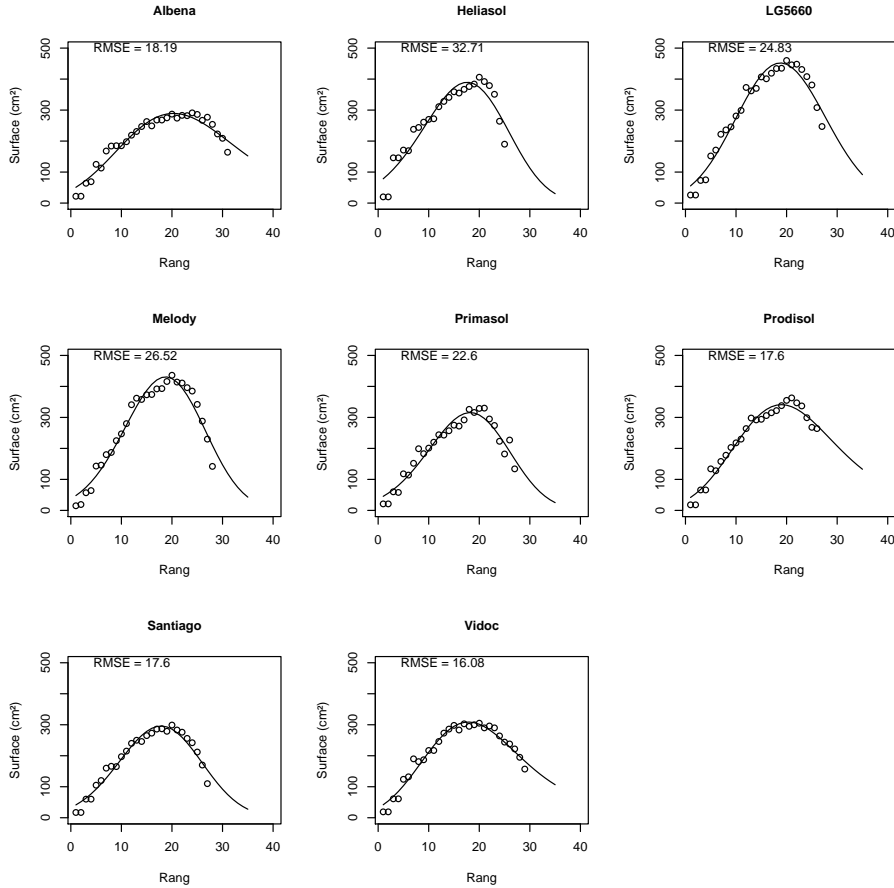


FIGURE 6.1: Ajustements par une courbe en cloche (Eq. 6.1) pour un exemple de 8 génotypes comparés dans la situation 14

Les deux autres paramètres restants (a et b) sont estimés à l'aide de ces ajustements sur le jeu de données de calibration, pour chaque génotype (Figure 6.1). Pour restreindre le nombre de paramètres génotypiques, on fait l'hypothèse que ces paramètres sont dépendants des trois autres paramètres génotypiques mesurés sur le profil foliaire (LLS, LLH, TLN). Un modèle linéaire paramétré sur le jeu de données de calibration per-

met ainsi d'obtenir leur valeur pour chaque génotype sans les re-estimer explicitement. L'utilisation de valeurs estimées plutôt que moyennes pour a et b améliore l'erreur de prédiction des surfaces potentielles individuelles de 35 % ($n = 754$, $RMSE = 68 \text{ cm}^2$) sur le jeu de données de calibration.

Description des modèles de surface foliaire

Dans les trois hypothèses de modélisation abordées, l'apparition des limbes est traitée de la même manière. L'apparition successive des feuilles est séparée, en temps thermique, par un phyllochrone constant (PHY, base 4.8) (Villalobos and Ritchie, 1992). Toutefois, les 6 premières feuilles apparaissent plus lentement : aussi, deux paramètres sont donc utilisés, l'un pour représenter l'apparition des 6 premières feuilles (PHY1 = $0.014 \text{ feuilles/}^\circ\text{Cj}$), l'autre pour le phyllochrone des feuilles de rang supérieur à 6 (PHY2 = $0.035 \text{ feuilles/}^\circ\text{Cj}$) (Rey, 2003). Le nombre final de feuilles est défini pour chaque génotype (TLN).

1. Modèle "big leaf"

Cette hypothèse correspond au modèle de surface foliaire présent dans la version initiale du modèle de culture. La vitesse d'apparition des limbes est fonction des deux phyllochrones et de la température efficace ($T_{eff} = T_j - T_b$; $T_b = 4.8^\circ\text{C}$).

$$vNF = \begin{cases} T_{eff} \cdot PHY_1 & \text{si } NF \leq 6 \\ T_{eff} \cdot PHY_2 & \text{si } 6 < NF < TLN \end{cases} \quad (6.2)$$

Une équation sigmoïde décrit l'évolution de la surface foliaire totale de la plante (SFT) en fonction du nombre de feuilles apparues (Eq. 6.3).

$$SFT = \frac{a}{1 + \exp^{4c(\frac{b-NF}{a})}} \quad (6.3)$$

Les paramètres a , b , c représentent respectivement la surface foliaire totale à la floraison, la hauteur d'insertion de la plus grande feuille (LLH) et sa taille (LLS), en l'absence de contrainte hydrique (surface foliaire potentielle d'un génotype) et pour un peuplement de densité comprise entre 6 et 7 *plantes/m*². Ces trois derniers paramètres sont identiques à ceux présentés pour les profils foliaires génotypiques (Eq. 6.1). La sénescence est représentée comme une fonction linéaire du temps thermique décroissant de 1 à 0 entre la floraison et la maturité. Cet indice de sénescence est multiplicatif de la surface foliaire totale active (SFT). 4 paramètres génotypiques mesurés sont donc nécessaires dans ce modèle.

2. Modèle distribué

Ce modèle diffère seulement du précédent par l'introduction de l'échelle de la feuille. La vitesse journalière de croissance de la surface totale est calculée en dérivant numériquement l'équation 6.3.

$$vSFT = \frac{a}{1 + \exp^{4c(\frac{b-(NF+vNF)}{a})}} - \frac{a}{1 + \exp^{4c(\frac{b-NF}{a})}} \quad (6.4)$$

La vitesse de croissance de chaque feuille est égale à celle de la plante ($vSFT$, Eq. 6.4), uniquement durant sa période de croissance (Eq. 6.5). Cette période est ici définie comme la durée entre l'apparition de la feuille considérée et celle de la feuille suivante.

$$SF_i = \int_{NF=i}^{i+1} vSFT \quad (6.5)$$

La surface foliaire de la plante est la somme de ces surfaces foliaires individuelles (SF_i , Eq. 6.6).

$$SFT = \sum_{i=1}^{TLN} SF_i \quad (6.6)$$

La phase de sénescence est modélisée en considérant une évolution linéaire du nombre de feuilles non photosynthétiques entre la floraison et la maturité. Dès qu'une feuille devient inactive, sa surface est retirée de la surface totale active. Cette hypothèse permet ainsi de simuler une interaction entre la forme du profil foliaire et le processus de sénescence. Le coût en paramètres génotypiques mesurés est identique à la première hypothèse (H1).

3. Modèle à l'échelle de la feuille

Ce modèle plus complexe est basé sur l'approche de [Lizaso et al. \(2003\)](#) développée pour le maïs. Les paramètres spécifiques de cette espèce ont été estimés pour le tournesol, soit par mesure directe (paramètres d'architecture) soit par optimisation en minimisant l'erreur de prédiction sur le LAI. Trois grandes variables sont simulées : l'expansion, l'évolution de la sénescence de chaque limbe et leurs durées de vie.

Expansion

L'évolution de la surface (Eq. 6.7) d'un limbe est simulé par une sigmoïde très proche de l'équation 6.3. Cette équation est fonction du temps thermique (t), de la taille finale potentielle du limbe (Ae_i , Eq. 6.1), du temps de demi-expansion (temps thermiques à 50% de la taille finale, te_i) et d'un paramètre décrivant la vitesse de croissance (Ke_i).

$$SF_i = \frac{Ae_i}{1 + \exp^{-Ke_i(t-te_i)}} \quad (6.7)$$

La croissance journalière de chaque limbe est donnée par la dérivée de l'équation 6.7.

$$GRe_i = \frac{dSF_i}{dt} = Ae_i \cdot Ke_i \cdot \frac{\exp^{-Ke_i(t-te_i)}}{(1 + \exp^{-Ke_i(t-te_i)})^2} \quad (6.8)$$

Le temps de demi-expansion des limbes pour les limbes au-delà du rang 6 (te_i , Eq. 6.9) est fonction du temps d'initiation et du temps entre cette initiation et la demi-expansion (b/Ke_i). Le paramètre a représente la date thermique de fin d'expansion pour les 6 premiers limbes. Les paramètres a et b sont estimés sur le jeu de données de calibration.

$$te_i = \begin{cases} \frac{i}{PHY1} + 70 & \text{si } i \leq 6 \\ \frac{i-6}{PHY2} + a + \frac{b}{Ke_i} & \text{si } i > 6 \end{cases} \quad (6.9)$$

Durée de vie

La modélisation de la durée de vie des limbes est délicate en l'absence de contrôle sur les facteurs limitants du milieu. L'approche utilisée dans cette étude utilise une courbe gaussienne pour décrire cette durée de vie. Elle permet ainsi d'intégrer les effets de la lumière (durée de vie des limbes inférieurs réduite) et celle du capitule (compétition entre ce puits majeur et les limbes supérieurs) sur la persistance des limbes. Cette équation nécessite 4 paramètres : deux paramètres d'architecture (LLH , TLN) et deux paramètres estimés représentant l'asymptote de la courbe (c) et sa largeur (d). La valeur des paramètres c , d et e a été estimée par optimisation sur le jeu de données de calibration.

$$LL_i = c + d \cdot \exp \frac{-(i-LLH)^2}{(e \cdot TLN)^2} \quad (6.10)$$

Sénescence

La vitesse de sénescence est simulée exactement sur la même base que la vitesse de croissance des limbes (Eq. 6.8). Les variables Ae_i et te_i sont remplacées respectivement par la taille finale atteinte par chaque limbe incluant les contraintes (As_i) et le temps de demi-sénescence (par définition, $ts_i = te_i + LL_i$). Le paramètre Ke_i est identique pour les deux phases faute de caractérisation expérimentale. Finalement l'évolution de la surface active d'un limbe résulte de la soustraction de sa surface sénescence (intégration de GRs_i) à sa surface totale (intégration de GRe_i). Globalement, sur les 8 paramètres nécessaires dans ce modèle, 3 sont génotypiques et directement mesurables (TLN , LLS , LLH) et les 5 autres (a à e , Eq. 6.9 et 6.10) sont estimés statistiquement.

$$SF_i = \int_{app.}^{mat.} GRe_i - \int_{app.}^{mat.} GRs_i \quad (6.11)$$

Liens avec le modèle de culture : modélisation des facteurs limitants

L'effet des contraintes environnementales est modélisé de manière identique à de nombreux modèles : la vitesse d'expansion (Eq. 6.8) est réduite de manière multiplicative par différents indices de stress. Ces indices sont des fonctions (généralement comprises entre 0 et 1) de variables représentant le niveau de contrainte.

Contraintes hydriques

Cette fonction de réponse ($FHLE$) relie la vitesse d'expansion relative à un indice de contrainte hydrique, en l'occurrence FTSW. La pente de cette fonction est déterminée par un paramètre, qui présente une variabilité intra-spécifique (Cf. 5.3.2).

$$FHLE = -1 + \frac{2}{1 + \exp(a \cdot FTSW)} \quad (6.12)$$

Contraintes azotées

$FNLE$ traduit l'effet d'une contrainte azotée sur la vitesse d'expansion des feuilles (Brisson et al., 2003). La carence azotée est représentée par un indice de nutrition azotée (INN) : c'est le ratio de la quantité d'azote absorbé par la plante par la quantité d'azote en dessous de laquelle la croissance est affectée (azote critique) (Lemaire and Meynard, 1997). La teneur en azote critique évolue avec la biomasse du couvert : une courbe de dilution critique de l'azote dans la plante définit la teneur en azote minimale au-delà de laquelle il n'y a plus de croissance supplémentaire ; en deçà de cette teneur, pour une biomasse donnée, l'accumulation de biomasse est réduite.

$$FNLE = \begin{cases} 1.75 * INN - 0.75 & \text{si } INN > 0.6 \\ 0.3 & \text{sinon} \end{cases} \quad (6.13)$$

Contraintes radiatives

La réponse de l'expansion de limbes à la lumière est traduite par une fonction du rayonnement interceptée par unité de surface (FL_e). Le paramétrage de cette fonction a été effectué sur un seul génotype (cv. « Albena ») et généralisé aux autres génotypes car cette opération nécessite des expérimentations lourdes dans différentes conditions environnementales (serre, chambre de culture et champ) (Rey, 2003).

$$FL_e = S \cdot a + \frac{b}{1 + \exp\left(\frac{-(PAR_i - c)}{d}\right)} \quad (6.14)$$

Où : FL_e [0, 2.5], Facteur d'incidence de la lumière sur l'expansion ; a (-0.139), b (1.128), c (4.134), d (2.093), paramètres de la logistique (Rey, 2003).

Méthodes d'évaluation des modèles

La racine de l'erreur quadratique moyenne ($RMSE$) et l'efficacité (Eq. 3.4.2) sont calculées sur le jeu de données de validation et utilisées pour comparer la pertinence des hypothèses testées. L'utilisation d'indices statistiques impliquant le nombre de paramètres pour estimer la parcimonie d'un modèle a été écartée du fait que les hypothèses ne constituent pas des modèles de même nature (modèles emboîtés).

6.1.3 Résultats et discussion

La majorité des situations présentes dans le jeu de données de validation disposent de mesures de LAI réalisées durant tout le cycle de culture. Les hypothèses de modélisation pourront ainsi être évaluées sur leurs apports à la simulation du LAI sur le cycle végétatif et sur la phase de sénescence.

Au niveau de la simulation de l'expansion foliaire (Fig. 6.2 haut), les deux premières hypothèses (H1 et H2) sont identiques au niveau construction : elles ont donc une capacité de prédiction identique. La dernière hypothèse montre une amélioration de l'erreur de prédiction de 15% pour atteindre 0.54. En revanche, le biais général n'est pas amélioré, H1 et H2 présentant un biais de 0.19 qui devient négatif pour H3. Dans cette hypothèse, la variabilité non expliquée par le modèle reste cependant importante. L'erreur de prédiction n'est pas répartie de manière homogène selon les situations : elle varie de 0.3 (situation 30) à 0.84 (situation 2) pour une conduite relativement similaire (irrigation $> 100\text{ mm}$, fertilisation $\leq 60\text{ kg/ha}$).

La phase de sénescence (Fig. 6.2 bas) indique qu'une hypothèse très simple (H1) a une valeur prédictive très comparable aux autres hypothèses plus complexes. L'hypothèse H2 se révèle moins valable que les deux autres suggérant ainsi que si l'on choisit de représenter l'échelle de l'organe, davantage de précision est nécessaire (durée de vie des organes). L'hypothèse la plus complexe entraîne une amélioration de la qualité de prédiction de seulement 7%, mais pour une économie d'un paramètre mesuré. Cette performance provient donc de la possibilité de simuler une durée de vie différente pour chaque organe. L'utilisation d'un profil de durée de vie, bien que non affecté par les contraintes environnementales, semble donc suffisamment intégratif pour améliorer la prédiction.

6.1.4 Conclusion

L'hypothèse la plus complexe mathématiquement, mais la moins coûteuse en terme d'acquisition de paramètres génotypiques est la plus performante pour simuler l'évolution de la surface foliaire. C'est donc cette hypothèse qui est incluse dans le modèle de culture final.

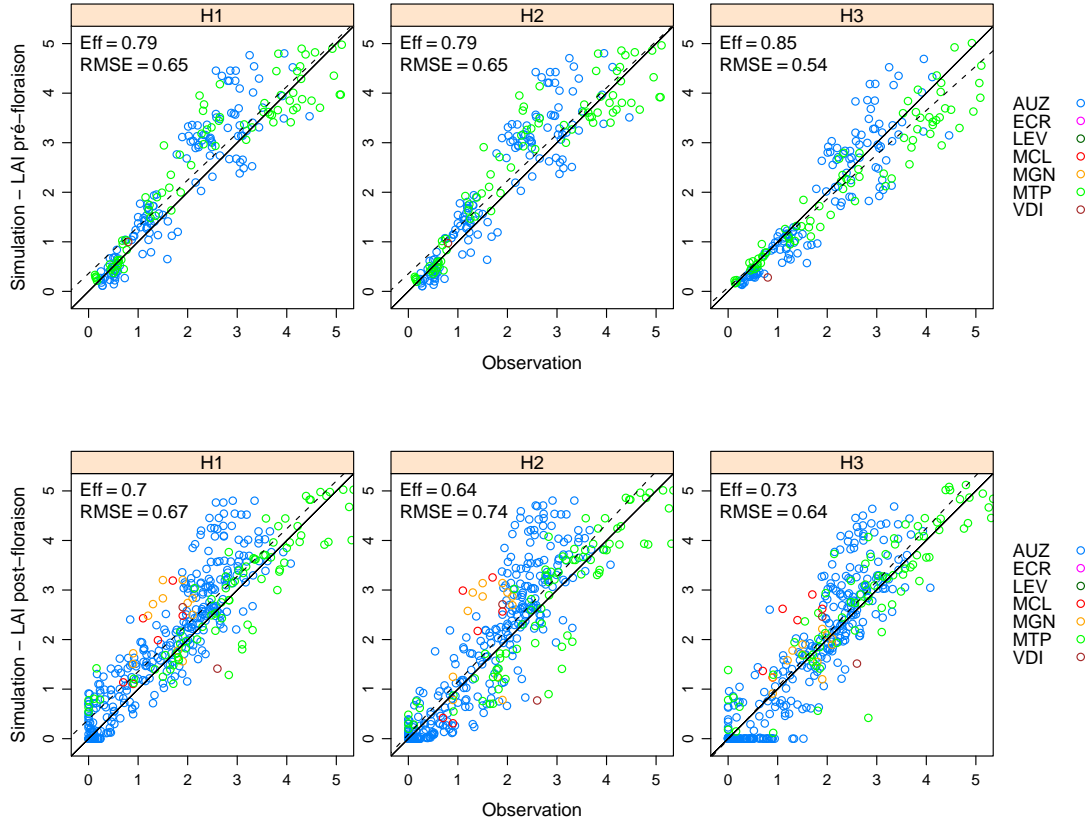


FIGURE 6.2: Evaluation des trois hypothèses de modélisation pour la phase d'expansion (haut) et pour la phase de sénescence (bas).

Différents éléments peuvent expliquer le gain marginal apporté par l'hypothèse H3. En premier lieu, les 5 paramètres estimés par optimisation gagneraient à être plus représentatifs de l'ensemble des situations : le jeu de données total a été séparé en deux, pour donner lieu à une validation valable (validation « interne »). D'autres mesures d'indice foliaire sont disponibles par ailleurs (Cf. section 9.2), pouvant tout autant constituer un jeu de données de validation. Toutefois les méthodes de développement employées rendaient délicate l'optimisation des paramètres sur un grand nombre de situations.

D'autre part, le fait que la qualité de prédiction soit variable entre situations présentant des conduites proches semble indiquer que des facteurs non pris en compte dans le modèle ont pu se manifester de manière significative. Les maladies fongiques peuvent notamment avoir des impacts majeurs sur l'évolution de la surface foliaire. C'est en particulier le cas

du phoma sur tiges (*Phoma macdonaldii*) qui sans provoquer de pertes de rendement importantes accélère la sénescence de manière généralisée (fréquence de plantes et de nœuds foliaires infectés très élevée) ; des différences de sensibilité génotypiques existent au sein du tournesol (Penaud and Peres, 1994).

En perspective, si l'interaction entre la représentation de l'échelle organe et la simulation de contraintes pouvant cibler cette échelle débouche sur une amélioration de la prédiction de l'indice foliaire, ce développement serait pleinement justifié si le reste du modèle de culture était également à la même échelle (De Pury and Farquhar, 1997). Simuler le processus de photosynthèse avec le bilan radiatif d'un organe pourrait donner un avantage plus important à l'utilisation de ce type de modèle de surface foliaire dans un modèle de culture.

6.2 Calcul de l'efficacité d'interception de la culture

De manière identique à de nombreux modèles de culture, l'efficacité d'interception est simulée à partir du LAI actif à l'aide de la loi de Beer (Monsi and Saeki, 2005). Selon cette approche, l'atténuation du rayonnement au sein du couvert décroît de manière exponentielle en fonction de l'indice foliaire et d'un coefficient d'extinction du rayonnement (k).

$$\epsilon_i = \epsilon_{i,max} \cdot (1 - \exp^{-k \cdot LAI}) \quad (6.15)$$

Ce coefficient est variable selon les géotypes considérés (Debaeke et al., 2003) mais constant au long du cycle : il constitue donc un paramètre génotypique. Son paramétrage est effectué par une régression non linéaire entre l'efficacité d'interception et le LAI mesurés tout au long de la phase de croissance de la surface foliaire en l'absence de contraintes hydriques ou azotées (Casadebaig, 2004).

Les autres modèles de culture de tournesol apportent de légères modifications à cette relation en simulant une variation du coefficient d'extinction au cours du cycle. Dans deux de ces modèles, k est exprimé comme une fonction croissante du LAI (Chapman et al., 1993) ou à l'inverse comme une fonction exponentiellement décroissante (Villalobos et al., 1996).

D'une autre manière, Pereyra-Irujo and Aguirrezabal (2007) suggèrent d'intégrer le mouvement solaire comme un facteur correcteur de l'efficacité d'interception journalière, habituellement calculée à midi. L'efficacité d'interception journalière corrigée est ainsi légèrement plus élevée que l'efficacité d'interception « instantanée ».

Aucune de ces trois hypothèses n'a entraîné d'amélioration significative de la prédiction de l'efficacité d'interception (une légère dégradation dans le cas d'un k évoluant dans le même sens que le LAI). Toutefois, ces hypothèses (et leur combinaisons) n'ont pas été évaluées au moment de la version finale du modèle de culture. Le changement de

contexte de modélisation depuis cette évaluation amènerait peut être à reconsidérer ce choix.

Flenet et al. (1996) n'observent pas d'effet de la phénologie sur la valeur de k pour le tournesol ; en revanche, ils indiquent un effet de la période horaire et de la structure du couvert (largeur de l'inter-rang) sur les valeurs de k . Cet aspect devrait être considéré si le domaine de validité du modèle était étendu pour prendre en compte cette possibilité. En effet, la tendance à l'augmentation de l'inter-rang en tournesol est visible dans certaines régions et pour certains systèmes de culture.

Même si les différentes hypothèses évaluées pour améliorer la prédiction de l'efficience d'interception se sont révélées décevantes, l'impact des différents modèles de surface foliaire est visible sur cette variable (Fig. 6.3). Il apparaît ainsi qu'une représentation plus fine de la sénescence (échelle organe, introduction de la durée de vie des feuilles) permet de mieux simuler l'évolution d' ϵ_i au cours du temps, bien que l'erreur de prédiction ne soit pas grandement améliorée (amélioration de l'efficience).

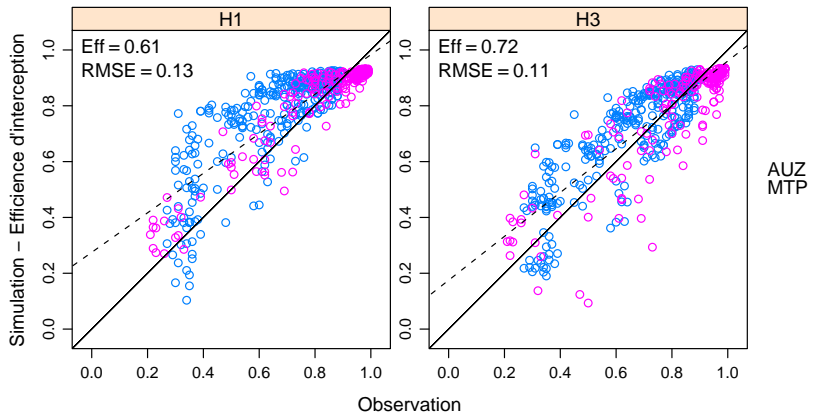


FIGURE 6.3: Evaluation de la qualité de prédiction de l'efficience d'interception par deux modèles de simulation du LAI. Les situations utilisées sont identiques à celle de la section précédente.

7 Production et allocation de la biomasse, qualité de la graine

7.1 Modélisation de l'accumulation de biomasse

La quantité de biomasse produite quotidiennement est estimée via une approche énergétique (Monteith, 1977) par une fonction multiplicative de différentes efficacités (d'interception du rayonnement et de sa conversion en biomasse) et du rayonnement global incident ($RG, MJ.m^{-2}$).

$$dMS/dt = \epsilon b_j \cdot \epsilon i_j \cdot \epsilon c \cdot Rg \quad (7.1)$$

L'efficacité climatique est une constante qui détermine la part du rayonnement photosynthétiquement actif (PAR) dans le rayonnement global ($\epsilon c = 0.48$; Bonhomme (1993)). L'efficacité d'interception (ϵi) résulte de la simulation détaillée et fonctionnelle de différents processus dans le couvert (Cf. 6). Au contraire, la simulation de l'efficacité biologique (ϵb) est beaucoup moins détaillée. D'une valeur supposée constante tout au long du cycle dans les autres modèles de culture de tournesol (Chapman et al., 1993; Villalobos et al., 1996), l'efficacité biologique potentielle est modulée dans ce modèle en fonction des stades phénologiques. 4 phases de variation ont été identifiées : l'efficacité biologique est d'abord constante en tout début de cycle (avant 200 °Cj), puis croissante en fonction du temps thermique jusqu'à la floraison, de nouveau constante le temps de la floraison et enfin décroissante de manière exponentielle jusqu'à la maturité.

$$\epsilon b_p = \begin{cases} a & \text{si } t < 200^\circ\text{C.j} \\ a + b(t - 200) & 200 < t < F1TT \\ a + b(F1TT - 200) & F1TT < t < M0TT \\ c \cdot \exp^{d(1 - \frac{t - M0TT}{M3TT - M0TT})} & M0TT < t < M3TT \end{cases} \quad (7.2)$$

Où $a = 2g/MJ$; $b = 1.2E^{-3}$; $c = 0.5$; $d = 1.6$. Les paramètres F1TT, M0TT et M3TT sont les sommes de températures nécessaires pour atteindre un stade phénologique (Cf. Tab. 5.1)

$$\epsilon b = \epsilon b_p \cdot FHRUE \cdot FNIRUE \cdot FT \quad (7.3)$$

Avec FHRUE, FNIRUE et FT, respectivement facteurs de stress hydrique, azoté et thermique affectant l'efficacité biologique potentielle (Cf. chapitre 5).

La variabilité phénotypique observée pour l'efficacité biologique n'est prise en compte qu'à travers les paramètres génotypiques de phénologie. Un essai en serre en conditions non limitantes (Poire-Lassus, 2005) avait cependant permis de caractériser une efficacité

biologique maximale différente entre variétés. L'utilisation de ce paramétrage dans le modèle de culture (en tant que plateau génotypique pour l' ϵ_b) a entraîné une diminution de la qualité de prédiction de la biomasse.

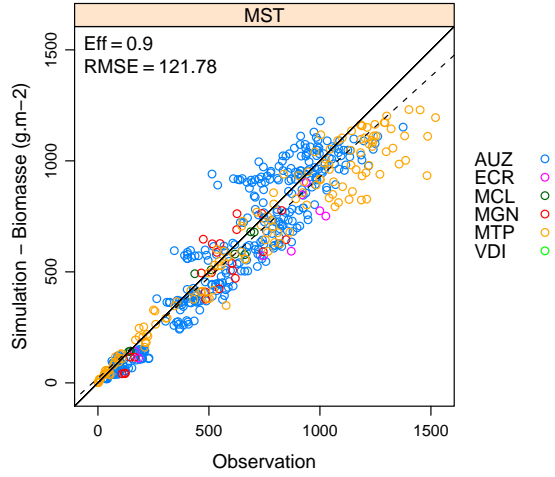


FIGURE 7.1: Evaluation de la qualité de prédiction de la biomasse sur l'ensemble des situations présentes dans le jeu de données de validation.

Sur l'ensemble des situations du jeu de données de validation disposant de mesures de biomasse fiables¹, la prédiction de la biomasse se révèle assez précise (RMSE = 122 g/m²) avec un biais faible (-37 g/m²) (Fig. 7.1). En revanche ce diagnostic cache des écarts entre situations; ainsi, le site de Montpellier indique une sous-estimation des valeurs de biomasse en fin de cycle (biais doublé sur ce site). Ce comportement est difficile à expliquer, ce site faisant parti du jeu de calibration sur lequel ont été estimés des paramètres du modèle (LAI, efficacité biologique).

7.2 Allocation de la biomasse vers les akènes

Pendant le remplissage des grains, la biomasse des akènes peut être considérée comme le produit de la biomasse aérienne totale par un indice de récolte (IR) (Chapman et al., 1993). Plutôt qu'une approche utilisant les composantes du rendement (poids, nombre et taille des akènes) l'utilisation de l'IR a été privilégiée au regard de sa simplicité et donc

1. les valeurs résultant de l'utilisation d'une estimation indirecte de la biomasse par une fonction $MST = a \cdot (\phi_{tige})^2 \cdot (hauteur_{plante})$ ont été écartées

de la facilité de paramétrage pouvant en découler. Dans la version initiale du modèle de culture, l'IR est représenté par un paramètre génotypique, donc par définition constant durant la phase de remplissage. L'importante variabilité observée sur ce paramètre très intégratif nécessite de réviser cette approche en vue d'améliorer la capacité de prédiction du modèle.

7.2.1 Variabilité génotypique

Le paramétrage initial de l'IR génotypique consiste simplement en une moyenne des IR génotypiques caractérisés en conduite de culture potentielle (1, 2, 8, 10, 14, 15, 19, 30, 32, 45). [Lopez Pereira et al. \(2000\)](#) indiquent que l'indice de récolte de génotypes de tournesol argentins inscrits entre 1930 et 1995 augmente (de 0.3 à 0.5) avec l'année d'inscription. La fraction durée de remplissage / durée de cycle explique dans ce cas la moitié des variations d'IR dues au progrès génétique. Cette corrélation de l'IR avec l'année est également observée (Fig. 7.2) sur 20 génotypes résultant de la sélection française ($r = 0.76$, $P < 0.001$).

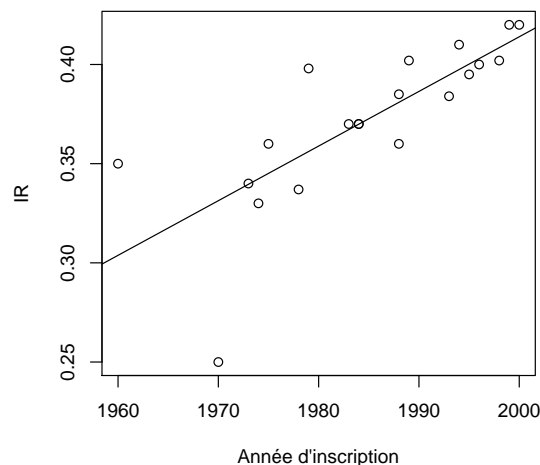


FIGURE 7.2: Evolution de l'indice de récolte avec l'année d'inscription de la variété dans le paramétrage génotypique du modèle. Le paramétrage résulte de la moyenne des IR variétaux dans des expérimentations minimisant les contraintes du milieu.

Si l'effet de la phénologie de la variété est aussi important, une modélisation de la cinétique de l'IR (plutôt qu'une valeur finale) doit pouvoir simuler des variations gé-

notypiques d'IR. Bindi et al. (1999) proposent que la valeur finale de l'IR résulte de l'intégration d'une vitesse (dIR/dt) entre deux bornes de temps thermique (floraison et maturité) (Fig. 7.3). Dans ce cadre, Bange et al. (1998) indiquent une stabilité de dIR/dt entre génotypes de tournesol ; de même, Moot et al. (1996) montrent de très légères variations de ce paramètre pour 6 cultivars de blé. Les différences variétales seraient ainsi prises en compte uniquement à travers la précocité (Chapman et al., 1993). En revanche, pour le soja, (Salado-Navarro et al., 1985) montrent que dIR/dt est un outil efficace pour comparer les génotypes, ce qui revient à supposer ce paramètre comme génotypique.

Expérimentalement, dIR/dt semble assez stable entre variétés (coefficient de variation de 12 % pour 6 variétés communes à différentes expérimentations) compte tenu de l'erreur résultant de l'ajustement (cve = 10 %). Dans l'hypothèse d'une modélisation de l'incrémentation linéaire de l'IR, la phénologie serait donc responsable de la variabilité génétique.

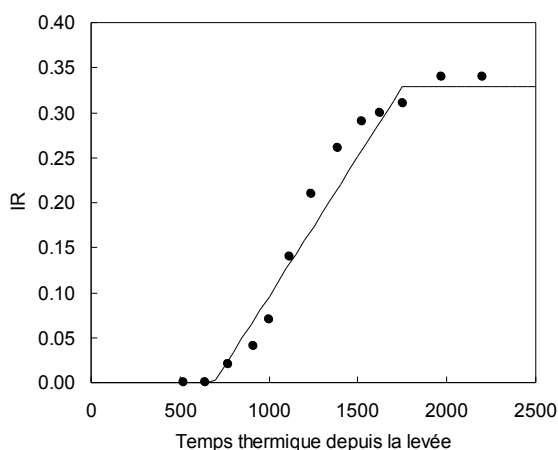


FIGURE 7.3: Exemple d'ajustement linéaire obtenu sur des observations de cinétique d'indice de récolte. Variété « Melody », l'ajustement considère une pente variable et un plateau intervenant à 90% de la durée post-floraison représentant une durée d'accumulation.

7.2.2 Variabilité environnementale

Une étude précédente sur la version initiale du modèle de culture (Guyot, 2004) concluait par la nécessité de mettre au point un formalisme pour introduire une variabilité environnementale de l'indice de récolte dans le modèle, en s'inspirant par exemple

de celui proposé pour Héol qui prévoyait un facteur de correction en fonction de la date d'apparition du déficit hydrique, précoce, entre E1 et F1 ou tardif, après floraison (Quinones et al., 1990). Pour simuler un effet des contraintes, on procède le plus souvent en impactant la vitesse potentielle d'accumulation de biomasse dans les akènes (dIR/dt) par différents indices de stress.

Contraintes thermiques

La majeure partie des effets de la température sont pris en compte lors de l'utilisation du temps thermique pour déterminer dIR/dt et les bornes de son intégration. Il semble pourtant que cette pente soit fortement diminuée dans le cas de basses températures ($< 9^{\circ}\text{C}$), lors du remplissage des graines (semis tardifs) (Bange et al., 1998). La stabilité de dIR/dt est également discutée dans le cas de hautes températures ($22 - 38^{\circ}\text{C}$) : Craufurd et al. (2002) indiquent que l'augmentation de IR n'est plus linéaire dans ce cas, mais qu'il existe en plus une interaction avec la sensibilité du génotype.

Contraintes hydriques et azotées

L'IR final est affecté par la position et l'intensité des contraintes sur le cycle de culture (Blanchet et al., 1990; Flenet, 1994; Flenet et al., 1996). Il est cependant difficile de synthétiser ces observations dans un modèle mécaniste simple ; en revanche ces études pointent les périodes du cycle où l'effet des contraintes est significatif : ces informations sont à la base d'un modèle statistique de la prédiction de l'IR final.

Chez le pois, une contrainte hydrique n'affecte pas significativement dIR/dt ; il en est de même pour le début de l'augmentation linéaire de IR (temps thermique à $IR=0$) (Lecoeur and Sinclair, 2001). Moot et al. (1996) comparent 11 modalités d'irrigation sur une culture de blé et aboutissent à l'identification d'un dIR/dt constant selon les traitements. Pour le tournesol, Bange et al. (1998) ne signalent pas de sensibilité de dIR/dt à différents traitements azotés. Bindi et al. (1999) indiquent que malgré des différences de rendement importantes entre traitements N x Eau x date de semis, la stabilité de la pente dIR/dt est conservée. Il semble donc que ce soit plutôt la temporalité du stress plutôt que son intensité qui joue un rôle dans la variation d'IR (Turner and Rawson, 1982). La stabilité de dIR/dt selon différentes modalités hydriques et azotées implique que, dans la gamme explorée, aucun autre facteur hormis l'accumulation de biomasse n'a besoin d'être considéré pour estimer le rendement : au niveau d'un modèle, seul le paramètre dIR/dt est nécessaire (Bindi et al., 1999).

Néanmoins, dans le modèle Q-SUN, (Chapman et al., 1993) bloquent l'augmentation de l'IR pour des contraintes hydriques marquées ($FTSW < 0.1$).

7.2.3 Modélisation et évaluation

Deux types de modèles de simulation de l'indice de récolte peuvent donc être envisagés à ce stade : (i) un modèle mécaniste (IRL), simulant une augmentation linéaire de l'indice de récolte et nécessitant un paramètre non génotypique (dIR/dt) et (ii) un modèle statistique (IRS), ayant l'avantage de pouvoir intégrer simplement des effets génotypiques et environnementaux, à défaut d'être proche du fonctionnement de la plante.

Modèle mécaniste : augmentation linéaire de l'indice de récolte

La structure du modèle jusqu'à la prédiction du rendement est identique à celle utilisée par (Chapman et al., 1993). L'IR est modélisé comme une fonction du temps thermique bornée par une valeur maximale spécifique de chaque variété (IR_g).

$$IR = \int_{t > F1TT}^{IR=IR_g} dIR \cdot (T_{eff} + AP) dt \quad (7.4)$$

Où $dIR = 4.1E^{-4} \cdot ^\circ C \cdot j^{-1}$; T_{eff} , Température efficace ; AP, Accélération phénologique (Cf. Eq. 5.2) ; F1TT, date thermique de floraison.

Différentes hypothèses ont été évaluées pour le développement de ce modèle linéaire : elles portaient principalement sur la détermination des périodes d'intégration (délais entre floraison et allocation, fin de l'allocation) et sur l'utilisation d'un indice de récolte non-génotypique en tant qu'indice maximum atteignable. En définitive, ces hypothèses modifiaient peu la qualité de prédiction (entre 3% d'amélioration et un doublement de RMSE) et n'ont pas été retenues dans le modèle final.

Modèle statistique

L'objectif de ce modèle était l'intégration de l'effet de nombreuses variables sur l'IR au détriment de la compréhension explicite du système représenté. 10 variables explicatives ont été rassemblées pour paramétrer un modèle linéaire généralisé prédisant l'IR. Ces variables peuvent être classées en différents types : (i) des variables apportant de l'information génotypique, (ii) de l'information sur les contraintes hydriques subies et (iii) des informations sur l'état du couvert car des relations entre IR et quantité de biomasse ont été observées. Le modèle de culture a été utilisé pour générer ces variables explicatives sur un ensemble de 36 situations, contrastées du point de vue des conduites hydriques et azotées (1 à 15, 19, 28 à 33, 42 à 45) et disposant de mesures de l'indice de récolte.

Les informations génotypiques sont caractérisées par l'IR potentiel génotypique (irg), une somme de températures après floraison ($ttpf$) et un rapport de durée de la phase reproductive sur la durée totale du cycle (rdr). Les informations sur les contraintes hydriques sont apportées par un cumul de jours de stress ($ETR/ETM < 0.6$) sur des périodes précises (Hall et al., 1985; Blanchet et al., 1990) : entre le stade bouton étoilé et floraison (jse), pendant la floraison (jsf) et pendant la durée de remplissage des

grains (*jsm*). Les sommes de transpiration totales (*trt*) et après floraison (*trpf*) sont également utilisées. Enfin, l'état du couvert est caractérisé par la densité (*dens*) et la biomasse à la floraison (*tdmf*). L'information présente dans ces variables pouvant être redondante, une étape de sélection de modèle pas à pas basée sur l'AIC (Venables and Ripley, 2002) a été appliquée au modèle « complet ». Le modèle finalement sélectionné compte 8 variables et explique environ 40 % de la variabilité de l'IR (Fig. 7.4, Tab. 7.1).

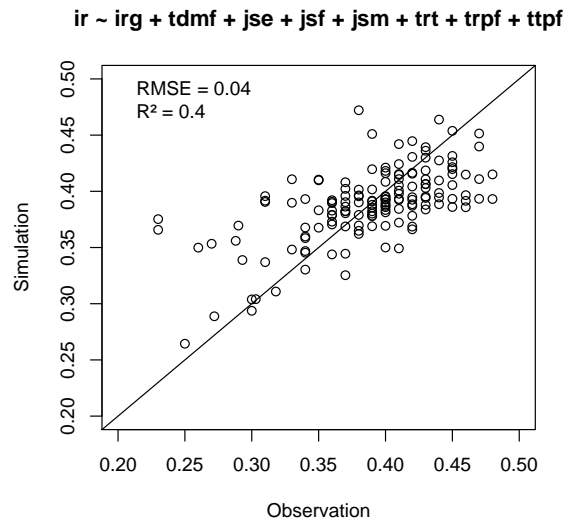


FIGURE 7.4: Evaluation du modèle statistique pour prédire l'IR pour 36 essais présentant des conduites de culture variées.

Variabes	Définition	Méthode	Coefficient	Significativité
irg	Indice de récolte génotypique potentiel	mesure	$9,06 \times 10^{-1}$	***
tdmf	Biomasse à la floraison	simulation	$-3,81 \times 10^{-4}$	*
jse	cumul jours de stress bouton - floraison	simulation	$-2,44 \times 10^{-3}$.
jsf	cumul jours de stress floraison	simulation	$-3,66 \times 10^{-3}$	**
jsm	cumul jours de stress remplissage	simulation	$-1,87 \times 10^{-3}$	***
trt	somme de transpiration sur le cycle	simulation	$8,90 \times 10^{-4}$.
trpf	somme de transpiration post-floraison	simulation	$-1,60 \times 10^{-3}$	*
ttpf	somme de température post-floraison	mesure	$1,73 \times 10^{-4}$	***
(Intercept)			$4,81 \times 10^{-2}$	

TABLE 7.1: Paramétrage du modèle statistique d'estimation de l'indice de récolte.

Il est intéressant de remarquer que même en utilisant des variables simulées par le mo-

dèle (il existe donc un biais dans le paramétrage) la significativité et le sens de variation des variables retenues confirme les expérimentations précédentes : la période de floraison et la phase de remplissage apparaissent comme très critiques pour la valeur de l'IR final, une longue durée de remplissage entraînant une augmentation de l'IR (Tab. 7.1).

Evaluation

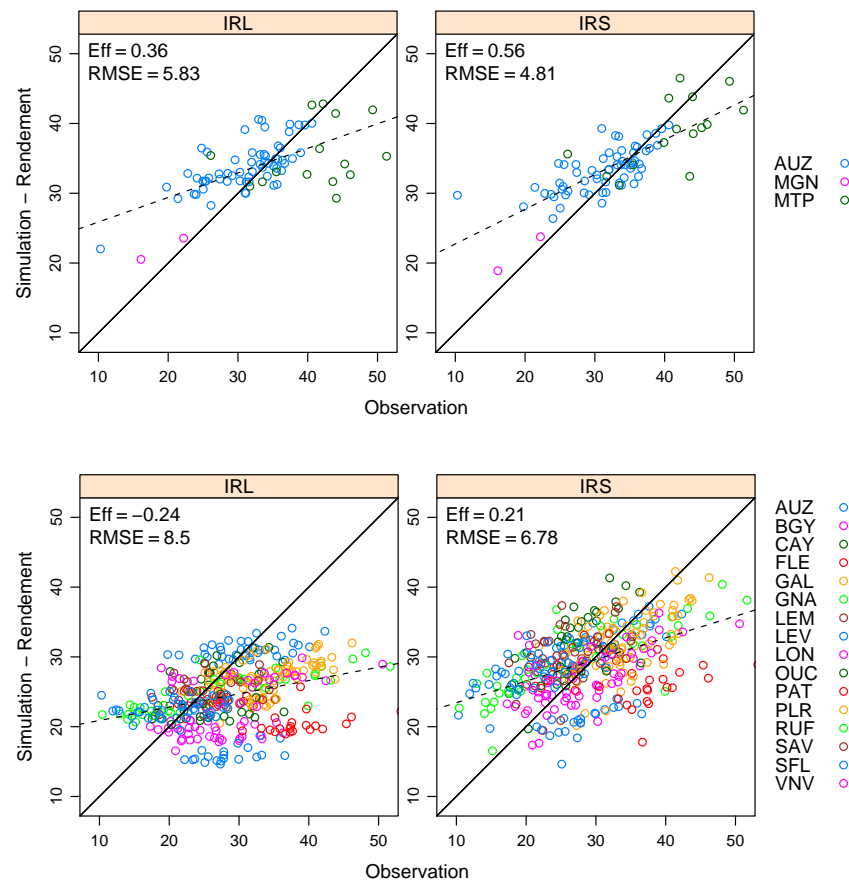


FIGURE 7.5: Evaluation de deux formalismes de prédiction de l'indice de récolte sur un jeu de données de développement (haut) et un jeu de données externe au paramétrage (bas).

L'utilisation d'un modèle statistique pour prédire l'indice de récolte se traduit par une amélioration de la capacité de prédiction du rendement (Fig. 7.5). Cet avantage

visible sur les données utilisées pour paramétrer le modèle statistique persiste lors d'une évaluation avec des données complètement externes au modèle statistique, confirmant son rôle dans l'amélioration de la prédiction du rendement.

L'échec à mettre en évidence une relation claire entre température, conditions hydriques et vitesse d'accumulation de l'IR renforce les conclusions de [Bindi et al. \(1999\)](#). Le modèle linéaire de variation d'IR est une solution pratique et relativement stable pour décrire la croissance du grain, mais ne reflète pas nécessairement une régulation physiologique de cette croissance ([Lecoeur and Sinclair, 2001](#)).

Même si [Hammer and Broad \(2003\)](#) observent une apparente stabilité du paramètre dIR/dt pour le sorgho, il n'en reste pas moins que des effets « génotype » et « environnement » affectent significativement ce paramètre, limitant donc l'applicabilité d'un modèle de type linéaire dans la prédiction de rendement en conditions environnementales contrastées. Toutefois, des modèles de prédiction de vitesse de croissance de grains basés sur l'équilibre entre la fourniture/demande en assimilats durant la période de remplissage pourraient être envisagés pour tenir compte de ces effets ([Heiniger et al., 1997](#)) et se révéler plus intéressants que la solution statistique.

7.3 Modélisation de la teneur en huile des akènes

La modélisation de la teneur en huile a fait l'objet de moins d'attention dans le développement de ce modèle de culture du fait de sa place 'en bout de chaîne' dans le processus de modélisation : s'intéresser à cette variable sans avoir évalué la solidité des formalismes précédents était délicat.

7.3.1 Physiologie

L'amande - principal puits reproducteur - contient majoritairement des lipides (50 %), des protéines (20 %), des carbohydrates (15 %), de l'eau et de la cellulose (15 %) ([Roche, 2005](#)). Pour modéliser l'élaboration de la teneur en huile, il faut rendre compte de trois processus qui régissent à l'évidence l'accumulation d'huile dans les graines : le fonctionnement de la culture post-floraison, la remobilisation d'acides aminés depuis les autres organes et la néosynthèse de protéines dans l'amande. Le premier concerne directement la lipidogenèse en permettant une fourniture énergétique pour une biosynthèse coûteuse et les deux autres contrôlent l'accumulation de protéines qui se fait aux dépens de l'huile.

La lipidogenèse étant dépendante de la capacité photosynthétique post-floraison, [Aguirrezabal et al. \(2003\)](#) ont montré que le cumul du rayonnement absorbé sur une période précise du remplissage des graines (250-450 °C.j) était un bon indicateur de la teneur en huile. Ainsi, les variétés maximisant cette capacité (comportement « staygreen », architecture permettant de maintenir une surface foliaire active pendant le remplissage) sont donc plus à même d'aboutir à une teneur en huile élevée. La fraction protéique

des akènes s'accumule principalement via des remobilisations d'acides aminés provenant de la dégradation des protéines foliaires et de la tige. Cette accumulation débute à la floraison et la quantité de protéines reste constante à partir du stade F4 (Bauchot and Merrien, 1988).

7.3.2 Modélisation

L'hypothèse de modélisation envisagée se base sur un potentiel génétique de teneur en huile pouvant être atteint selon la quantité d'énergie interceptée après la floraison (Sadras et al., 2000; Aguirrezabal et al., 2003) et « dégradé » selon la quantité de protéines accumulées dans l'akène. Le potentiel génétique dépend étroitement de la structure de l'akène et plus précisément de la proportion d'amande dans l'akène (Denis et al., 1994; Denis, 1994). La teneur en huile moyenne des coques des akènes est d'environ 30 %, c'est donc la teneur en huile de l'amande qui détermine largement celle de l'akène entier. Le rapport coque / amande est bien déterminé par le génotype : une variété présentant un faible rapport est généralement riche en huile.

La corrélation négative entre teneur en protéine et teneur en huile est représentée par une relation entre l'indice de nutrition azotée à la floraison (INNF1) et la teneur en huile. Etant donnée la date à laquelle la teneur en protéines finale est atteinte, on suppose INNF1 représentatif de la quantité de protéines remobilisées.

$$TH = (P_a \cdot TH_a + (1 - P_a) \cdot 0.3) \cdot 100 \quad (7.5)$$

$$\frac{dP_a}{dt} = \frac{P_{ap}}{M3TT - F1TT} \cdot T_{eff} \quad (7.6)$$

$$TH_a = \begin{cases} (5 \cdot PAR_{pf} + 473)/1000 \cdot FNH & \text{si } PAR_{pf} < 26.3 \\ (5 \cdot 26.3 + 473)/1000 \cdot FNH & \text{sinon} \end{cases} \quad (7.7)$$

$$FNH = -0.1516 \cdot INNF1 + 1.07 \quad (7.8)$$

Avec TH , teneur en huile de l'akène aux normes (%); P_{ap} , proportion d'amande potentielle dans l'akène; TH_a , teneur en huile de l'amande; PAR_{pf} , cumul de PAR intercepté par plante (MJ) entre 250 et 450 °C.j après la floraison; $INNF1$, indice de nutrition azotée à la floraison.

Paramétrage

Les données recueillies par Denis (1994) ont permis d'établir une relation entre proportion d'amande et teneur en huile, intégrant différents sites et génotypes (Fig. 7.6). Cette relation permet de calculer le paramètre P_{ap} , en se basant sur les teneurs en

huile potentielles observées pour les 20 génotypes utilisés (moyenne des essais « progrès génétique »). La relation détaillée à l'Eq. 7.7. est directement issue des travaux de Aguirrezabal et al. (2003) et ajustée pour prédire la teneur en huile de l'amande plutôt que celle de l'akène. Enfin, la relation entre l'INN et la teneur en huile relative (teneur / teneur potentielle) a été établie sur 7 essais réalisés à Auzeville entre 1992 et 2006 (figure ci-dessous).

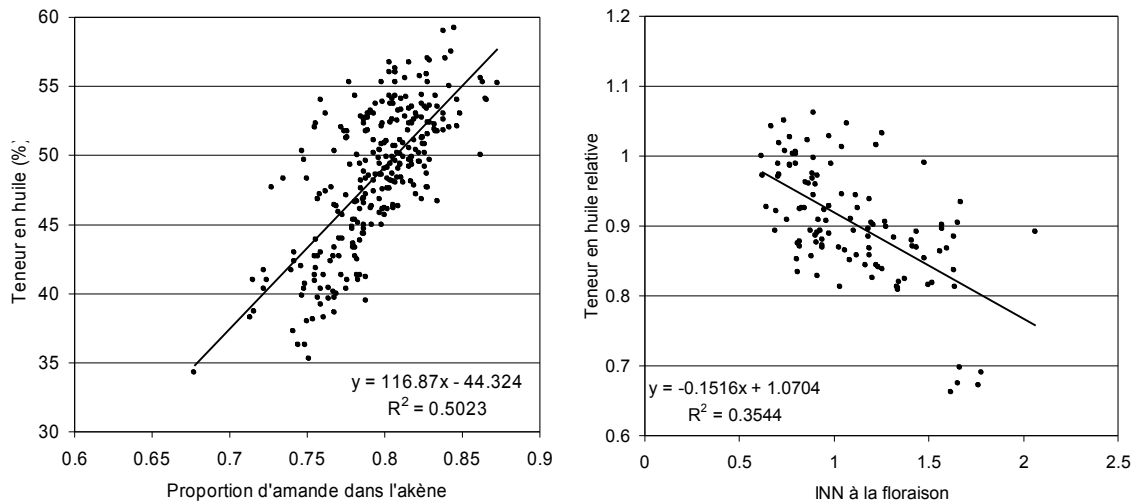


FIGURE 7.6: Paramétrage du modèle de teneur en huile. Relation entre teneur en huile potentielle (contrôle des contraintes eau et azote, mais absence de sur-fertilisation) et proportion de l'amande (gauche). Relation entre teneur en huile relative (réel / potentiel) et l'indice de nutrition azoté à la floraison.

7.3.3 Evaluation

Une évaluation de ce modèle sur le jeu de données de développement (conduites N et eau variées) révèle une RMSE faible mais également une efficacité basse (Fig. 7.7). La capacité du modèle à générer une variabilité comparable à celle observée (2 fois plus importante), donc à discriminer variétés (principalement) et effet environnementaux est donc faible.

L'hypothèse évaluée ne prend en compte comme facteur limitant explicite que l'azote, les autres effets (hydriques et variétaux) étant supposés être intégrés au travers de leurs effets sur la surface foliaire et donc sur la somme d'énergie interceptée après la floraison. Cette approche intégrative n'est peut être pas suffisante pour ce problème, même si elle

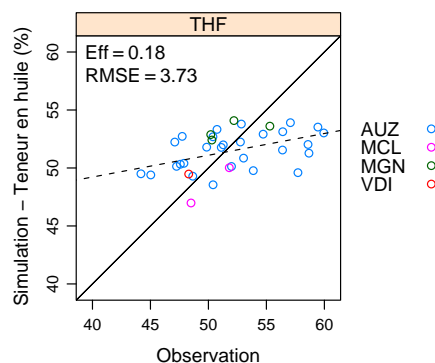


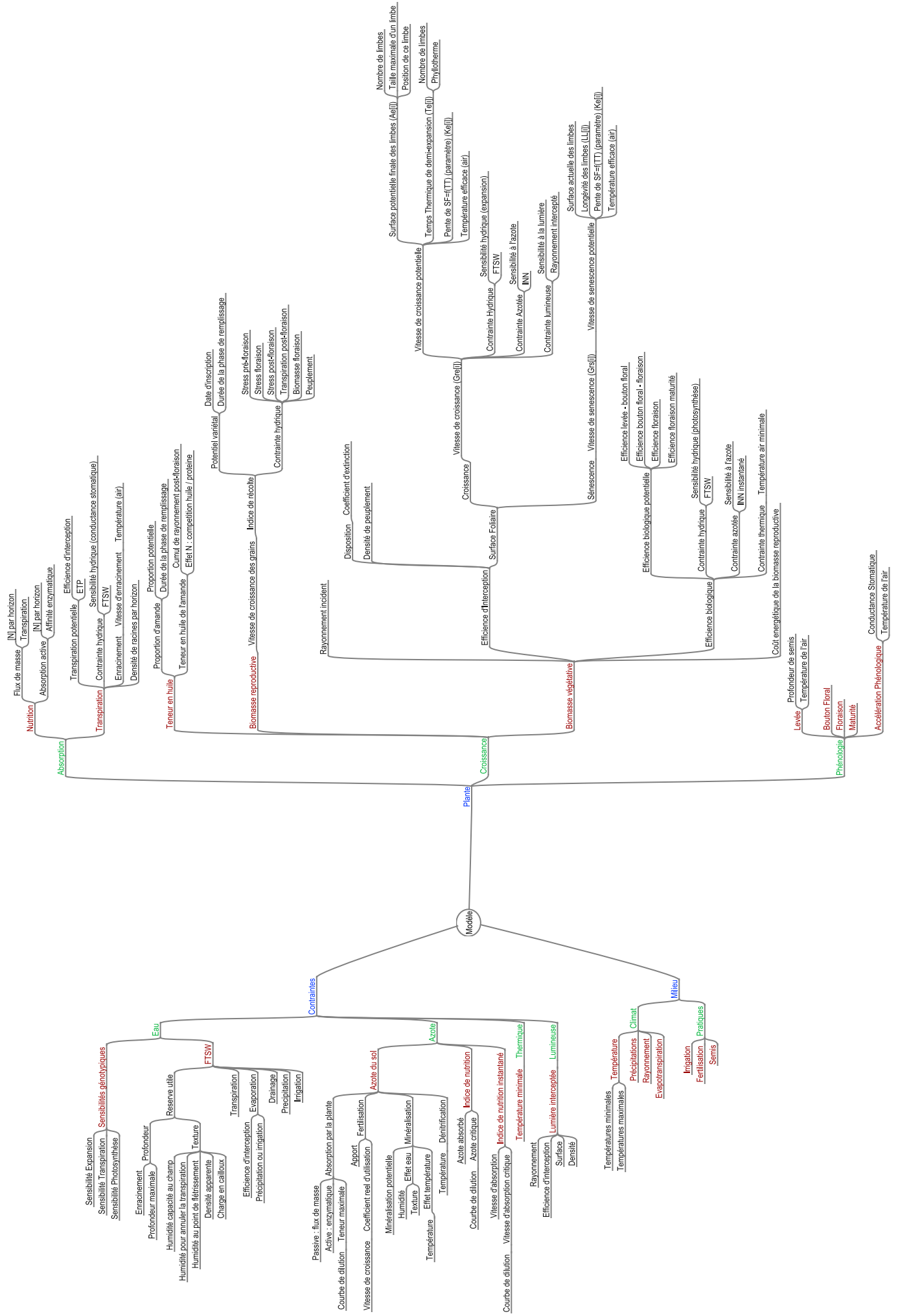
FIGURE 7.7: Evaluation du modèle de teneur en huile sur 23 situations de la base de données de développement.

semble l'être pour les milieux moins contrastés : dans les milieux argentins, un modèle basé uniquement sur le rayonnement intercepté explique très bien le rendement et la teneur en huile (Pereyra-Irujo and Aguirrezabal, 2007).

Kichey (2001) indique que la teneur en huile dans les graines de tournesol peut être approchée par le rapport du rendement sur la quantité d'azote absorbé (Kichey, 2001), tous les facteurs (température, stress hydrique, fertilisation azotée) agissant sur l'un ou l'autre des composants de ce rapport influencent donc fortement la teneur en huile. Dans le modèle de teneur en huile évalué, cette variable est simulée de manière indépendante au rendement (de manière à éviter dans un premier temps des compensations d'erreurs). Il serait intéressant d'évaluer cette option dans le développement ultérieur du modèle.

8 Synthèse de la structure du modèle

Les relations entre les variables constituant le modèle sont décrites dans la figure sur la page suivante. Cette figure propose une vue centrée sur le modèle avec d'un côté la représentation du milieu (climat, pratiques), d'un autre la plante et des contraintes résultant de l'interaction de ces deux éléments. La progression dans la hiérarchie de la figure détaille les variables impliquées dans la simulation des grandes fonctions biologiques (phénologie, absorption, croissance) ou de celle des contraintes abiotiques.



Troisième partie

Évaluation de la représentation des interactions génotype × environnement

L'évaluation du modèle de culture est une étape indispensable qui vise à déterminer la précision accessible par le modèle lorsque l'on compare la performance de différentes variétés dans divers environnements pédoclimatiques. Les conclusions d'une évaluation peuvent varier selon l'utilisation qui est faite des données observées : si celles-ci sont utilisées dans un but de développement du modèle, on estime plutôt une capacité d'ajustement aux données expérimentales ; si les données qui n'ont pas servi au développement du modèle sont utilisées pour la confrontation aux données simulées, on estime vraiment la capacité de prédiction du modèle (ou qualité prédictive). C'est dans cette seconde optique que le modèle sera évalué sur deux jeux de données indépendants à son développement. Après l'évaluation « interne » réalisée lors du développement du modèle, permettant un choix rationnel parmi différentes hypothèses de modélisation, la démarche adaptée dans cette partie vise à éprouver la portée des choix précédents dans des environnements indépendants à la construction au modèle. Dans le cas où ces choix sont confortés par cette évaluation, validité du modèle est alors renforcée. Dans le cas où la prédiction est dégradée suite à l'évaluation « externe », l'adéquation (méthodes de mesures, représentativité, caractérisation de l'environnement) des données utilisées pour l'évaluation pourra être discutée laissant place à deux conclusions : (i) soit ces données sont adéquates pour évaluer le modèle, auquel cas des hypothèses pour une poursuite du développement devront être émises, (ii) soit l'utilisation de ces données n'apporte pas plus d'information que celles identifiées lors de l'évaluation « interne ».

Un jeu de données détaillé regroupant un grand nombre d'environnements bien caractérisés ainsi que de nombreuses variétés présentes sur tous les sites est délicat à rassembler. La capacité de prédiction du modèle sera donc évaluée dans un premier temps sur des données présentant une importante variabilité environnementale (géographique et pédologique) mais peu de génotypes. Ce jeu de données (3 années) permettra de faire le point sur la capacité du modèle actuel à représenter cette variabilité et d'évaluer le progrès accompli depuis la version initiale. Dans une seconde étape, le modèle sera évalué sur un jeu de données (2 années) issu d'un réseau d'essai multilocal comprenant 20 génotypes et 25 sites expérimentaux. La nature de ce jeu de données permettra d'évaluer la capacité du modèle à quantifier et classer les différences variétales et à prendre en compte les interactions génotype x environnement.

9 Performances du modèle actuel et progrès par rapport à la version initiale

La performance de la version initiale du modèle de culture a été évaluée par (Guyot, 2004) à partir d'un jeu de données constitué par le CETIOM de 1997 à 1999, dans 5 situations pédoclimatiques contrastées (Côte d'Or, Indre, Haute-Garonne, Charente-Maritime, Rhône) et pour une conduite de culture peu limitante (irrigation si nécessaire). La majorité de ces essais proposaient 3 dates de semis et certains comparaient 2 variétés. Au total, 52 situations résultant de la combinaison des différentes modalités (sites, années, irrigation, date de semis, variétés) présentes sur ces essais, ont été renseignées en vue de la simulation (Cf. Tab. 9.1).

L'évaluation de la version actuelle du modèle s'est effectuée sur le même jeu de données, et pour 4 variables agronomiques : la date de floraison (F1), l'indice foliaire à la floraison, le rendement (grain propre et sec) et la teneur en huile (à 0% d'humidité).

9.1 Phénologie

La date de floraison est simulée avec un retard (RMSE) de 7 jours, des maxima de 15 jours de retard et 7 jours d'avance (Figure 9.1). Le modèle actuel est comparable au modèle initial sur ce point : il possède en effet le même paramétrage variétal de la durée des phases phénologiques. Pour une variété donnée, la date de floraison est déterminée par une somme de températures en base 4.8 °C quelle que soit la date de semis. En revanche, le modèle actuel inclut en plus deux modifications : la simulation de la phase de levée de la culture et un ajustement du calcul des sommes de températures sous contrainte hydrique pour tenir compte de la température du couvert. Nous chercherons donc à estimer l'apport de ces deux modifications sur la prédiction de la date de floraison.

L'erreur de prédiction sur la date de floraison, trop marquée pour un stade normalement bien prévisible, peut induire des erreurs dans d'autres processus simulés par le modèle. Le retard de floraison peut avoir différentes origines : (i) équations du modèle, (ii) précision des observations réalisées mais aussi (iii) représentativité des données météorologiques utilisées. Lorsque l'on identifie une floraison trop tardive au sein du modèle, la durée de la phase semis-levée est souvent plus importante que la réalité avec une erreur de 5.6 jours. Plus précisément, l'écart est augmenté lors de semis précoces (avant début avril), avec un retard de levée de 8 jours par rapport à la réalité (Figure).

On peut penser que la somme de températures de l'air ne permet pas de décrire

9 Performances du modèle actuel et progrès par rapport à la version initiale

situation	dpt.	sites	ident.	année	RU	irr.	fert.	var	semis	récolte
160	21	Dijon	DIJ	1997	110	0	73	1	28-mars	19-sept
161	21	Dijon	DIJ	1997	110	0	73	1	22-avr	19-sept
162	21	Dijon	DIJ	1997	110	0	73	1	13-mai	19-sept
163	31	En Crambade	ECR	1997	120	0	60	1	1-avr	25-août
164	31	En Crambade	ECR	1997	120	0	60	1	15-avr	4-sept
165	31	En Crambade	ECR	1997	120	0	60	1	30-avr	4-sept
166	36	Levroux-Trégonce	LEV	1997	70	0	78	1	23-avr	19-sept
167	36	Levroux-Trégonce	LEV	1997	70	0	78	1	21-mai	2-oct
168	36	Levroux-Trégonce	LEV	1997	70	0	78	1	6-juin	2-oct
169	69	Satolas	SAT	1997	130	0	0	1	3-avr	20-août
170	69	Satolas	SAT	1997	130	0	0	1	18-avr	20-août
171	69	Satolas	SAT	1997	130	0	0	1	14-mai	20-août
172	17	Le Magneraud	MGN	1997	120	0	78	2	28-mars	18-sept
173	17	Le Magneraud	MGN	1997	120	0	78	2	18-avr	18-sept
174	17	Le Magneraud	MGN	1997	120	0	78	2	15-mai	18-sept
175	17	Le Magneraud	MGN	1997	120	100	78	2	28-mars	18-sept
176	17	Le Magneraud	MGN	1997	120	100	78	2	18-avr	18-sept
177	17	Le Magneraud	MGN	1997	120	100	78	2	15-mai	18-sept
178	21	Dijon	DIJ	1998	110	0	70	1	1-avr	22-sept
179	21	Dijon	DIJ	1998	110	0	70	1	24-avr	22-sept
180	21	Dijon	DIJ	1998	110	0	70	1	6-mai	22-sept
181	36	Levroux-Trégonce	LEV	1998	70	0	84	2	23-avr	21-sept
182	36	Levroux-Trégonce	LEV	1998	70	0	84	1	5-mai	21-sept
183	36	Levroux-Trégonce	LEV	1998	70	0	84	1	18-mai	21-sept
185	69	Satolas	SAT	1998	130	0	80	1	26-mars	19-août
186	69	Satolas	SAT	1998	130	0	80	1	21-avr	19-août
187	69	Satolas	SAT	1998	130	0	80	1	3-mai	19-août
188	17	Le Magneraud	MGN	1998	120	0	70	2	26-mars	11-sept
189	17	Le Magneraud	MGN	1998	120	0	70	2	22-avr	11-sept
190	17	Le Magneraud	MGN	1998	120	0	70	2	13-mai	11-sept
191	17	Le Magneraud	MGN	1998	120	195	70	2	26-mars	17-sept
192	17	Le Magneraud	MGN	1998	120	195	70	2	22-avr	17-sept
193	17	Le Magneraud	MGN	1998	120	225	70	2	13-mai	17-sept
194	21	Dijon	DIJ	1999	110	0	60	1	31-mars	8-sept
195	21	Dijon	DIJ	1999	110	0	60	1	20-avr	8-sept
196	31	En Crambade	ECR	1999	204	0	80	1	31-mars	9-sept
197	31	En Crambade	ECR	1999	204	0	80	1	20-avr	9-sept
198	31	En Crambade	ECR	1999	204	0	80	1	10-mai	9-sept
199	36	Levroux-Trégonce	LEV	1999	70	0	78	2	7-avr	24-sept
200	36	Levroux-Trégonce	LEV	1999	70	0	78	1	26-avr	24-sept
201	36	Levroux-Trégonce	LEV	1999	70	0	78	1	10-mai	24-sept
203	36	Levroux-Trégonce	LEV	1999	200	0	80	2	7-mai	7-oct
204	36	Levroux-Trégonce	LEV	1999	200	0	80	1	28-mai	7-oct
206	69	Satolas	SAT	1999	130	0	58	1	24-mars	19-août
207	69	Satolas	SAT	1999	130	0	58	1	9-avr	11-sept
208	69	Satolas	SAT	1999	130	0	58	1	4-mai	17-sept
209	17	Le Magneraud	MGN	1999	120	0	70	2	31-mars	8-sept
210	17	Le Magneraud	MGN	1999	120	0	70	2	22-avr	8-sept
211	17	Le Magneraud	MGN	1999	120	0	70	2	25-mai	24-sept
212	17	Le Magneraud	MGN	1999	120	110	70	2	31-mars	24-sept
213	17	Le Magneraud	MGN	1999	120	110	70	2	22-avr	24-sept
214	17	Le Magneraud	MGN	1999	120	90	70	2	25-mai	5-oct

TABLE 9.1: Synthèse des situations constitutives de la base de données « CETIOM » en vue de l'évaluation du modèle de culture. L'environnement d'un essai est caractérisé par le climat à proximité (maximum 10 km), la réserve utile du sol (mm), la fertilisation azotée (en kg/ha), l'irrigation (mm), et les dates de semis et de récolte. Le nombre de variété sur l'essai est également indiqué dans la colonne « var ».

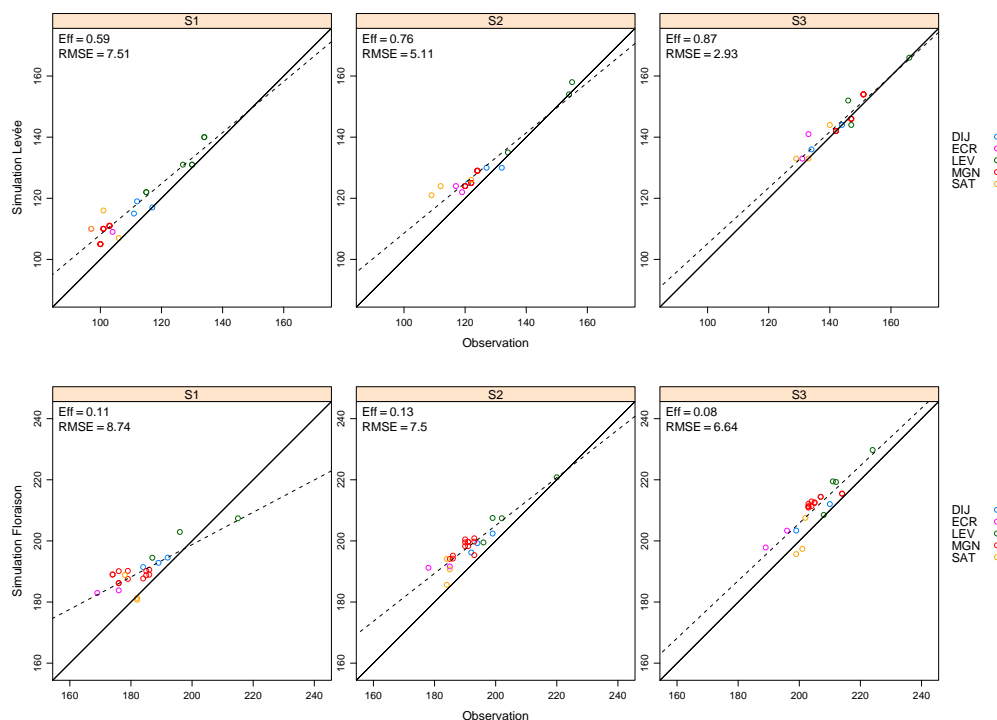


FIGURE 9.1: Ecart entre les dates de levée (haut) et de floraison (bas) simulées et observées (jours calendaires) par modalités de semis pour les 52 situations évaluées avec la version actuelle.

l'émergence de la culture en conditions froides. L'erreur liée à l'utilisation de données météorologiques non représentatives de la parcelle est difficilement quantifiable, mais ne devrait pas non plus excéder 3 jours (effet lié à la topographie et à l'exposition de la parcelle en zone de coteaux). Enfin, le début de la floraison étant une phase du cycle facilement caractérisable et observée en routine, la précision des observations peut être estimée à 3 jours au maximum, ce qui donne une idée de l'erreur minimale atteignable.

En soustrayant l'erreur commise sur la phase semis-levée à l'erreur de prévision de la floraison l'écart entre le modèle et la réalité peut être ramené à 3 jours (Figure). Il semble donc que la simulation de la phase semis-levée soit la cause principale des erreurs de prévision de la date de floraison, bien que des décalages supérieurs à une dizaine de jours (10% des situations) pourraient également mettre en cause le modèle « somme de températures » pour la floraison.

Si l'effet de la photopériode sur la date de floraison peut être raisonnablement écarté (Cf. section 5.1.1), (MacDonough et al., 2004) indiquent l'existence d'interactions as-

sez forte (jusqu'à 5 jours de décalage) entre la date de semis et la photopériode chez tournesol, les basses températures pouvant modifier la réponse à la photopériode chez *Arabidopsis* Welch et al. (2003). Les données disponibles ne permettent toutefois pas vraiment de juger de l'existence de cet effet dans les environnements évalués.

D'autre part, une analyse de sensibilité réalisée à posteriori (Cf IV.1) indique que ces écarts de prévision des phases phénologiques, s'ils sont gênant conceptuellement sur ces mécanismes pourtant bien connus n'ont finalement qu'un impact limité sur les variables de sorties finales sur modèle (rendement, teneur en huile).

9.2 Indice foliaire

La modélisation de l'évolution de l'indice foliaire est la partie du modèle de culture ayant le plus évolué depuis le modèle initial. La représentation de la culture a changé sur de nombreux points : (i) l'échelle de la feuille a remplacé celle de la plante ; (ii) les différences de sensibilité variétale de l'expansion foliaire à une contrainte hydrique ont été prises en compte ; (iii) les contraintes azotées ont été intégrées ; (iv) l'effet des contraintes lumineuse et thermique ainsi que le modèle de sénescence foliaire ont été modifiés. Ces changements permettent une meilleure prévision (Fig. 9.2) de l'indice foliaire (64% de diminution sur l'erreur initiale).

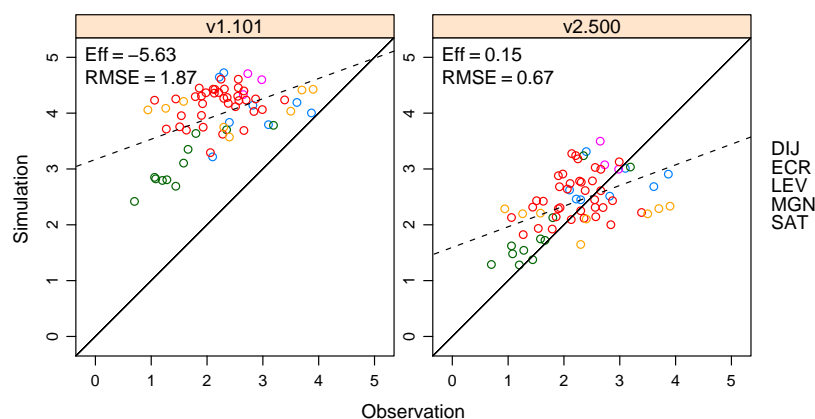


FIGURE 9.2: Comparaison de la qualité de prédiction de l'indice foliaire à la floraison pour le modèle initial (gauche) et le modèle actuel (droite).

Cependant, malgré cette importante amélioration, le modèle a toujours tendance à surestimer les indices foliaires à floraison (biais = 0.19). Ces mesures à la floraison ne permettent pas d'évaluer la représentation de la sénescence du modèle en regard

de d'éventuelles accélérations de la sénescence par l'eau ou les maladies. En revanche, il semblerait que la prise en compte de contraintes lors de la croissance (eau, azote), pourtant détaillées dans le modèle n'affectent pas assez la surface foliaire simulée ou bien que le potentiel du sol (également eau et azote) ait été surestimé dans le modèle par le jeu de données de validation.

9.3 Biomasse et rendement

Le cadre conceptuel du modèle définit la photosynthèse comme le produit du rayonnement incident, de l'efficacité d'interception et de l'efficacité biologique (masse de matière produite par quantité d'énergie interceptée). Parmi ces éléments, la prédiction de l'efficacité d'interception a été grandement améliorée via le travail sur la surface foliaire, mais la modélisation de l'efficacité biologique a également été revue. Dans la version actuelle du modèle, l'évolution de l'efficacité biologique potentielle (sans l'effet de contraintes) a été ajustée pour mieux représenter la variation de cette variable selon les phases phénologiques de la culture (Cf. section 7.1). L'effet des contraintes environnementales sur l'efficacité biologique a également été modifié pour tenir compte de manière multiplicative de l'effet de carences azotées (via un effet de l'indice de nutrition azoté), et de l'effet de contraintes hydriques. Pour ce dernier point, il a été mis en évidence et intégré dans le modèle une sensibilité différentielle entre génotypes de la transpiration (donc de l'incorporation de carbone). La prévision du rendement est essentiellement fonction de celle de l'indice de récolte : la version actuelle du modèle propose un modèle statistique pour le prédire. Ce sous-modèle tient compte principalement d'une composante variétale, de contraintes hydriques (à différentes phases phénologiques), du développement végétatif et de la durée de remplissage. Les poids de ces différents facteurs sont variables et ont été obtenus par estimation (Cf. section 7.2.3).

La gamme des biomasses calculées au stade F1 (de 200 à 600 g/m^2) est plus étroite que la gamme des valeurs mesurées (de 100 à 800 g/m^2). La représentation de l'accumulation de biomasse n'a été que légèrement améliorée dans la version actuelle du modèle en dépit de l'introduction de ces nouveaux mécanismes. Le modèle reproduit cependant mal la variabilité observée sur ce jeu de données. Toutefois, la majorité des observations réalisées résultent de l'utilisation d'un modèle estimant indirectement la biomasse à partir de deux paramètres morphologiques (hauteur et diamètre au collet). Il serait intéressant de disposer d'une estimation de l'erreur réalisée en utilisant ce modèle de biomasse observée : en effet, l'année où ce modèle a été systématiquement utilisé coïncide avec la plus forte erreur de prédiction.

Il semble donc que cette évaluation indique surtout un biais majeur avec l'utilisation de la méthode d'estimation indirecte de la biomasse : l'évaluation du modèle sur des données internes indique une bien meilleure adéquation entre données simulées et observées, avec une faible erreur quadratique ($RMSE = 122 \text{ g/m}^2$) et surtout une variabilité

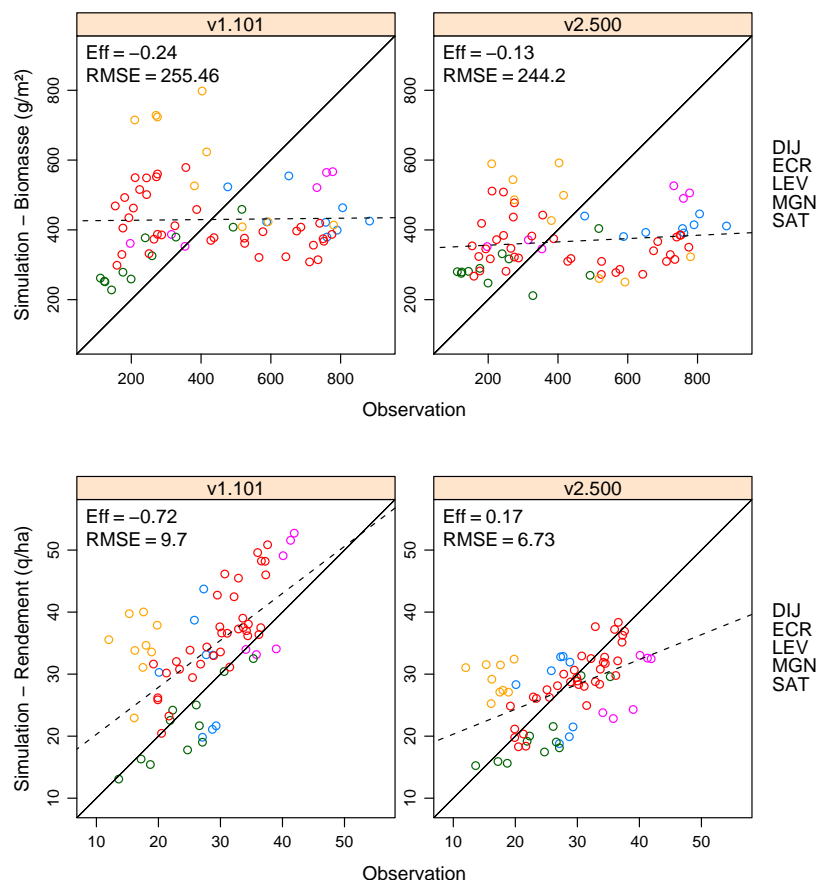


FIGURE 9.3: Comparaison de la qualité de prédiction du rendement (haut) et de la biomasse (bas) pour le modèle initial (gauche) et le nouveau modèle (droite).

simulée comparable aux observations. Une hypothèse pour expliquer l'écart du modèle d'estimation de biomasse serait sa faible robustesse pour différentes variétés (le modèle n'étant pas paramétré pour les variétés sur lesquelles il a été utilisé).

Selon les sites expérimentaux, la qualité de prévision du rendement (GPS) de la culture est très variable (Fig. 9.3). Le site du Magneraud (17) est très bien représenté par le modèle (moins de 3 q/ha d'erreur). Le site de Levroux (36) présente également une simulation acceptable (RMSE < 5 q/ha). Deux sites posent problème : pour les 3 années d'essais, le rendement est ainsi très fortement surestimé (12 q/ha) sur le site de Satolas (69), et largement sous-estimé (10 q/ha) sur le site d'En Crambade (31). Enfin, le site de Dijon (21) est le seul dont la qualité de simulation varie avec l'année : il est soit

surestimé (5 q/ha) en 1997 et 1999, soit sous-estimé en 1998 (10 q/ha)

Dans le cas où le rendement prédit est toujours sous-estimé quelque soit l'année simulée (En Crambade), l'hypothèse d'une mauvaise représentation du site, notamment au niveau de la réserve utile peut être émise. Cependant, l'erreur sur l'estimation de la réserve utile serait de toute manière trop importante (150 mm) pour ramener les valeurs estimées au voisinage des valeurs observées, bien que des phénomènes de remontées capillaires [Guyot \(2004\)](#) puissent être responsables d'une modification de la réserve utile estimée. La surestimation des rendements (Satolas, Dijon 1997 et 1999) serait plutôt liée à des facteurs limitants non identifiés sur le dispositif ou non pris en compte dans le modèle [Champolivier and Boulday \(1999\)](#).

Il apparaît que la prise en compte de caractéristiques variétales et de l'incidence de contraintes hydriques pour simuler l'allocation de la biomasse améliore finalement peu la prédiction du rendement sur ce jeu de données (16%) et ce, malgré une bien meilleure simulation des variables intermédiaires (LAI). La faible liaison entre amélioration de prédiction de l'indice foliaire et du rendement permet de mettre en cause la simulation de la biomasse ou de l'indice de récolte, pouvant dégrader la performance du modèle dans les dernières étapes de la simulation. Dans ces expérimentations, les poids de matière sèche n'ont pas été mesurés à maturité. Il est donc impossible de vérifier si les erreurs de prédiction constatées sur le rendement portent sur l'indice de récolte ou sur l'estimation de la biomasse à maturité.

9.4 Teneur en huile

Le module d'estimation de la teneur en huile des akènes développé et intégré dans la version actuelle présente une gamme de valeurs simulées de même amplitude que la gamme observée (Fig. 9.5). En revanche, si l'on distingue une corrélation positive entre la prédiction et la réalité, celle-ci est faible et la variabilité observée est mal représentée par ce modèle (Fig. 9.5). La teneur en huile moyenne (années, variété et dates de semis) est plutôt bien rendue par le modèle excepté pour le site de Satolas (Fig. 9.4).

L'analyse des résultats par période de semis indique que la teneur en huile est de mieux en mieux simulée avec la tardiveté des semis : l'erreur moyenne (4%) reste identique mais les valeurs simulées témoignent mieux des effets environnementaux affectant la teneur en huile. Le modèle de prédiction de la teneur en huile prend explicitement en compte 3 facteurs : la variété, l'azote, et la lumière. La teneur en huile potentielle dépend largement de la quantité de rayonnement interceptée dans une période précise définie après la floraison [Aguirrezabal et al. \(2003\)](#). Ce jeu de donnée montre que le paramétrage de la conversion énergétique du rayonnement en huile, valable principalement lors de semis tardifs, pourrait être remis en cause.

D'autre part, le manque de corrélation entre valeurs observées et simulées indiquerait

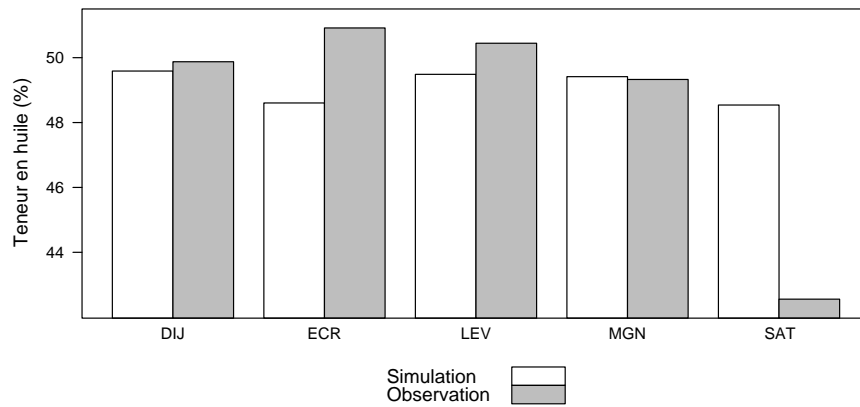


FIGURE 9.4: Teneur en huile moyenne (année, variété et date de semis) observées et simulées sur les 5 sites expérimentaux.

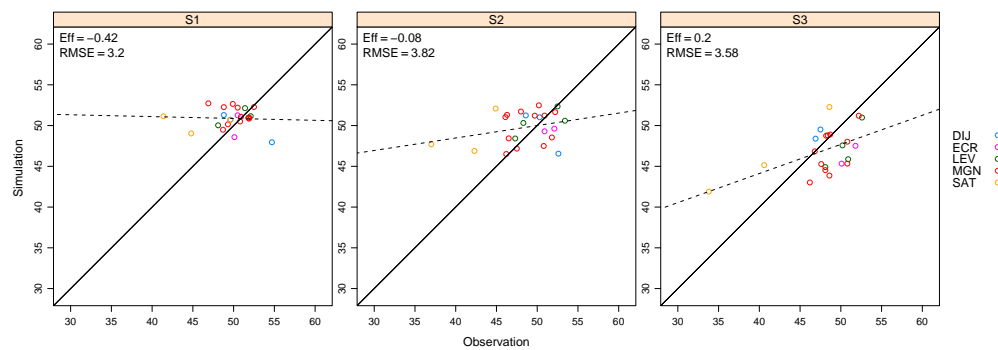


FIGURE 9.5: Qualité de prédiction de la teneur en huile des grains selon la date de semis.

donc que d'autres facteurs environnementaux ou variétaux sont manquants dans le modèle. La représentation actuelle propose une modélisation intégrative : il n'y a pas d'effet explicite d'une contrainte hydrique sur la teneur en huile, mais un effet indirect via une interception diminuée. Cette évaluation indique que ce type de modélisation n'est pas idéal pour cette variable, mais la prise en compte d'effets explicite pose également le problème de la hiérarchisation des contraintes, avec le risque de sur-représenter un effet particulier.

10 Représentation de la variabilité identifiée sur un réseau d'essai

Notre objectif est de déterminer en quoi un modèle de culture paramétré pour représenter 20 génotypes testés sur un réseau pluri-annuel et multilocal et soumis à différentes conduites culturales (eau, azote), est capable de rendre compte des effets du milieu, du génotype et des interactions génotype x environnement sur les variations de rendement et de teneurs en huile. L'objectif, est à terme, de pouvoir utiliser ce type de modèle pour prédire le comportement de nouveaux génotypes au sein de son domaine de validité défini principalement par la hiérarchie des facteurs limitants.

situation	dpt	sites	ident.	année	RU	irr.	fert.	semis	récolte	note
19	31	Auzeville	AUZ	2001	225	0	51	17-avr	11-sept	A
60	31	Auzeville	AUZ	2000	225	81	121	22-avr	29-août	A
62	45	Patay	PAT	2000	150	0	60	4-mai	22-sept	C
63	82	Le Pin	PIN	2000	270	70	60	7-mai	20-sept	C
64	82	Puy-laroque	PLR	2000	270	0	60	6-mai	25-sept	A
65	18	Saint Florent	SFL	2000	105	0	60	3-mai	18-sept	B
66	36	Levroux-Trégonce	LEV	2000	105	50	60	3-mai	12-sept	B
68	86	Lusignan	LUS	2000	270	0	60	5-mai	2-oct	A
73	86	Chaunay	CAY	2000	195	0	40	6-mai	5-oct	B
74	31	Levignac/Saves	SAV	2000	150	30	20	13-mai	18-sept	B
75	82	Montech	MON	2000	270	0	60	22-avr	11-sept	B
76	41	Oucques	OUC	2000	150	0	60	11-avr	8-sept	B
77	81	Gaillac	GAL	2000	120	60	40	25-avr	1-sept	A
78	31	Gagnac	GNA	2000	270	0	60	16-mars	23-août	B
79	41	Blois	BGY	2000	195	0	60	19-mai	7-oct	B
80	16	Longré	LON	2000	105	0	60	23-mai	24-oct	B
81	31	Villeneuve	VNV	2000	270	0	60	14-avr	29-août	B
83	82	Puy Laroque	PLR	2001	270	35	60	12-mai	21-sept	B
84	18	Saint Florent	SFL	2001	105	20	60	22-mai	11-oct	B
85	63	Lempdes	LEM	2001	225	0	80	18-avr	7-sept	A
87	81	Gaillac	GAL	2001	120	60	40	25-avr	5-sept	A
88	16	Ruffec	RUF	2001	75	0	60	15-mai	21-sept	C
89	32	Fleurance	FLE	2001	105	0	60	2-avr	27-août	B

TABLE 10.1: Synthèse des situations constitutives du réseau d'essai multilocal 2000-01 en vue de l'évaluation du modèle de culture.

Des observations destinées initialement à estimer le progrès génétique réalisé sur la culture de tournesol depuis 30 ans [Vear et al. \(2003\)](#) ont été remobilisées pour cette validation externe (Tab. 10.1). Ces observations couvrent un panel de 20 variétés sur 19 sites expérimentaux et deux années climatiques (2000, 2001) soit un total de 25 combinaisons « site x année » dénommées « situations » par la suite. Compte tenu

de l'indisponibilité des données d'entrée météorologiques, deux situations n'ont pu être évaluées par modèle : le réseau simulé compte donc 23 situations. Le fait que ces expérimentations aient été conçues dans un objectif différent de l'évaluation de modèle pose un problème quand à la disponibilité des données environnementales caractérisant ces sites expérimentaux. Ainsi, l'estimation de l'erreur de prédiction du modèle peut être entachée d'une méconnaissance de la conduite de culture réalisée ou par l'utilisation de données météorologiques trop distantes du site expérimental. Enfin, ces données n'ont pas été utilisées pour optimiser le modèle : il s'agit donc d'une réelle évaluation externe portant sur 3 des variables observées (date de floraison, rendement et teneur en huile).

L'environnement d'un essai est caractérisé par le climat à proximité (maximum 30 km), la réserve utile du sol (estimations en mm), la fertilisation azotée (en kg/ha), l'irrigation (mm) et les dates de semis et de récolte. Le niveau de complétude de ces données environnementales est résumé par une note de « A » à « C ». Pour un environnement défini par deux informations (en plus du climat) : sol, conduite ; une note « A » correspond à deux informations, « B » une des deux manque et « C » seul le climat est disponible.

10.1 Performances générales du modèle

Dans un premier temps, l'analyse de la performance du modèle porte sur deux propriétés attendues pour ce modèle d'évaluation du comportement des génotypes : d'une part, la prédiction des valeurs de rendement et de teneur en huile (pour chaque variété dans chaque milieu), d'autre part, la capacité à bien classer les variétés dans chaque situation. Pour toutes les variétés et situations confondues, le modèle est capable de prédire le rendement avec une erreur de 6.9 q/ha, la date de floraison à 9.7 jours près et la teneur en huile avec une erreur de 6.4%. Ces écarts à la réalité sont jugés élevés. L'analyse des facteurs variétaux ou environnementaux (conduite et climat) affectant la capacité de prédiction sera détaillée par la suite. En revanche, il est possible d'illustrer un effet de la qualité des données d'entrée sur la précision en sortie du modèle (Fig. 10.1).

Pour compléter le jeu de données initial, il a fallu reconstituer les conduites de culture, caractériser les types de sol et se procurer des fichiers climatiques proches des situations d'étude. La pertinence de ces informations de base a été évaluée à l'aide de 3 notes allant de « A » à « C » : 30% des sites présentaient des informations fiables sur ces trois points (A), 57% présentaient une information absente ou peu fiable (soit sur la conduite, soit sur la profondeur de sol) et pour 13% des sites, l'information sur la conduite et le sol n'était pas présente ou peu fiable. L'analyse de l'erreur de prédiction du rendement selon cette notation des situations fait nettement ressortir la sensibilité du modèle à la qualité des données d'entrée de simulation : cette qualité de prédiction peut ainsi varier du simple au double, pour les sites les moins renseignés.

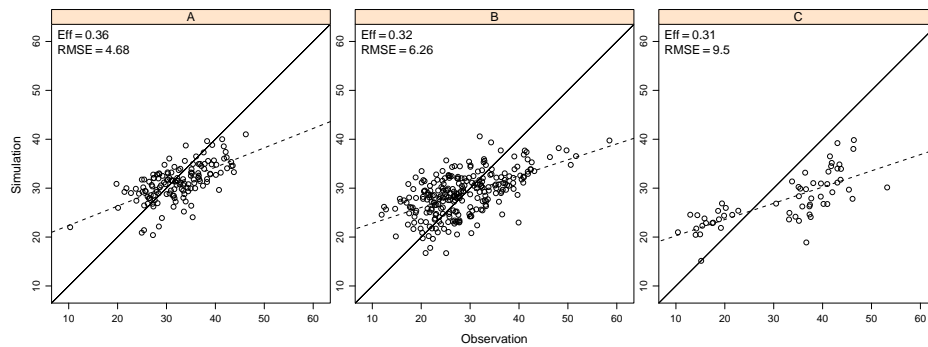


FIGURE 10.1: rendement (GPS, q/ha) simulé en fonction du rendement observé. Les entêtes des graphes correspondent à la précision des données caractérisant les sites expérimentaux : des mieux renseignés (A) aux sites pour lesquels seul le climat était disponible pour la simulation (C).

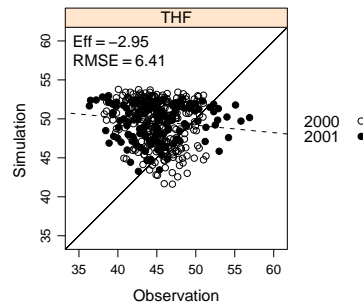


FIGURE 10.2: Teneur en huile de l'akène (%) simulée en fonction des valeurs observées pour les 23 situations expérimentales et les 20 géotypes du réseau d'essai.

La teneur en huile observée sur ce jeu de données montre une variabilité bien moins prise en compte par le modèle que pour le rendement (Fig. 10.3) : si la gamme de valeurs simulées et observées est comparable, la majeure partie des valeurs observées sont fortement surestimées par le modèle (Fig. 10.2). La qualité de prédiction de cette variable n'évoluant pas avec la qualité des données d'entrée, il est donc vraisemblable qu'une mauvaise prise en compte des effets variétaux ou environnementaux dans le modèle soit responsable de cette faible qualité de prédiction. L'effet de ces deux facteurs sera développé et analysé dans une seconde étape.

Dans une optique d'évaluation variétale, la prédiction d'un classement variétal proche

de la réalité, malgré une erreur sur la valeur absolue du rendement (biais systématique par exemple), est également une propriété du modèle à évaluer (Fig. 10.3). Cette capacité à bien classer les variétés par situation est traduite par le coefficient de corrélation entre les rangs (noté rk) des séries observées et prédites : une valeur de rk proche de 1 traduit deux classements identiques, rk devient nul pour deux classements totalement indépendants et tend vers -1 pour des classements inversés. Ainsi, le classement moyen des variétés au sein de chaque situation est de 0.51 (0.1). Cette information quantitative est assez difficile à traduire concrètement : nous savons que le modèle se situe exactement entre un classement parfait et le hasard le plus total, mais également qu'il n'existe que peu de situations (3) où le classement est très mal prédit ($rk < 0.4$). Cette dernière remarque permet d'avancer que, sur ce jeu de données, la capacité de classement n'est pas dépendante de la capacité de prédiction du modèle (Test de significativité du coefficient de corrélation de Pearson, $r = -0.11$; $P = 0.59$).

10.2 Représentation des effets environnementaux et variétaux moyens

La capacité de prédiction du modèle est très variable selon les situations simulées (Fig. 10.4) : la majorité des situations sont simulées avec une erreur comparable à celle précédemment estimée sur des sites mieux connus ($RMSEP < 6$ q/ha). En revanche les autres situations (34%) sont sujettes à des erreurs allant jusqu'à 13 q/ha.

Différents facteurs, en plus de l'incertitude sur les données d'entrée expliquent ces écarts : soit des effets variétaux (liés au paramétrage variétal), soit des effets environnementaux mal ou non pris en compte dans le modèle, soit l'interaction entre ces deux facteurs. Nous chercherons à ce stade de l'analyse à estimer la capacité du modèle à rendre compte des facteurs environnement et variété en utilisant des données moyennées selon ces deux facteurs.

10.2.1 Effet environnemental

La date de floraison moyenne d'une situation est relativement bien prédite hormis pour 3 situations se détachant particulièrement (Fig. 10.5, gauche) : l'erreur de prédiction est de 6.8 jours sans tenir compte de ces situations (contre 9.6 jours sur l'ensemble de ces données). Cette erreur, indiquant un retard de la floraison dans le modèle, est comparable à l'erreur évaluée avec des données d'entrées mieux caractérisées (Cf. section 5.1.1). Au contraire, on constate que les trois situations mal prédites (SAV, 2000 ; MON, 2000 ; PLR, 2000) présentent toutes une anticipation de floraison de plus de 15 jours. Nous pouvons également remarquer que la floraison sur l'essai de Puy-Laroque est prédite avec une erreur de 1.7 jours en 2001 contre 14.7 jours en 2000. Toutes ces observations permettent de mettre en cause l'adéquation entre les données météorologiques disponibles pour la

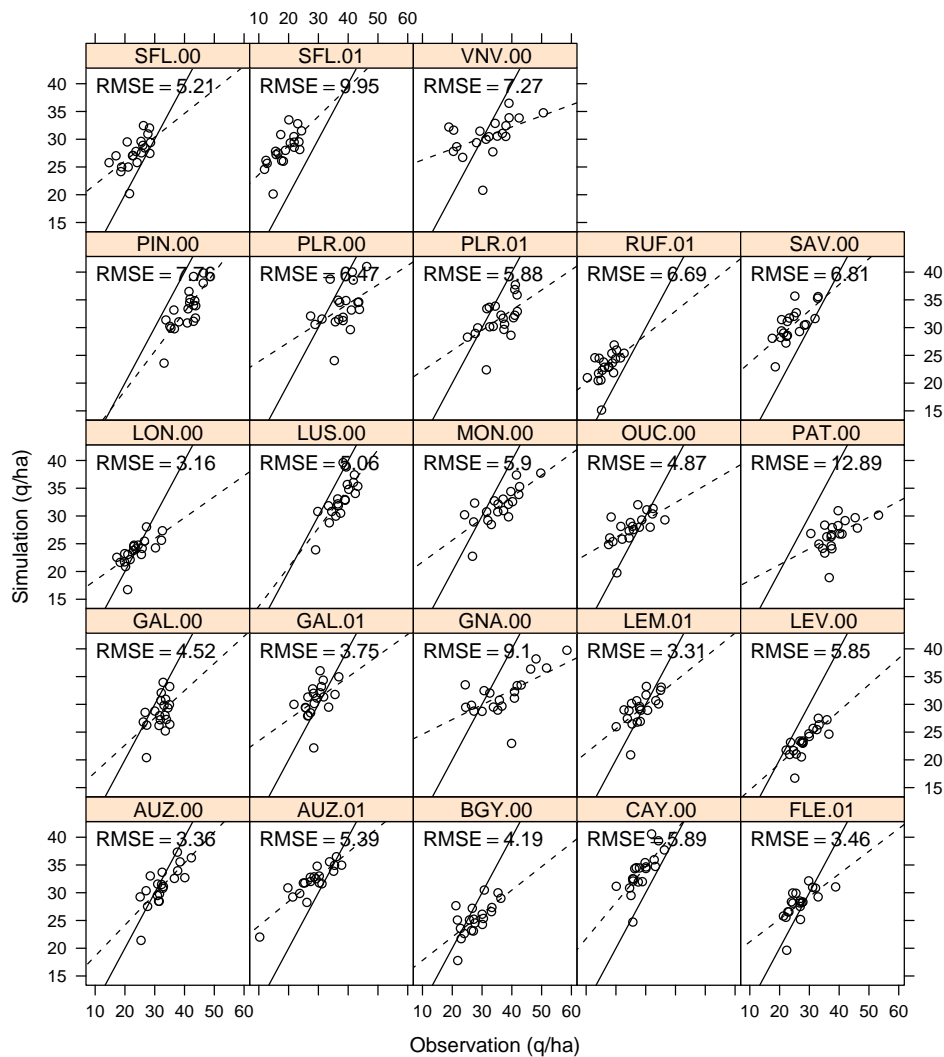


FIGURE 10.3: Rendement simulé en fonction du rendement observé pour 20 génotypes présents sur 23 situations (site x année) d'un réseau d'essais. La ligne pleine indique la première bissectrice, celle en pointillé est la droite de régression.

simulation et la réalité du terrain. Cette inadéquation peut résulter d'une localisation particulière du site expérimental, sujette à un écart de température important avec la station météorologique, ou bien d'un éventuel re-semis qui n'aurait pas été mentionné.

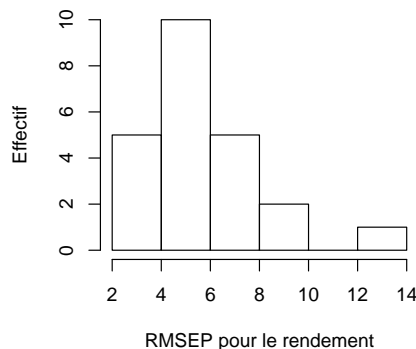


FIGURE 10.4: Distribution de l'erreur quadratique moyenne de prédiction du rendement (GPS, q/ha) sur l'ensemble des 23 situations simulées.

Le rendement moyen par situation est globalement prédit sans biais (-0.6 q/ha) et avec une erreur quadratique assez élevée (5 q/ha) compte tenu du fait que le facteur variétal n'intervient plus (Fig. 10.5, centre). L'erreur quadratique du modèle est supérieure à la différence significative minimale (LSD) pour discriminer les essais (4.1 q/ha). Il est donc délicat de discriminer des sites présentant une productivité proche sur ce jeu de données. Nous pouvons surtout noter une gamme de valeurs prédites deux fois plus faible (10.6 q) que celle observée (23.5 q/ha) : les sites présentant le plus fort potentiel étant sous estimés, la moyenne observée des sites sous-estimés de plus de 5 q/ha étant de 36 q/ha. Sans surprise, la partition de l'erreur quadratique selon les notes attribuées aux données d'entrée indique un triplement entre les situations notées « A » et celles notées « C ».

La prédiction de la teneur en huile moyenne par situation est très surestimée et indique que la prise en compte de l'effet environnemental pour cette variable est assez faible sur ce jeu de données (Fig. 10.5, droite). Les hypothèses pour expliquer ces écarts à ce stade ne diffèrent pas de celles mise en avant précédemment : le modèle prend en compte l'effet direct de l'azote (compétition protéine vs huile) et de la lumière sur l'accumulation d'huile. En revanche, l'eau agit dans le modèle de manière indirecte, en diminuant les surfaces interceptrices. Il semble peu vraisemblable d'imaginer d'autres facteurs environnementaux affectant la teneur en huile sur le réseau d'essai hormis les facteurs biotiques qui étaient moins contrôlés.

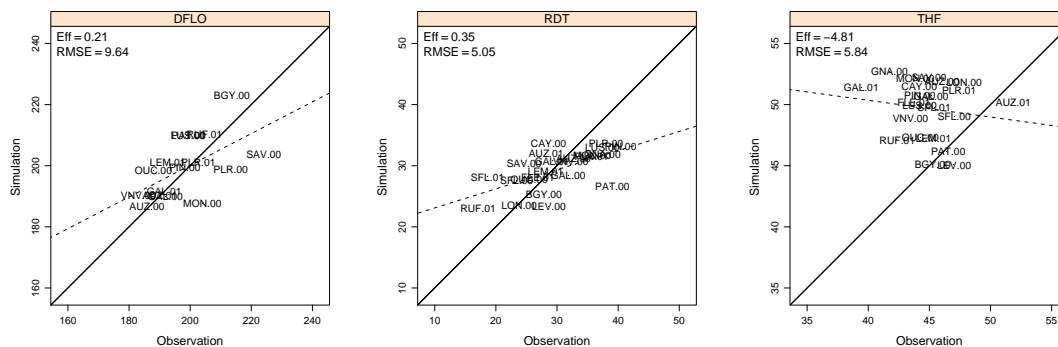


FIGURE 10.5: Evaluation de la prise en compte de l'effet « environnement » sur le réseau d'essai. Les valeurs des variables date de floraison (gauche), rendement (milieu) et teneur en huile (droite) ont été moyennées par situation avant d'estimer l'écart entre données observées et simulées.

10.2.2 Effet variétal

La qualité de prédiction pour le seul effet variétal est très dépendante du paramétrage génotypique du modèle. Le travail d'évaluation effectué dans cette partie revient donc à éprouver la manière dont les génotypes sont représentés dans le modèle. Au contraire de l'effet environnement, l'effet variétal est plutôt bien représenté par le modèle (Fig. 10.6). La phénologie des 20 génotypes est correctement simulée (erreur de 1 jour) : les dates de floraison observées et simulées sont très corrélées ($r=0.97$, $P < 0.001$) et les variétés sont correctement discriminées.

De même, la performance moyenne des variétés tous environnements confondus est estimée de manière très satisfaisante : la gamme de rendement observée (15 q/ha) est très proche de la gamme simulée (14 q/ha). L'erreur de prédiction pour cette variable tombe à 2.6 q/ha : cet écart est inférieur à l'écart significatif minimal observé entre deux variétés (4.2 q/ha), ce qui indique que le modèle est capable, une fois l'effet de l'environnement écarté, de discriminer deux variétés de même génération de sélection. Le biais est très faible (- 0.6 q/ha) mais nous pouvons tout de même discerner une tendance du modèle à sous estimer la performance des variétés les plus productives. Enfin, le classement moyen observé est bien estimé par le modèle (0.78, $P < 0.001$), 65% des valeurs prédites sont dans l'intervalle de confiance observé et les extrêmes sont bien discriminés. En revanche, il subsiste quelques inversions mais elles ne concernent que des variétés dont la performance observée était très proche (au sein du groupe de tête ou « médian »). La surestimation des variétés les moins productives, les plus anciennes, pourrait être causée par une sensibilité accrue aux maladies (phomopsis, mildiou, verticilium) entraînant des pertes de rendement que le modèle ignore par construction (pas de prise en compte des

facteurs biotiques).

Du point de vue de sa teneur en huile, la qualité d'une variété est mal prédite par le modèle (Fig. 10.6, droite) : l'erreur de prédiction est de 5.2% et la majorité des variétés présentent une teneur en huile surestimée par le modèle. Les variétés « Mélody » et « Héliasol » davantage présentes dans le jeu de données utilisé pour le paramétrage du modèle sont bien plus proches de leur potentiel moyen observé. Dans ce domaine, il apparaît donc que le paramétrage génotypique initial du modèle pour ces 20 variétés est insuffisant pour bien représenter les différences variétales révélées par le dispositif expérimental.

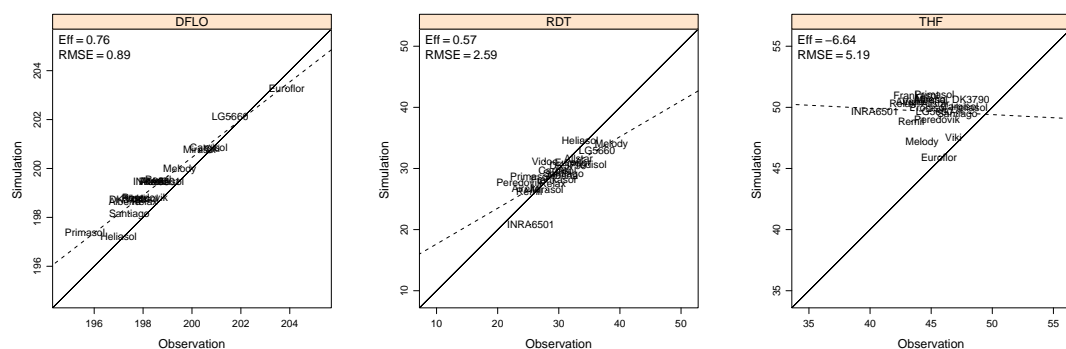


FIGURE 10.6: Evaluation de la prise en compte de l'effet variétal sur le réseau d'essai. Les valeurs des variables date de floraison (gauche), rendement (milieu) et teneur en huile (droite) ont été moyennées par situation avant d'estimer l'écart entre données observées et simulées.

10.3 Analyse de l'interaction $G \times E$ sur les réseaux d'essais observé et simulé

Après avoir analysé la capacité du modèle à rendre compte des effets environnementaux et génotypiques, nous chercherons maintenant à caractériser d'une part le réseau d'essais par rapport à l'interaction génotype x environnement qui a pu être observée et d'autre part chaque environnement pour sa participation à l'interaction. Enfin, nous évaluerons le niveau de stabilité des différents génotypes sur le réseau d'essais considéré. Ces analyses seront menées en parallèle sur les valeurs de rendement issues des expérimentations et sur celles issues des simulations.

10.3.1 Décomposition de l'interaction $G \times E$

Un modèle d'analyse de variance à deux facteurs (G , E) avec interaction a permis de caractériser la contribution de l'interaction $G \times E$ à la variabilité du rendement (phénotype) sur le réseau. Cette analyse de variance indique que tous les effets (G , E , $G \times E$) sont significatifs au seuil de probabilité 0.001. L'interaction $G \times E$ est hautement significative ce qui signifie que les moyennes génotypiques ne peuvent a priori être à elles seules représentatives des niveaux de performances des génotypes sur le réseau d'essai observé (Tab. 10.2).

Df	SC	CM	F	Pr(>F)	
E	24	74022	3084	293,7	***
G	19	29381	1546	147,3	***
GxE	456	15576	34	3,25	***
Residus	1420	14910	11		

TABLE 10.2: Analyse de variance à deux facteurs pour le rendement sur le réseau d'essai expérimental. Effets environnement (E , situations), génotype (G , variétés) et interaction entre ces deux facteurs ($G \times E$). Avec : Df, degré de liberté ; SC, Somme des Carrés des écarts ; CM, Carrés Moyens et test de Fisher.

Le calcul des écarts moyens [Denis and Vincourt \(1982\)](#) indique que l'effet environnement est largement prédominant (7.1 q entre lieux) suivi de l'effet variétal (4.5 q entre variété) puis de l'interaction $G \times E$ (2.7 q). Bien que l'effet $G \times E$ ne soit pas à négliger (10% de la moyenne générale - site et année), ce réseau d'essais sur présente un niveau d'interaction relativement faible (2.2% de l'effet principal du génotype) en comparaison des valeurs observées dans la littérature pour le tournesol : de 11 à 39% de l'effet principal du génotype [de la Vega et al. \(2000\)](#); [Foucteau et al. \(2001\)](#).

Le réseau simulé, de fait, ne comporte pas de répétitions des valeurs de rendement pour une variété au sein d'une situation : les degrés de liberté restants pour l'analyse de variance sont donc réduits. La comparaison des deux réseaux du point de vue de l'analyse de la variance s'effectuera sur un réseau observé identique à celui simulé, c'est-à-dire sans les deux situations non simulées et sans répétitions expérimentales (Tab. 10.3).

Il apparaît en premier lieu que le modèle de culture décrit moins bien la variabilité du rendement que l'expérimentation : la somme des carrés totale sur le réseau simulé ne représente que 30% de celle observée. La hiérarchie des facteurs affectant les deux réseaux est identique, mais les effets environnementaux et génotypiques sont très proches sur le réseau simulé alors que l'on distingue un effet majeur de l'environnement dans la réalité.

L'effet G est le mieux pris en compte dans le modèle : la variance simulée représente environ 60% de celle observée. Enfin, la part des interactions $G \times E$, déjà faible dans la réalité sur ce réseau (2.4% de l'effet G) apparaît 10 fois plus faible sur le réseau

simulé. Cette approche statistique, en quantifiant la part des différents effets, confirme les tendances déjà diagnostiquées lors de l'analyse graphique des sorties du modèle.

	Df	SC	CM	F	Pr(>F)	
Observation	E	22	17988	818	86,4	***
	G	19	7269	382	40,4	***
	GxE	418	3957	9,5		
Simulation	E	22	4796	218	342	***
	G	19	4130	217	341	***
	GxE	418	267	0,6		

TABLE 10.3: Table d'analyse de variance des réseaux d'essais observé et simulé. Les réseaux ont été comparés sur la base du même nombre de situations et les répétitions expérimentales ont été supprimées (moyennées) afin d'être cohérent avec le réseau simulé.

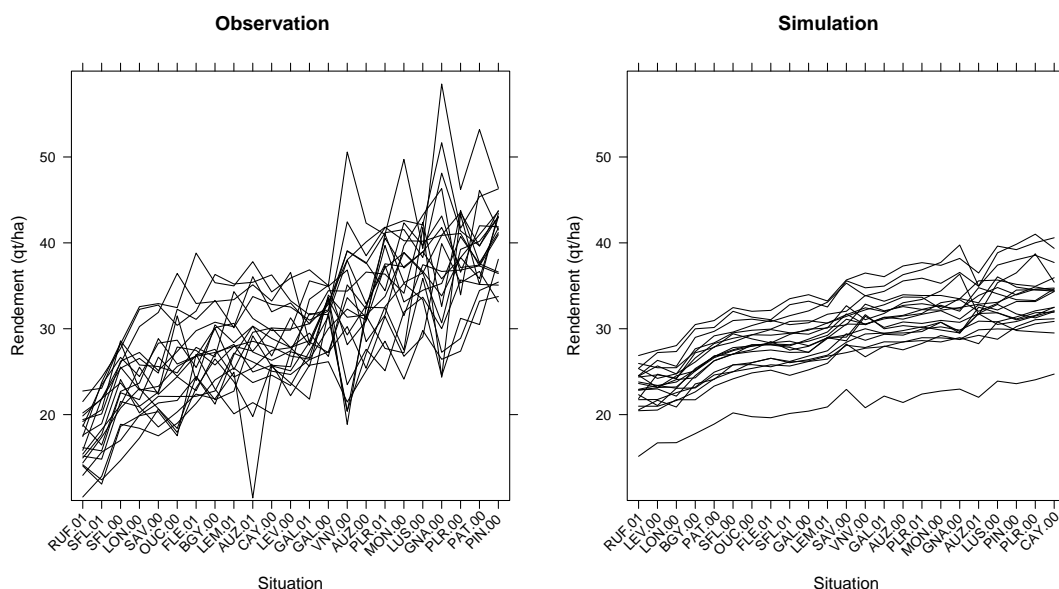


FIGURE 10.7: Représentation graphique de la variation de performance des 20 variétés selon les situations. Les situations sont triées selon leur rendement moyen pour chaque réseau ; observé à gauche, simulé à droite.

Le fonctionnement de la culture, tel qu'il est décrit dans le modèle, ne rend pas compte des effets des maladies cryptogamiques sur le rendement. Ces facteurs biotiques sont responsables de pertes massives de rendement allant jusqu'à 15 q/ha pour le phomopsis

Debaeke and Estragnat (2003). Pour les milieux sur lesquels ces facteurs limitants ont été observés, la qualité de prédiction du modèle sera a priori plus faible. Les variétés récentes expriment pleinement leur niveau de productivité dans les conditions pédoclimatiques de forts potentiels mais ces situations présentent également des risques d'attaques parasitaires importants Debaeke and Estragnat (2003) pour le phomopsis). (Vear et al., 2003) indiquent que 7 essais « rendement » ont été touchés par des attaques parasitaires non négligeables, ce qui a permis par ailleurs de montrer que 25% de l'augmentation globale du rendement en sélection pouvait être expliqué par une augmentation de la résistance à Sclerotinia ou au phomopsis.

Cette constatation, ainsi que la représentation proposée par la figure 10.7 permet de faire l'hypothèse que les situations les plus productives présentent des interactions $G \times E$ importantes et seraient donc une source d'erreur « normale » pour le modèle. Identifier les sources d'interactions $G \times E$ au niveau environnemental (situation) ou variétal permettrait donc d'éprouver cette hypothèse.

10.3.2 Part des modalités des facteurs environnementaux et variétaux dans l'interaction $G \times E$

La part de chaque situation dans l'interaction $G \times E$ a été estimée par le biais de l'écovalence environnementale Wricke (1962), calculée comme suit :

$$W_g^2 = \sum_{e=1}^E (Y_{ge} - Y_{e.} - Y_{g.} + Y_{..})^2 \quad (10.1)$$

Où Y_{ge} représente la performance du génotype g dans la situation e ; $Y_{e.}$ la performance moyenne de la situation e ; $Y_{g.}$ la performance moyenne du génotype g et $Y_{..}$ la performance moyenne de l'ensemble des génotypes sur l'ensemble des situations.

Plus la valeur d'écovalence d'une situation est élevée, plus cette situation participe à l'interaction. Sur le réseau expérimental, les sites contribuant le plus à l'interaction sont également parmi les sites les plus productifs (Fig. 10.8) et les 8 premiers sont situés dans le Sud-Ouest de la France. Cette région présente un risque d'attaque parasitaire importante (à Auzeville, attaques de phomopsis et de milidiou en 2000 et 2001, sources : Phytoma) probablement favorisée par les conduites de ces sites : une partie de l'interaction $G \times E$ non prise en compte par le modèle provient donc de contraintes biotiques. Sur le réseau in silico, les écovalences calculées sont faibles : ces valeurs résultent directement d'un faible effet des interactions $G \times E$ sur la moyenne. L'analyse de la corrélation entre les valeurs d'écovalences observée et simulée ($r = 0.27$, $P > 0.1$) permettent d'avancer que les causes environnementales des interactions $G \times E$ sont différentes de la réalité sur le réseau simulé : l'absence d'irrigation semble être l'élément principal explicatif des interactions $G \times E$ exprimées par le modèle.

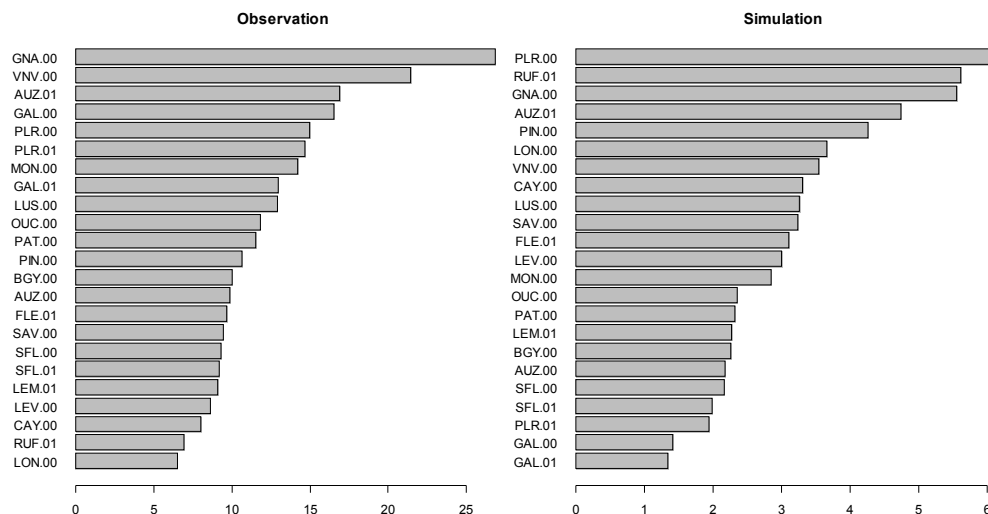


FIGURE 10.8: Ecovalences environnementales calculées pour les 23 situations et ordonnées par ordre d'importance sur les deux réseaux.

10.3.3 Niveau de stabilité des différents génotypes expérimentés

Différents facteurs environnementaux affectent a priori le rendement dans le réseau d'essai : l'eau et l'azote principalement, mais également les maladies. Les caractéristiques des génotypes, qu'il s'agisse de leur précocité, leur dynamique de surface foliaire, leur sensibilité à la contrainte hydrique mais également leur niveaux de résistance aux différents pathogènes font que les facteurs environnementaux ne vont pas les affecter de la même manière.

Nous avons donc estimé les niveaux de stabilité des différents génotypes par mesure de la variance environnementale, sur l'ensemble des environnements du réseau d'essai. La variance environnementale (S^2) de chaque génotype est estimée comme suit (Becker, 1981 ; Piepho, 1998 ; Barbotin, 2004) :

$$S^2 = \sum_{e=1}^E (Y_{ge} - Y_{g.})^2 / (E - 1) \quad (10.2)$$

où Y_{ge} représente la performance du génotype g dans l'environnement e ; $Y_{g.}$ la performance moyenne du génotype g sur l'ensemble des environnements et E le nombre d'environnements considérés.

Couplée à la valeur de la moyenne du génotype tous environnements confondus (Fig. 10.9), cette analyse permet d'identifier des génotypes assez performants et stables (Prodisol, Allstar), des génotypes performants mais instables (Mélody, LG5660, Héliasol) et

des géotypes peu performants mais instables (Vidoc, INRA6501). Nous pouvons également remarquer que l'instabilité est significativement corrélée ($r = 0.46$, $P < 0.05$) à la performance moyenne du géotype, ce qui tend à écarter les choix de variétés « passe-partout » du point de vue environnemental.

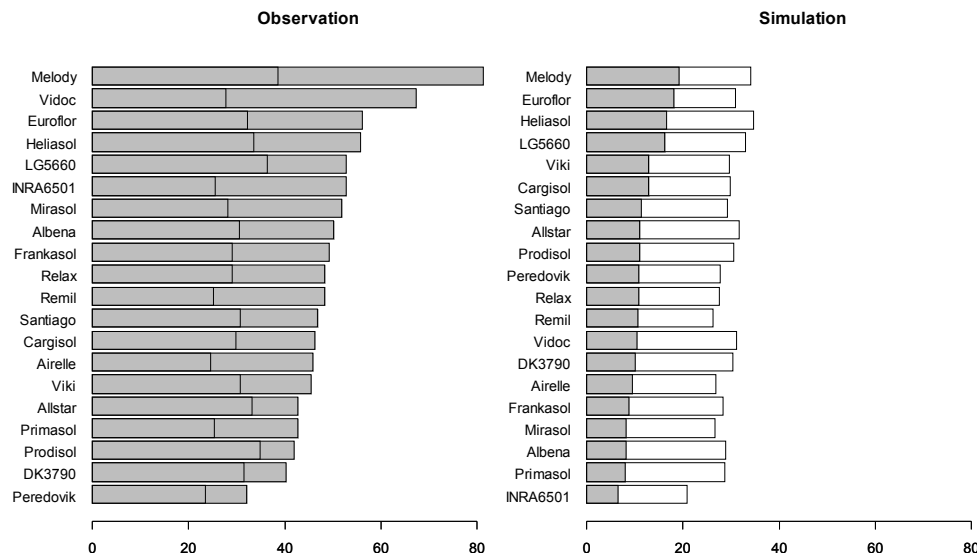


FIGURE 10.9: Variances environnementales et performance moyenne pour les 20 géotypes présents sur le réseau d'essai ordonnées par ordre d'importance. Les barres grises représentent la valeur de la variance environnementale et les barres transparentes représentent la valeur de la performance moyenne du géotype tous environnements confondus (Y_g).

Ce même type d'analyse peut être étendu aux données issues du réseau simulé. Globalement, les variances simulées sont 4 fois plus faibles que celles observées mais le classement des variétés selon leur stabilité est comparable ($r=0.51$, $P < 0.05$). De la même manière que sur le réseau expérimental, la performance moyenne et l'instabilité d'un géotype sont liées, mais plus fortement sur le réseau simulé ($r=0.75$, $P < 0.001$) que sur le réseau expérimental. Le modèle tend donc à générer davantage d'interactions $G \times E$ avec le niveau de performance du géotype. Malgré des niveaux de variance expliqués par le modèle inférieurs à ceux observés, celui-ci permet d'identifier des comportements génotypiques similaires. Les géotypes performants mais instables identifiés sur le réseau simulé sont identiques à ceux précédemment mis en évidence sur le réseau expérimental (Mélody, Euroflor, Héliasol). Leur instabilité résulte probablement en premier lieu

de facteurs environnementaux qui sont pris en compte dans le modèle. L'identification des autres comportements est cependant moins évidente sur les données simulées car la gamme de variation des variances environnementales simulées est faible.

La conséquence de l'absence de prise en compte de facteurs biotiques dans le modèle de culture peut également être identifiée dans cette analyse. Il a été montré que le génotype « Vidoc » est très sensible aux maladies notamment au phomopsis (Vear et al., 2003), ce qui se traduit par une instabilité importante de ses performances dans le réseau expérimental. Sur le réseau simulé, « Vidoc » apparaît comme un génotype assez performant et relativement stable, car ces interactions ne sont plus en jeu dans ce cas de figure.

11 Synthèse du chapitre

Au regard de la version initiale, l'évaluation du modèle actuel (vs 2.500) montre une nette amélioration de la prédiction de la surface foliaire et du rendement de la culture. L'erreur de prédiction pour le rendement se situe vers 7 q/ha, ce qui permet de discriminer des variétés de différentes générations de sélection, mais reste trop élevé pour apprécier quantitativement la différence entre deux variétés de performance proches dans un environnement peu caractérisé où peuvent s'exercer des facteurs non pris en compte dans le modèle. La qualité de prédiction du modèle apparaît en effet très dépendante de l'information disponible sur les sites simulés, que ce soit au niveau des données d'entrée nécessaires pour représenter le milieu ou la conduite ou bien dans un but de diagnostic pour comprendre les écarts de simulation.

Sur le premier jeu de données, l'amélioration identifiée sur la prédiction de l'indice foliaire ne donne pas lieu à une amélioration de la même importance sur le rendement, les processus intervenant après la floraison (photosynthèse, allocation de la biomasse) apparaissant comme limitants des performances attendues. La prévision de la teneur en huile est liée au paramétrage initial du modèle, qui semble plus efficace lors de cycle culturaux assez tardifs (semis après le 15 avril). D'autre part, ce même jeu de données a permis de révéler un biais dans la simulation de la phase semis-levée à basse température, lors de semis précoces.

Les données issues du réseau d'essai multilocal permettent d'établir que le modèle est capable de rendre compte significativement de l'effet variétal, de l'effet environnemental et de leurs interactions avec une efficacité variable. La prise en compte des différences variétales apparaît comme un point fort du modèle : le classement moyen variétal sur le réseau simulé est très proche du classement réel. En revanche, la variabilité environnementale semble moins bien prise en compte, que ce soit à cause de facteurs non pris en compte (pathogènes) ou de doutes sur la qualité des données d'entrée. Enfin, malgré des niveaux d'interaction G x E simulés bien plus faibles que la réalité, le modèle constitue un outil permettant d'identifier des sites ou des génotypes propices aux interactions G x E et de révéler ainsi un écart potentiel avec la performance commerciale attendue du génotype. Cette capacité reste exploitable même si la décomposition de l'interaction G x E sur les deux réseaux montre que les bases de cette interaction sont différentes : principalement liées aux pathogènes dans la réalité, les interactions G x E ne peuvent résulter que des informations génotypiques et environnementales présentes dans le modèle.

Ces prévisions dépendent de paramètres et variables d'entrée, relativement nombreux qui n'ont pas tous la même influence sur les variables de sortie (Wallach et al., 2001). Avant d'envisager l'utilisation de ce modèle pour répondre à des questions d'ordre agro-

nomique, il est nécessaire de quantifier la sensibilité du modèle aux données d'entrées pour être en mesure de déterminer le soin à apporter à la collecte ou à l'estimation de ces informations. D'autre part, cette analyse de la sensibilité du modèle est également pertinente en vue d'étendre le paramétrage génotypique afin d'intégrer la représentation de nouvelles variétés dans le modèle.

Quatrième partie

Sensibilité, paramétrage et utilisation du modèle

12 Paramétrage du modèle de culture

Dans le modèle, une variété est décrite par plusieurs invariants (paramètres), indépendants de l'environnement physique et biotique, destinés à mimer de manière intégrative le fonctionnement des gènes : ces paramètres permettent de représenter le phénotype d'une variété en réponse à l'environnement (Colson et al., 1995; Boote et al., 2003). Il s'agit des paramètres génotypiques des fonctions mathématiques du modèle. La valeur de ces paramètres est, dans notre approche, basée sur l'analyse de la croissance des génotypes : elle résulte de mesures expérimentales réalisées sur ces derniers et regroupées dans un protocole de phénotypage.

L'utilisation réussie de modèles de culture dans le développement, comme outils de réflexion ou de décision, nécessite que les paramètres génotypiques soient disponibles dès que les nouvelles variétés sont commercialisées (Mavromatis et al., 2001). Deux types de contraintes apparaissent alors :

1. le nombre de génotypes et le temps alloué au phénotypage font que tous les paramètres présentant une variabilité phénotypique ne peuvent être estimés facilement par mesure ;
2. le fait de mesurer un phénotype, par essence variable avec l'environnement, et de l'utiliser comme une information génotypique impose d'estimer la stabilité environnementale du paramétrage génotypique effectué.

Nous présenterons donc dans un premier temps quels sont les paramètres génotypiques constitutifs du modèle de culture et comment les acquérir, puis leur pertinence sera abordée à travers une analyse de sensibilité du modèle pour répondre à la contrainte sur le nombre de paramètres à phénotyper et nous conclurons cette partie sur l'analyse de la stabilité des paramètres génotypiques.

12.1 Synthèse du paramétrage génotypique

Le modèle compte 12 paramètres génotypiques utilisés pour traduire les caractéristiques d'une variété en un nombre limité de valeurs mathématiques. Il est possible d'ordonner ces paramètres selon la section du modèle dans laquelle ils interviennent. On distingue ainsi 4 types de paramètres : (i) les paramètres liés à la phénologie, (ii) à l'architecture (foliaire), (iii) aux réponses à l'environnement biophysique et (iv) à l'accumulation de biomasse et d'huile dans les akènes. La phénologie d'une variété de tournesol est décrite par le cumul de températures efficaces entre la levée (A2) et 4 stades-clés : bouton étoile (E1), début floraison (F1), fin floraison / début remplissage

(M0) et maturité physiologique (M3). L'architecture aérienne d'un génotype est décrite par 4 paramètres mesurés dans un couvert sans contrainte hydrique ou azotée et à une densité comprise entre 6 et 7 plantes / m^2 . La répartition spatiale de la surface foliaire interceptrice du rayonnement est décrite par le nombre de limbes sur la plante (limbes), la surface (surface) et la position sur la tige (position) du limbe le plus grand. L'efficacité de cette surface pour l'interception est représentée par le coefficient d'extinction de la lumière (extinction) estimé entre les stades E1 et F1. Les différences de sensibilité des génotypes au déficit hydrique sont modélisées par deux paramètres décrivant la courbe de réponse de processus biologiques (transpiration ou expansion) à une intensification de la contrainte (Cf. section 5.3.2). Enfin, l'allocation de la biomasse de la plante vers les graines est traduite par l'indice de récolte potentiel de la variété (allocation) et la composante variétale de la teneur en huile est décrite par la proportion d'amande dans les akènes (amande/akène). Ces paramètres, leur signification ainsi que leur gamme de variation sont repris dans le tableau 12.1.

nom	description	min	max	unité
étoile	Somme de température (base 4.8) au stade bouton étoile depuis la levée	470	610	°C.J
floraison	Somme de température (base 4.8) à la floraison	880	970	°C.J
fin floraison	Somme de température (base 4.8) au début de la maturité	1120	1210	°C.J
maturité	Somme de température (base 4.8) à la maturité physiologique	1750	2160	°C.J
limbes	Nombre de feuille potentiel	22,2	32,0	feuilles
position	Rang (depuis le sol) de la plus grande feuille du profil foliaire à la floraison	14,4	19,1	feuilles
surface	Surface de la plus grande feuille du profil foliaire à la floraison	380	670	cm2
extinction	Coefficient d'extinction du rayonnement lors de la phase végétative (E1-F1)	0,78	0,96	SD
expansion	Seuil de réponse de l'expansion foliaire à une contrainte hydrique	-6,80	-2,30	SD
transpiration	Seuil de réponse de la conductance stomatique à une contrainte hydrique	-9,30	-5,10	SD
indice récolte	Indice de récolte potentiel	0,25	0,42	SD
amande/akène	Proportion d'amande dans l'akène en conditions potentielles	0,73	0,80	SD

TABLE 12.1: Présentation du paramétrage génotypique retenu dans le modèle de culture. Les valeurs minimum et maximum observées pour chacun des paramètres sont indiquées. Pour les paramètres de réponse, une valeur de paramètre plus élevée traduit une réponse visible pour de faibles contraintes hydriques.

Les valeurs actuelles des paramètres du modèle ont été déterminées à partir de différentes expérimentations en champ et en serre. Les matériels et méthodes impliqués dans le paramétrage de 20 génotypes ont été abordés dans le chapitre relatif au développement du modèle. Il s'agit maintenant de généraliser l'approche (méthodes et données mobilisables) pour étendre le paramétrage génotypique au-delà des matériels déjà bien caractérisés. Pour chaque paramètre génotypique, on rappelle dans le tableau 12.2 la méthode de mesure et le type de dispositif retenus pour leur détermination.

Ce tableau permet d'assigner une méthode de mesure à chaque paramètre. Ces mesures peuvent être réalisées à partir de mesures provenant de deux types d'expérimentations : (i) d'essais d'inscription variétaux VAT (essais var.) ou d'expérimentation en milieu

contrôlé (serre). Le niveau d'adéquation du type d'expérimentation avec la méthode de mesure est résumé par trois gradations : (i) adapté, traduit des mesures déjà réalisées ou réalisables (ii) utilisable, traduit le fait que le type d'essai pourrait convenir « si l'on s'en donnait les moyens » (parcelles ou observations supplémentaire) ou bien qu'il est possible d'estimer indirectement la valeur du paramètre (maturité, extinction) et (iii) inadapté, traduit le fait qu'un paramètre estimé dans ces conditions aurait peu de chance de représenter la réalité biologique.

nom	méthode de mesure	essai var.	serre
étoile	notation phénologique	utilisable	non adapté
floraison	notation phénologique	adapté	non adapté
fin floraison	notation phénologique	utilisable	non adapté
maturité	notation phénologique	adapté	non adapté
limbes	comptage	utilisable	utilisable
position	surface et comptage	utilisable	utilisable
surface	surface	utilisable	utilisable
extinction	regression non linéaire	utilisable	non adapté
expansion	regression non linéaire	non adapté	adapté
transpiration	regression non linéaire	non adapté	adapté
indice récolte	récolte et pesée	utilisable	non adapté
amande/akène	récolte et decortilage	adapté	utilisable

TABLE 12.2: Présentation résumée de la méthode de phénotypage pour la détermination des paramètres génotypiques du modèle.

La valeur des paramètres génotypiques peut être accessible depuis différentes sources de données. En premier lieu, des expérimentations en champ permettent la mesure adéquate de la plupart des paramètres du modèle (hormis la sensibilité de la plante au déficit hydrique). Ces expérimentations devraient être idéalement réalisées en l'absence de contraintes hydriques, azotées et parasitaires, et pour une structure de peuplement composée d'une densité de 6 à 7 plantes/m² et d'un écartement entre rangs de 0.5 à 0.6 m.

L'acquisition des deux paramètres de réponse (expansion et transpiration) suppose un contrôle fin de l'offre en eau du sol, difficilement réalisable au champ pour chaque variété. Une expérimentation en serre comparant divers génotypes peut aussi être mobilisée pour accéder à d'autres paramètres : l'architecture aérienne (Casadebaig, 2004) et l'indice de récolte (Poire, 2005) ne semblent pas fortement affectées par cet environnement particulier. Ceci suppose néanmoins un contrôle parfait de l'environnement thermique et lumineux, une gestion précise de l'alimentation hydro-minérale et une protection phytosanitaire accrue. Dans ce type d'essais, les plantes sont organisées de manière à représenter un pseudo-peuplement (soit environ 6 pots/m²).

D'autre part, les essais de valeur agronomique et technologique (VAT), pratiqués pour l'inscription officielle des variétés pendant 2 années, constituent une source d'information à ne pas négliger pour étendre le paramétrage génotypique du modèle. Actuellement, ces

essais sont réalisés chaque année sur un grand nombre de sites en France. Complétés par les essais de post-inscription du Cetiom (1 année), ils constituent la seule source d'information comparative sur les critères de performance et de qualité de l'offre variétale à venir. Ces essais VAT pour le tournesol enregistrent le rendement en grain, la précocité de la variété (début floraison et teneur en eau à la récolte), la hauteur et la résistance aux principales maladies (sclerotinia du collet, bouton floral et capitule); phomopsis) (C.T.P.S., 2005). Bien que le type de mesures réalisées actuellement dans ces essais ne permet pas d'accéder directement aux paramètres génotypiques, ces informations peuvent être mobilisées pour estimer indirectement des paramètres génotypiques : c'est le cas pour certains paramètres de phénologie (floraison, maturité) et les paramètres d'allocation / qualité de la graine. Une méthodologie précise resterait à déterminer dans le cas de l'utilisation de ces informations, par exemple la précocité à la récolte d'un génotype (maturité) est actuellement déterminée à l'aide de notations phénologiques (couleur du dos capitule et des bractées) mais il existe des relations exploitables entre la teneur en eau à la récolte et la durée levée - maturité utilisée dans le modèle (Merrien, 1992; Rondanini et al., 2007).

Bien que ces paramètres soient tous mesurables expérimentalement, la charge de travail à fournir est variable. Les procédures varient de la notation phénologique à la mesure de variables physiologiques en continu durant une quinzaine de jours. Il est ainsi possible de classer les méthodes de mesure selon leur simplicité de réalisation. Environ la moitié des paramètres actuels peuvent être acquis directement par observation : c'est le cas des notations phénologiques et du nombre de limbes total du génotype. D'autres paramètres (surface, position) nécessitent l'utilisation de relations simples basées sur une mesure pour accéder à leur valeur (estimer une surface à partir de la longueur et de la largeur du limbe). L'acquisition des paramètres d'allocation et de qualité de la graine nécessite un travail expérimental plus lourd. Pour l'indice de récolte, il s'agit de séparer la biomasse reproductive de la biomasse végétative à la récolte et d'en calculer le rapport après séchage d'un aliquote. La structure de la graine, base génétique de la teneur en huile dans le modèle, nécessite de décortiquer les akènes récoltés. On pourrait penser exploiter également la teneur en huile mesurée dans les essais VAT en déterminant une valeur maximale. Enfin, les derniers paramètres (extinction, expansion, transpiration) ne peuvent pour l'instant être approchés qu'en alliant un travail expérimental lourd et des méthodes de calcul précises (régressions non linéaires à l'aide de modèles fixés). Dans ce dernier cas, des méthodes alternatives de phénotypage peuvent être envisagées mais, si elles permettent un gain de temps et de travail expérimental, elles ne permettent pas d'estimer le paramètre avec la même précision que la méthode initiale. Ainsi, pour estimer le coefficient d'extinction du rayonnement (k) à partir d'une régression de l'efficacité d'interception avec l'indice foliaire (loi de Beer-Lambert), un suivi dynamique de ϵ_i et LAI entre les stades E1 et F1 s'impose. A partir des données d'une expérimentation préliminaire réalisée en serre (Poire-Lassus, 2005), il est possible de relier le coefficient k aux caractéristiques architecturales des variétés. Le coefficient k estimé avec

un modèle linéaire fonction des paramètres architecturaux variétaux facilement accessibles (position, surface, limbes) est ainsi significativement corrélé au coefficient mesuré par régression ($r=0.6$, $P < 0.05$). Cette corrélation est renforcée par l'ajout de deux paramètres architecturaux, la hauteur de la plante et sa surface foliaire maximale ($r=0.73$, $P < 0.001$).

$$k = -1.11E^{-2} \cdot pos. - 1.09E^{-2} \cdot nf - 1.12E^{-3} \cdot surf. - 0.11 \cdot haut. + 6.5E^{-5} \cdot sft + 1.58 \quad (12.1)$$

Le choix des méthodes de phénotypage, qui tend vers une simplification des protocoles afin de représenter le plus rapidement et le plus simplement possible de nouvelles variétés, devrait également se réfléchir vis-à-vis de l'impact des paramètres sur les sorties du modèle. Il serait en effet peu judicieux de simplifier une méthode et d'augmenter ainsi l'incertitude sur la valeur d'un paramètre ayant un rôle important dans le modèle.

12.2 Analyse de sensibilité

Notre objectif est ici de construire une image des mécanismes du modèle permettant d'une part de s'assurer de son fonctionnement cohérent, c'est-à-dire d'apprécier si les paramètres génotypiques utilisés dans le modèle reproduisent correctement les différences variétales (Boote et al., 2003). D'autre part, cette analyse permet de hiérarchiser le poids des données d'entrée du modèle (paramètres et données d'initialisation) en quantifiant la sensibilité des variables de sortie (indice foliaire, rendement, teneur en huile) à une variation des données d'entrées. Ce type d'analyse permet de répondre essentiellement aux questions du type (Saltelli, 2004) « si l'on peut diminuer l'incertitude sur l'un des facteurs entrant, lequel choisir pour minimiser la variance en sortie ? ». Traduit en termes opérationnels, ceci permet d'identifier précisément les paramètres du modèle pour lesquels il est nécessaire de faire porter les efforts d'estimation expérimentale. A l'inverse, il sera discuté la position des paramètres contribuant le moins à la variabilité simulée afin d'optimiser les efforts de phénotypage nécessaire à la représentation de nouvelles variétés. Enfin, l'utilisation de variables d'initialisation environnementales dans cette analyse permet de jauger l'importance d'une représentation cohérente de l'environnement simulé ou visé.

12.2.1 Matériel et méthode

La mise en oeuvre d'une analyse de sensibilité d'un modèle de culture à ses paramètres et données d'entrée nécessite de définir : (1) le choix des paramètres et données d'entrées dont on cherche à analyser l'influence, (2) les gammes de variation retenues pour ceux-ci, (3) le choix des environnements dans lesquels la sensibilité du modèle sera évaluée, car les résultats de l'analyse peuvent être contingents des caractéristiques pédoclimatiques et de la conduite hydrique et azotée, (4) les variables simulées dont on va analyser la variabilité

et (5) la méthode d'analyse utilisée pour traduire la courbe de réponse (donnée de sortie du modèle en fonction d'une variation de la donnée d'entrée) en indice quantitatif.

A la différence des étapes de développement du modèle de culture, il importe maintenant de caractériser le fonctionnement du modèle du point de vue de « l'utilisateur ». Ainsi, ce ne sont pas tous les paramètres intervenant dans le modèle qui seront analysés mais seulement ceux qui seront renseignés pour représenter de nouvelles variétés. Cette analyse présente donc l'impact des 12 paramètres génotypiques identifiés précédemment sur différentes variables de sorties du modèle. L'effet du milieu de culture, plus précisément du sol (eau, azote), est représenté par 4 données d'entrée : reliquats d'azote au semis (sur 120 cm), vitesse de minéralisation potentielle de l'azote, profondeur d'enracinement, texture du sol.

La gamme de variation utilisée pour déterminer l'impact de chacun des paramètres est maintenue identique à la variabilité phénotypique observée sur les 20 premières variétés paramétrées dans le modèle. Procéder ainsi n'est pas représentatif de la plasticité phénotypique totale existante dans l'espèce, mais la gamme observée sur ces 20 géotypes recouvre une trentaine d'années de sélection. Au niveau des données d'entrée, les gammes choisies peuvent déborder des environnements de culture usuels du tournesol : les valeurs choisies vont ainsi de 30 à 200 cm pour la profondeur d'enracinement (réserve utile de 40 à 260 mm), de 0.13 à 0.20 mm d'eau disponible/mm de sol pour la gamme d'eau utile liée à la texture (réserve utile de 200 à 300 mm sur 150 cm de profondeur), de 0.4 à 1.2 Kg de N/Ha/Jour Normalisé pour la vitesse de minéralisation potentielle (?) et de 0 à 100 Kg/Ha de reliquats azotés initiaux.

L'impact des paramètres d'entrée sur les sorties du modèle est variable selon les conditions environnementales dans lesquelles est évaluée la sensibilité. Par exemple, il est aisé d'imaginer qu'une variation de profondeur d'enracinement aura plus d'impact sur le rendement en condition sèche que sous une conduite irriguée ; ce n'est toutefois pas aussi immédiat pour tous les paramètres. Trois milieux (situations pédoclimatiques) formant un gradient de contrainte hydrique ont été retenus et dénommés de M1 à M3 (Cf. Tab. 12.3). Le climat commun est celui d'une année sèche (2006, Auzeville, 115 mm de précipitations sur le cycle), et les modalités diffèrent par la profondeur de sol et la conduite hydrique. Les trois milieux se différencient donc par la disponibilité en eau : que ce soit au niveau de l'irrigation (entre M1 et M2) ou au niveau de la réserve en eau du sol (entre M2 et M3). Ces situations correspondent à des rendements observés de l'ordre de 40-45 ; 30 et 15-20 q/ha (hors de tout facteur limitant parasitaire).

La sensibilité du modèle sera évaluée au travers de 3 variables de sorties : l'indice foliaire maximum, le rendement et la teneur en huile à la récolte. Utiliser une variable de sortie « intermédiaire » comme l'indice foliaire permet de mieux analyser le fonctionnement du modèle, en décelant des effets de paramètres qui seraient compensés ou intégrés et donc moins bien visible sur des variables de sorties plus élaborées.

Enfin, la méthode utilisée est de type « locale » ou « uniparamétrique » ([Saltelli](#)

Milieux	p (mm)	rg (MJ/m2)	tm (°C)	profondeur (mm)	irrigation (mm)
M1	115	23.01	20.3	1500	169
M2	115	23.01	20.3	1500	0
M3	115	23.01	20.3	500	0

TABLE 12.3: Environnements d'évaluation de la sensibilité des réponses du modèle. Les environnements sont basés sur un climat existant (Auzeville, 2006) dans lesquels la sensibilité du modèle à une variation de 12 paramètres et 4 données d'entrée a été évaluée. p, précipitations ; rg, rayonnement global ; tm, température moyenne ; profondeur maximale d'enracinement ; irrigation apportée (conditions de l'expérimentation décrite dans la partie I.3.2).

and Chan, 2000), elle vise à quantifier le degré d'influence de chaque paramètre étudié indépendamment sur la variance totale du modèle. Procéder ainsi entraîne de fait de négliger les interactions entre les autres paramètres testés sur la variance observée dans la variable de sortie, qui sont prises en compte dans les méthodes globales d'analyse de sensibilité (Saltelli et al., 1999). Le choix de la méthode locale tient principalement à des raisons informatiques : prendre en compte les interactions entre un nombre élevé de paramètres génère de nombreuses combinaisons de simulations, et cette capacité de multi-simulations n'est pas accessible dans la forme logicielle actuelle du modèle. Dans notre analyse, chaque facteur d'entrée varie indépendamment des autres dans une gamme de 20 points issus d'une distribution uniforme bornée par les observations 'minimum' et 'maximum' réalisées sur ce facteur. La distribution en entrée étant uniforme, il n'y a donc pas de valeur de paramètre plus probable qu'une autre en entrée, il semble donc cohérent de calculer un indice de sensibilité résumant la variation de la sortie sur toute la gamme d'entrée. L'indice de sensibilité est donc ici calculé comme le coefficient de variation de la variable de sortie sur la gamme de variation totale de l'entrée : c'est le rapport de l'écart-type sur la moyenne de la variable considérée. En revanche, cet indice de sensibilité ne permet pas de présager du sens de variation de la variable de sortie.

12.2.2 Résultats : facteurs influençant le LAI, le rendement et la teneur en huile

La figure 12.1 présente les courbes de réponses du rendement à la variation des 16 facteurs d'entrée. Nous pouvons observer que la majorité des réponses sont approximativement linéaires dans les gammes explorées, ce qui permet de présager de l'utilité du modèle dans une utilisation plus prospective : il ne semble pas y avoir d'effets de seuils ou de comportement anormal de ce dernier aux bornes des gammes testées. La non-linéarité de l'effet de la profondeur d'enracinement (profondeur) est probablement la résultante d'un fonctionnement avec des horizons discrets de sol. L'effet de la sensibilité hydrique de l'expansion foliaire (expansion) n'est pas non plus linéaire, son impact

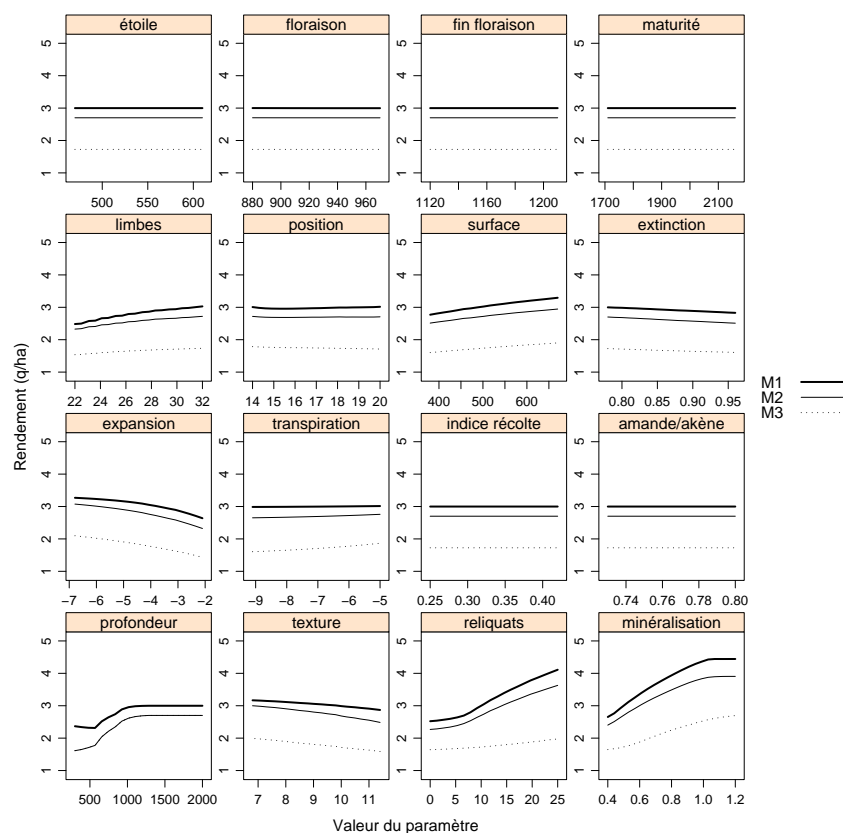


FIGURE 12.1: Variation simulée du rendement en réponse à une variation de 16 facteurs d'entrée du modèle. La première ligne du graphe traduit les effets d'un décalage de stade phénologique, la seconde ceux d'une variation de l'architecture aérienne de la plante, la 3ème ceux d'une variation de la sensibilité à la contrainte hydrique et ceux d'une variation de l'allocation ou de la teneur en huile et la dernière ligne traduit l'impact d'une variation des données d'entrée du milieu sur le rendement.

apparaît seulement pour des valeurs proches de la borne supérieure de l'intervalle testé.

Les informations accessibles par l'étude des courbes de réponses du rendement à une variation des facteurs d'entrée sont reprises et complétées dans la figure 12.2, qui permet la comparaison des classements selon l'impact des 16 paramètres dans les 3 milieux et pour les 3 variables de sorties. Dans un premier temps, on considérera l'effet moyen d'un facteur dans les 3 milieux.

Concernant l'indice foliaire maximum, il s'avère que les facteurs environnementaux

ont le plus d'impact sur sa variation (minéralisation, profondeur, reliquats : 15%) suivi du paramètre expansion (8%). Les paramètres de phénologie n'ont aucun impact sur l'indice foliaire.

L'impact de certains paramètres persiste jusque dans la simulation du rendement, c'est le cas de la vitesse potentielle de minéralisation qui devient la cause majeure de variation du rendement (25 %). Suivent l'indice de récolte (15%), la profondeur d'enracinement (13%) et la tardiveté du cultivar (7%). Les autres facteurs présentent des impacts plus faibles, n'entraînant que des variations de rendement en-deçà de 5%. Le modèle indique globalement que la sensibilité aux facteurs environnementaux est moins prédominante dans le cas du rendement que de l'indice foliaire.

La teneur en huile se différencie nettement des autres variables en ne présentant qu'une très faible sensibilité aux facteurs d'entrée. Ceux qui interviennent directement dans le modèle de teneur en huile ont bien un impact : via la compétition protéine/huile pour minéralisation et reliquats, via la quantité d'énergie interceptée pour maturité ou via la structure de l'akène (amande/akène) mais cet impact reste très faible ($< 2\%$). Ce comportement illustre la faible variabilité environnementale ou variétale (via amande/akène) simulée et identifiée précédemment lors de l'évaluation de la prédiction de la teneur en huile. Le fait que le déficit hydrique ne joue pas sur la vitesse de sénescence (donc sur le rayonnement intercepté après floraison) dans le modèle couplé à l'approche intégrée utilisée (teneur en huile comme une fonction du rayonnement intercepté) explique sans doute ce comportement.

Dans la majorité des cas, l'impact d'un paramètre génotypique varie peu avec l'environnement simulé. Cependant, la variabilité de la sensibilité des sorties avec l'environnement telle que décrite par le modèle apparaît cohérente (Fig. 12.2). Ainsi, la texture et la profondeur de sol montrent un impact sur le LAI et le rendement beaucoup plus important en condition sèches qu'irriguées (jusqu'à +50%). De même, l'importance d'une bonne estimation des reliquats azotés semble plus cruciale en sol profond, surtout dans la prévision du LAI – pour le rendement, ce sont apparemment seulement les cultures sur sol profond et non irriguées qui s'avèrent les plus sensibles aux reliquats azotés initiaux. Les paramètres génétiques de contrôle de l'expansion et de la transpiration ont un impact croissant avec la contrainte hydrique : ce comportement est visible pour l'effet de transpiration et expansion sur le LAI et pour transpiration sur le rendement. Le coefficient de variation utilisé comme indice de sensibilité ne permettant pas de visualiser le sens de l'impact (négatif ou positif) sur la variable de sortie, on se reportera à la figure 12.1. Des comportements plus complexes du modèle sont ainsi révélés avec l'observation d'effets antagonistes d'un paramètre selon le milieu considéré, dont certains étaient prévisibles : l'effet positif sur le rendement d'une augmentation de surface visible seulement en conditions irriguées. Sur le rendement, un antagonisme est également visible lors d'une augmentation de expansion (plante plus sensible, effet négatif en condition irriguée) et pour extinction (effet positif en condition irriguée). Une fermeture stomatique précoce dès l'apparition d'une contrainte hydrique apparaît ainsi à

travers l'analyse de sensibilité, comme un trait tendant à favoriser la productivité sous contrainte. Ce trait caractérise une variété comme Melody, reconnue en expérimentation multi-locale pour sa bonne valorisation des milieux « séchants ».

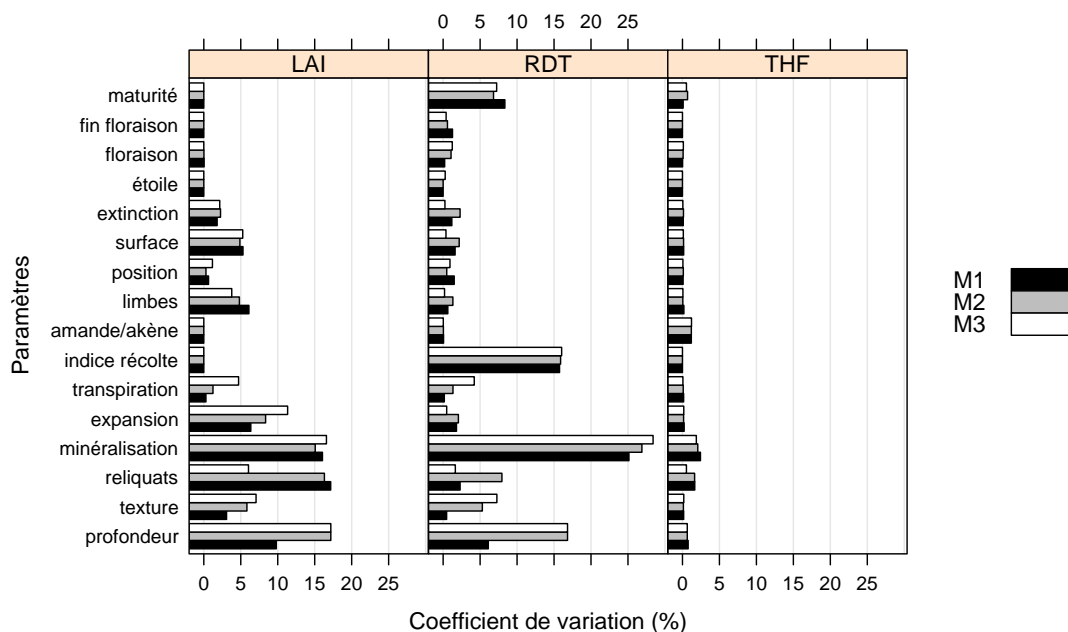


FIGURE 12.2: Sensibilité de l'indice foliaire, du rendement et de la teneur en huile à une variation des facteurs d'entrée. Coefficient de variation de trois variables de sortie calculé dans trois milieux contrastés pour 16 facteurs d'entrée variant dans une gamme observée (paramètres génotypiques) ou réaliste (données d'entrée). M1, M2, M3 représente les milieux environnementaux (réels) dans lesquels l'analyse est réalisée (Cf. Tab. 12.3) : le potentiel environnemental décroît de M1 à M3.

Même si une analyse de sensibilité ne peut se confronter directement à une réalité expérimentale (le modèle est le seul objet impliqué), elle contribue à identifier des comportements connus expérimentalement qui semblent reproduits par le modèle et peut ainsi constituer une forme de validation qualitative de ce dernier.

12.2.3 Conséquences de l'analyse de sensibilité sur le processus de phénotypage

Il apparaît nettement dans cette analyse que les paramètres génotypiques ont un impact très variable sur les sorties du modèle (entre environ 0% et 15% de variation sur le rendement).

L'impact majeur de l'indice de récolte potentiel génotypique (indice récolte) et de la date thermique de maturité physiologique (maturité) implique qu'ils ne peuvent être négligés lors du paramétrage de nouvelles variétés. D'autres paramètres ont certes un impact moins important, mais cet impact est variable selon le milieu. Il s'agit des paramètres architecturaux (limbes, position, surface, extinction) et des paramètres de réponse (expansion, transpiration) : ils sont donc à la base de la génération d'interactions génotype x milieu dans le modèle et ne peuvent également être écartés du paramétrage expérimental. Toutefois, dans le cas du paramètre expansion, s'il conserve un impact majeur sur l'indice foliaire maximum, son impact sur le rendement est bien plus faible. Etant donné qu'il s'agit de plus d'un paramètre nécessitant des mesures lourdes, il conviendrait d'estimer les conséquences d'une utilisation d'une valeur moyenne du paramètre pour toutes les variétés dans les milieux les plus sensibles (milieux productifs, irrigués). Cela nécessiterait de comparer la capacité de prédiction du modèle sur ces milieux avec une dégradation du paramétrage (de variétal à générique). Le fait que les zones de production actuelles du tournesol (sols peu profonds) sont plutôt proches des milieux où ce paramètre a le moins d'impact permet de remettre en cause son maintien en tant que paramètre génotypique.

Le caractère « variétal » ou « générique » de certains paramètres peut être discuté à nouveau. La phénologie des variétés est représentée par la détermination de 4 stades médians (étoile, début floraison, fin floraison, maturité). Parmi ceux-ci, si la date de maturité a de loin l'impact le plus important, les trois autres ont des impacts beaucoup plus faibles (< 1%). L'impact des paramètres début floraison et fin floraison sur le rendement dépend de l'environnement ; par contre la détermination du stade étoile semble n'avoir que très peu d'impact dans le modèle quels que soient les milieux. Il semble ainsi possible de s'affranchir de notations phénologiques au stade « bouton étoile » lors du phénotypage des variétés.

L'impact très faible de tous les facteurs d'entrée sur la teneur en huile pose la question de la pertinence du paramétrage réalisé dans ce module. Deux hypothèses peuvent expliquer le manque de variabilité simulée pour cette variable : soit les paramètres utilisés ne sont pas adaptés soit ils ne sont pas assez nombreux pour permettre une simulation correcte de cette variable. Un prochain développement du module « teneur en huile » devrait donc tenir compte de la difficulté de représenter la composante variétale de cette variable avec les paramètres génotypiques actuels.

12.3 Analyse de stabilité

Les paramètres génotypiques sont constitués par des mesures du phénotype de différents caractères d'une variété. Ces caractères sont donc naturellement sujets à variation selon l'environnement dans lequel ils ont été mesurés. Pour minimiser ces variations, le protocole de phénotypage propose un milieu défini (contraintes réduites, densité de couvert classique) pour l'acquisition des paramètres, ce qui limite le risque d'utiliser une valeur d'un paramètre éloignée de la valeur attendue dans le modèle. Cependant, même en se plaçant dans ce cadre pour le phénotypage, l'effet de la température, du rayonnement et de la demande évaporative sur la valeur des paramètres ne peut être écarté. L'efficacité du phénotypage est liée à la vérification de la conformité des paramètres mesurés dans les différents environnements de phénotypage. Il s'agit donc d'estimer la variabilité intra-génotypique en comparant les valeurs des paramètres et les classements des génotypes dans ces environnements. Nous testons ainsi la stabilité du processus de phénotypage.

D'autre part, le modèle étant destiné à simuler la performance de différents génotypes dans des environnements variés, la stabilité des paramètres génotypiques devrait aussi être évaluée en tenant compte de cette variabilité environnementale plus large que sur les milieux de phénotypage. Une manière de représenter cette stabilité est de quantifier les interactions $G \times E$ subies par les paramètres génotypiques. Si ces dernières s'avéraient faibles, l'utilisation d'informations phénotypiques comme paramètres génotypiques (la représentation de caractéristiques génétiques) conforterait la solidité du paramétrage (et de sa démarche) du modèle.

Cette partie détaillera principalement la comparaison de classements génotypiques pour la phénologie (floraison) et les 4 paramètres architecturaux. Le cas des paramètres de réponse au déficit hydrique a été précédemment abordé (Cf. section 5.3.2). L'indice de récolte potentiel, défini comme le maximum observé pour un génotype sur un ensemble d'environnements peu contraints, ne peut donc pas être sujet à cette analyse par définition.

12.3.1 Matériel et méthodes

Trois jeux de données ont été mobilisés pour éprouver la stabilité du paramétrage génotypique sous ses deux aspects : phénotypage (entrée) et simulation (sortie).

Le premier jeu de données est constitué d'un réseau de 4 expérimentations réalisées en 2007 dans la région Midi-Pyrénées pour phénotyper 12 variétés récentes de tournesol (classiques et oléiques). Les essais (Tab. 12.4) ont été réalisés en conditions peu ou pas limitantes en eau et en azote, la pluviométrie au cours de la campagne ayant été particulièrement élevée (315 mm à Auzeville entre Avril et Août). Ces données ont été utilisées pour évaluer la stabilité des paramètres d'architecture foliaire à la floraison dans

Sites	Topographie	Sol	Semis	Peuplement (pl/m ²)	Hauteur (cm)	LAI
Avignonet	Bas-fond humide (prêle)	Argilo-calcaire profond	23-avril	6,7	183	4,8
Baziège	Plaine (vallée de l'Hers)	Argilo-calcaire profond	10-mai	6,6	177	5,8
Beaumont	Bas-fond boisé (Gimone)	Argilo-calcaire profond	12-avril	7,2	238	6.1
Montech	Terrasse de la Garonne	Boulbène profonde	13-avril	7,1	209	5.8

TABLE 12.4: Lieu, caractéristiques pédologiques, date de semis et structure du couvert pour les 4 essais destinés au phénotypage des nouvelles variétés. Les valeurs sont des moyennes toutes variétés confondues. LAI, Indice foliaire mesuré (par la méthode Pouzet-Bugat, Cf. section 3.1.2).

des milieux de phénotypage à bonne productivité.

Le second jeu de données est un échantillon des expérimentations utilisées pour le développement du modèle. Les caractéristiques de trois expérimentations au champ réalisées en 2002 à Montpellier et en 2002 et 2003 à Auzerville sont détaillées dans le tableau 12.5. Les conduites culturales étaient plus proches des pratiques usuelles pour tournesol : la gamme couvre des essais bien irrigués en végétation (codés 2 et 11) et des situations irriguées uniquement à la levée (12 et 13). La fertilisation présentait également une variabilité importante : entre 25 et 120 Kg/ha ont été apportés selon les cas. Le climat comprend une année très sèche et exceptionnellement chaude (2003) et une année plus fraîche et à bonne pluviométrie (2002). Ces essais ont été utilisés pour estimer la stabilité des paramètres génotypiques architecturaux dans des milieux variés, analyse qui revient à juger de l'importance des interactions G x E affectant les paramètres.

Site	RU (mm)	Année	Rg (MJ/m ²)	P (mm)	Tm (°C)	ETP (mm)	Irr (mm)	N (Kg/ha)	Semis	Dens. (pl/m ²)	LAI	USM
Montpellier	> 200	2002	24,2	289	21,3	4,9	125	120	15-mai	6,9	4,9	2
Montpellier	> 200	2002	24,2	289	21,3	4,9	40	60	15-mai	7,0	4,2	3
Auzerville	> 200	2002	20,5	295	18,5	4,2	20	25	16-avr	4,8	2,8	12
Auzerville	> 200	2002	20,5	295	18,5	4,2	20	70	16-avr	6,8	3,3	13
Auzerville	> 200	2002	20,5	295	18,5	4,2	60	70	16-avr	6,8	3,5	14
Auzerville	> 200	2002	20,5	295	18,5	4,2	60	105	16-avr	6,8	3,9	15
Auzerville	> 200	2003	23,5	84	21,9	5,3	133	60	16-avr	6,8	3,4	11

TABLE 12.5: Caractéristiques pédoclimatiques des expérimentations mobilisées pour estimer la variabilité environnementale des paramètres génotypiques du modèle. RU, Reserve Utile du sol ; Rg, Rayonnement global ; P, Précipitations ; Tm, Température moyenne ; ETP, évapotranspiration potentielle ; Irr, Irrigation ; N, Fertilisation ; USM, Unité de simulation. Les variables environnementales ont été moyennées sur le cycle cultural, le LAI indiqué est la valeur maximum moyennée sur les variétés observées.

Enfin, les observations des dates de floraison de 20 géotypes sur 11 sites du réseau « Progrès Génétique » réalisées en 2000 (Cf. section 10) ont été utilisées pour évaluer la stabilité de la somme de température pour atteindre la floraison sur un réseau d'essai

variétal.

La comparaison de multiples classements génotypiques est réalisée par l'utilisation d'une mesure « d'accord » pour les différents environnements considérés, le test de significativité du coefficient de concordance de Kendall (W).

12.3.2 Résultats quand à la stabilité des paramètres génotypiques du modèle

Stabilité des paramètres génotypiques dans les milieux de phénotypage

Le calcul du coefficient de variation moyen pour les 12 génotypes, pour chaque paramètre indique une variabilité assez faible selon l'environnement de mesure (Tab. 12.6). Le nombre de feuilles, la position de la plus grande feuille présentent le moins de variabilité (respectivement 7 et 9%). La surface de la plus grande feuille et la hauteur de la plante apparaissent un peu plus variables (13 et 14%). Cette variabilité selon le site de mesure est toutefois observée sans inversion significative des classements des génotypes, pour chacune des variables.

Paramètres	cv (%)	W
limbes	7,5	0.85 **
hauteur	13,0	0.96 **
surface	14,5	0.81 *
position	8,7	0.56 *

TABLE 12.6: Coefficients de variation moyens des paramètres génotypiques dans 4 milieux éligibles pour le phénotypage. Le coefficient de variation présenté est la moyenne sur les 12 génotypes observés. W, coefficient de concordance de Kendall.

Stabilité des paramètres génotypiques dans les conditions d'usage du modèle

Les données observées sur le réseau d'essai montrent que la date de floraison (somme de températures depuis le semis) est principalement affectée par l'environnement, l'effet génotypique étant bien plus faible (Tab. 12.7). La variabilité environnementale identifiée sur ce paramètre génotypique est à relativiser par la très bonne prédiction de la date de floraison par le modèle sur ces mêmes données. Nous pouvons donc penser que la variabilité résiduelle non expliquée par le modèle de culture serait principalement de nature environnementale.

Les interactions G x E, significatives dans ce réseau, constituent un critère qui peut en revanche mettre en cause le paramétrage génotypique. Cependant, ces interactions ne sont gênantes que si elles entraînent une inversion de classement des génotypes. La comparaison des classements de précocité génotypiques dans ces 11 sites révèle qu'ils sont

	Df	SC	CM	F	Pr(>F)
E	10	$2,70 \times 10^7$	$2,70 \times 10^6$	6205,8	***
G	19	$7,42 \times 10^5$	$3,91 \times 10^4$	89,6	***
GxE	190	$2,41 \times 10^5$	$1,27 \times 10^3$	2,9	***
Residus	660	$2,88 \times 10^5$	$4,36 \times 10^2$		

TABLE 12.7: Analyse de variance à deux facteurs de la date de floraison (somme de températures entre semis et floraison). Effets environnement (E, situations), génotype (G, variétés) et interaction entre ces deux facteurs (G x E). Avec : Df, degré de liberté ; SC, Somme des Carrés des écarts ; CM, Carrés Moyens et test de Fisher.

significativement conservés ($W=0.96$, $P < 0.05$) : il existe donc bien des interactions entre le génotype et l'environnement pour la date de floraison, mais elles engendrent très peu d'inversions de classement (Tab. 12.8).

En ce qui concerne les paramètres architecturaux, le nombre de limbes et la hauteur de la plante présentent le moins de variabilité au sein d'un même génotype avec des coefficients de variation compris entre 6 et 14%. La surface de la plus grande feuille, sa position sur la tige présentaient des coefficients de variation plus importants, entre 21 et 47%.

Dans la gamme de situations explorées, les ordres de classement des génotypes selon les milieux pour un même paramètre ne présentaient pas de différences significatives.

Paramètres	Coefficient de variation (%)					W
	Albena	Heliasol	Melody	Prodisol	Vidoc	
limbes	9,8	5,8	9,5	10,9	8,8	0.67 **
hauteur	8,4	14,0	9,6	12,2	9,2	0.81 **
surface	31,2	27,8	22,1	20,9	27,9	0.85 **
position	31,3	29,9	20,6	46,6	30,9	0.53 *

TABLE 12.8: Variabilité environnementale des paramètres architecturaux de 5 génotypes dans les milieux d'utilisation du modèle. W, coefficient de concordance de Kendall.

L'étude de la stabilité des paramètres génotypiques du modèle révèle des interactions avec l'environnement. Ceci pose un problème conceptuel pour la modélisation. Cependant, il apparaît que ces interactions causent rarement des inversions de classement des génotypes. De plus les paramètres génotypiques du modèle peuvent être modifiés par l'environnement dans le système représenté : la forme du profil foliaire (position) va notamment être altérée dans le cas de contraintes hydriques fortes.

13 Application du modèle à l'évaluation de scénarios techniques

Le modèle, une fois paramétré et évalué constitue un outil pour simuler et prédire les réponses d'un couvert de tournesol consécutivement à des variations de génotype, d'environnement et de conduite de culture. Les informations issues d'expérimentations réelles peuvent ainsi être complétées ou étendues par des résultats d'expérimentations numériques virtuelles. Par ses capacités exploratoires, le modèle peut alors aider à la réflexion sur les choix de pratiques culturales ou de variétés. La méthode de l'analyse de sensibilité présentée précédemment (Cf. section 12.2.1) peut également être utilisée d'une manière plus étendue pour des objectifs plus prospectifs (Boote et al., 2003; Hammer et al., 1996). L'apport d'un modèle de culture génotypique à une réflexion agronomique a été abordé dans cette partie à travers deux questions : (i) est-il possible d'identifier une date de semis qui minimise les pertes de rendement face à des contraintes hydriques résultant de la répartition différentielle des précipitations sur le cycle ? et (ii) est-il possible d'identifier un type variétal adapté à un environnement caractéristique d'une région de production ?

13.1 Utilisation du modèle pour moduler une conduite de culture : la date de semis

L'amélioration des pratiques culturales contribue à augmenter l'efficacité d'utilisation de l'eau par la culture et donc la productivité dans les milieux contraints par la ressource en eau (Soriano et al., 2004; Turner, 2004; Debaeke et al., 2004). La date de semis est une manière de positionner le cycle cultural face aux contraintes hydriques inhérentes au climat de la zone de culture. C'est donc sur cet exemple que l'utilité d'un modèle de simulation sera illustrée.

Le CETIOM réalise tous les deux ans des enquêtes postales (environ 800 parcelles par an réparties dans 9 départements) qui permettent de connaître l'évolution des pratiques des agriculteurs en culture de tournesol. Dans la zone de production Sud-Ouest, où se concentre la production de tournesol, ces enquêtes mettent en évidence une variation des dates de semis du tournesol selon le département. Les résultats obtenus soulèvent deux points contradictoires : (i) les semis tardifs semblent être moins productifs que les semis précoces dans le Sud-Ouest et (ii) les agriculteurs de l'Aude semblent semer le tournesol plus tard que ceux des autres départements du Sud-Ouest (Pages, 2007). La pratique particulière des agriculteurs Audois semble être motivée par une plus grande probabilité de précipitations de fin d'été dans ce département par rapport à ceux situés

plus à l'ouest de la zone. Parallèlement à ces constatations, le CETIOM préconise un semis « dès que possible, entre fin mars et début avril » sur la toute la zone Sud-Ouest (CETIOM, 2008). Cependant, la température de base du tournesol étant plus élevée que celle des céréales (Villalobos and Ritchie, 1992), des semis trop précoces peuvent être une stratégie risquée.

Une analyse fréquentielle des données climatiques sur 25 années provenant de 7 stations de la zone Sud-Ouest (Pages, 2007) a permis de mettre en évidence (i) la validité des observations des exploitants de l'Aude, à savoir que la fréquence des précipitations en fin de cycle augmente davantage que pour les départements situés plus à l'ouest et (ii) que les semis précoces subissent un déficit climatique (précipitations - évapotranspiration) plus faible que les semis tardifs, pour toutes les postes de la zone. Toutefois l'importante variabilité climatique mais également la compensation du déficit climatique par la réserve utile rendent délicat l'identification de recommandations générales pour le semis de la culture.

Afin de confronter les préconisations du CETIOM et les pratiques des exploitants à la lumière de solutions optimales, il a été choisi d'engager une démarche de description du système par modélisation. Le modèle permet en effet la représentation des facteurs, ici essentiellement hydriques, qui agissent de manière dynamique à différents moments du cycle pour limiter la productivité : l'offre en eau du sol (réserve utile), celle du climat (précipitations) et la demande en eau de la plante selon sa précocité et les pratiques culturales (date de semis).

Le modèle a ainsi été utilisé pour évaluer l'hypothèse qu'un couvert semé précocement dispose d'une disponibilité en eau et d'une durée de végétation supérieures se traduisant in fine par un rendement supérieur dans la plupart des cas à un semis tardif. Cette hypothèse a été évaluée sur différents environnements pédoclimatiques caractéristiques de la zone de production Sud-Ouest (entre Agen et Montpellier).

13.1.1 Matériels et méthodes

Le modèle a été mis en oeuvre sur un ensemble d'environnements choisis pour représenter la variabilité pédologique et climatique des précipitations sur la zone sud-ouest. Sept stations ont été choisies pour cette étude, couvrant d'est en ouest les départements de l'Hérault, de l'Aude, de la Haute-Garonne, du Gers et du Lot et Garonne : Montpellier (MON), Carcassonne (CAR), Castelnaudary (CAS), Villefranche de Lauragais (VFL), Blagnac (BLA), Auch (AUC) et Agen (AGE). Les données climatiques nécessaires pour réaliser une simulation ont été collectées sur 25 ans (1981 – 2005) ; les variables journalières concernées étaient la pluviométrie (mm), la température de l'air sous abri minimale, maximale et moyenne (°C), l'ET0 (évaporation de référence en mm) et le rayonnement solaire (MJ/m^2). La variabilité de l'offre en eau du sol a été représentée par 3 classes de réserve utile pour chacune des stations choisies : une RU faible (S1, 80 mm), une moyenne (S2, 150 mm) et une réserve élevée (S3, 250 mm).

La variabilité des pratiques culturales, sujet de cette étude, a été représentée par 5 dates de semis fixes, s'échelonnant entre le 1er mars (D1) et le 25 mai (D5). Ces dates recouvrent la diversité pratiquée dans la zone et révélée par les enquêtes du CETIOM (Source : enquêtes 2004 et 2006). Les trois dates centrales permettent de couvrir la période où le tournesol est le plus régulièrement semé dans le Sud-Ouest. Les 25 mars (D2) et 15 avril (D3) sont des dates plus communément retrouvées dans le Gers, la Haute-Garonne ou le Tarn et Garonne, tandis que le 10 mai (D4) se retrouve plus fréquemment dans l'Aude. Le 1er mars et le 25 mai encadrent les pratiques habituelles : elles sont pratiquées soit dans le cadre d'expérimentations (D1, D5), soit dans le cas où des contraintes climatiques ou d'organisation du travail sur l'exploitation repoussent le semis jusqu'à cette date (D5).

La variabilité génotypique est dans cette étude simplement représentée par la précocité de la variété. Deux durées de cycle ont été choisies : une variété mi-précoce, nécessitant 1800 °C.j (base 4.8) entre la levée et la maturité physiologique (du type Albena, Prodisol, Pegasol) et une variété mi-tardive nécessitant 2060 °C.j (du type Mélody, Armoni). Les autres stades phénologiques (début floraison, fin de floraison) étaient identiques : les cycles ne diffèrent donc que par la longueur de la phase de remplissage du grain (M0-M3). Aucune autre caractéristique ne différencie les deux variétés virtuelles sinon leur précocité : la valeur des autres paramètres est la moyenne des paramètres génotypique des variétés « Albena » et « Melody ».

Le rendement en grain a donc été estimé par le modèle de culture sur un dispositif d'expérimentation numérique croisant 7 sites, 25 années, 3 types de sol, 2 variétés et 5 dates de semis.

13.1.2 Résultats

Le rendement, dans le cas d'étude reproduit ici, est principalement affecté par la réserve en eau du sol, avec des écarts de 9 q/ha en moyenne entre modalités de sols (Tab. 13.1). Le site géographique (écarts moyens de 3.8 q), le climat (3.5 q) ont un impact environ deux fois moins important sur la variation du rendement. Enfin, l'impact des pratiques culturales, avec 0.7 q en moyenne entre les 5 dates de semis semble faible, mais représente avec le choix variétal le seul facteur de modulation permis pour l'agriculteur. L'effet variétal, ici résumé à la précocité, n'apparaît pas comme un facteur significatif dans ce dispositif. La faible différence entre les précocités retenues peut expliquer l'absence d'effet, mais il avait été convenu de représenter les types de précocités les plus cultivés sur la zone d'étude.

Le modèle révèle un gradient de rendement croissant d'est en ouest. Ce comportement peut-être partiellement validé en confrontant ces données avec les statistiques agricoles départementales du SCEES sur 17 ans (1989 – 2006, source : Agreste). Deux hypothèses limitent toutefois la portée de cette comparaison : (i) les moyennes départementales

	Df	SC	CM	F	Pr(>F)	EM (q/ha)
sol	2	286669	143335	6282,8	***	9,0
site	6	67224	11204	491,1	***	3,8
annee	24	63020	2626	115,1	***	3,5
semis	4	2358	589	25,8	***	0,7
variete	1	47	47	2,0	0,15	0,0
Residus	5212	118906	23			

TABLE 13.1: Table d'analyse de variance du dispositif expérimental simulé. Variances et écarts moyens pour les 5 facteurs inclus dans l'analyse. Avec : Df, degrés de liberté; SC, Somme des Carrés des écarts; CM, Carrés Moyens; test de Fisher et écarts moyens (EM) entre modalités des facteurs.

des rendements simulés ne tiennent compte que des sols superficiels (S1) pour mieux représenter la localisation préférentielle du tournesol sur les « petites terres » et (ii) un département peut n'être représenté que par un seul site. La figure 13.1 indique que l'ampleur du gradient simulé est comparable à la réalité, même si en général le modèle a tendance à surestimer les rendements moyens (pas d'autres facteurs limitants que la contrainte hydrique).

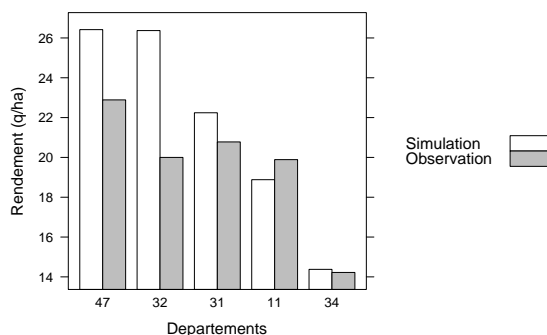


FIGURE 13.1: Comparaison des rendements moyens départementaux sur 17 ans simulés et observés (SCEES). Le rendement simulé a été moyenné uniquement sur les sols peu profonds (S1).

Etant donné l'importance des facteurs sols et sites, il semble peu vraisemblable qu'une analyse se basant sur une moyenne globale du rendement fasse émerger une recommandation unique de semis. En revanche, la variabilité climatique peut difficilement ne pas être résumée par des estimateurs statistiques : nous avons retenu la moyenne, le 1er et le 9ème décile de la distribution du rendement sur la série climatique pour la décrire. La figure 13.2 présente l'évolution de ces trois indicateurs en fonction des dates de se-

mis et selon les modalités des facteurs sols et sites. Le modèle indique que la variabilité climatique est bien plus importante pour des sols séchants (écart-type de 7 q/ha en moyenne) que pour des sols profonds (4 q/ha). Le modèle rend ainsi compte du fait que le déficit hydrique climatique peut être partiellement tamponné par la réserve en eau du sol. Une certaine variabilité géographique apparaît également : pour les sols séchants, la variabilité climatique est nettement plus importante d'ouest en est. Cette variabilité va de pair avec le gradient de déficit hydrique identifié sur les données météorologiques : plus le déficit est important, moins les (faibles) réserves du sol peuvent le compenser, le rendement étant alors bas et peu variable. Le phénomène inverse est observable sur les sols profonds : les sites exposés à un déficit hydrique faible (Agen, Auch) présentent un potentiel élevé, rarement altéré. Sur les sites sous influence méditerranéenne, soumis à un déficit hydrique plus conséquent (CAS, CAR, MON), les réserves hydriques importantes du sol ne parviennent pas à combler l'effet de ce déficit et le potentiel est plus souvent altéré. De manière plus générale, il semble prudent de tempérer les tendances observées sur la moyenne : selon les années, la réponse du rendement à la date de semis peut parfois être dépendante du climat sur certains sites (BLA), voire être inversée (VFL). Un conseil général sur la date de semis paraît donc être globalement possible, mais avec prudence (les deux quantiles représentent 20% des années) sur les sites à la frontière des influences océaniques et méditerranéennes.

La réponse du rendement à la date de semis, selon les facteurs sol, site et variété est représenté graphiquement par la figure 13.3. Nous remarquons qu'en plus du gradient géographique précédemment mis en évidence, une tendance générale de diminution des rendements avec la tardiveté des semis se dessine pour la majorité des combinaisons sites-sol. Cette perte de rendement est le plus souvent visible jusqu'aux semis du 10 mai (D4). Une rupture de pente apparaît ensuite : après cette date (D4), le rendement simulé cesse de décroître, voire augmente (VFL, CAS, AUC). Du fait que cette rupture soit d'autant plus visible que le sol est peu profond, nous pouvons supposer que ce comportement est lié à une meilleure disponibilité en eau lors de la phase de remplissage des grains. Les semis après le 10 mai (D4) coïncideraient avec l'augmentation des précipitations constatée en fin d'été entraînant ainsi un regain de productivité visible sur certains sites (AUC, VFL, CAS), ceux de l'Aude exacerbant ce comportement. La précocité de la variété, bien que présentant un effet très faible peut soutenir la supposition précédente : dans des sols peu profonds, les variétés tardives sont plus aptes à profiter des augmentations de précipitations dans le cas de semis tardifs, dans les sites à fort déficit hydrique (MON, CAS, VFL) du fait de leur plus longue phase de remplissage du grain.

De manière plus générale des comportements connus sur l'effet de la précocité sont mis en évidence : il apparaît que la tardiveté est principalement avantageuse lorsque le potentiel du site le permet, c'est-à-dire dans des climats peu contraignants (AGE, AUC) et surtout dans des sols profonds. Au contraire, dans les sites les plus méditerranéens (MON, CAR), le déficit hydrique semble favoriser les variétés précoces dans les sols

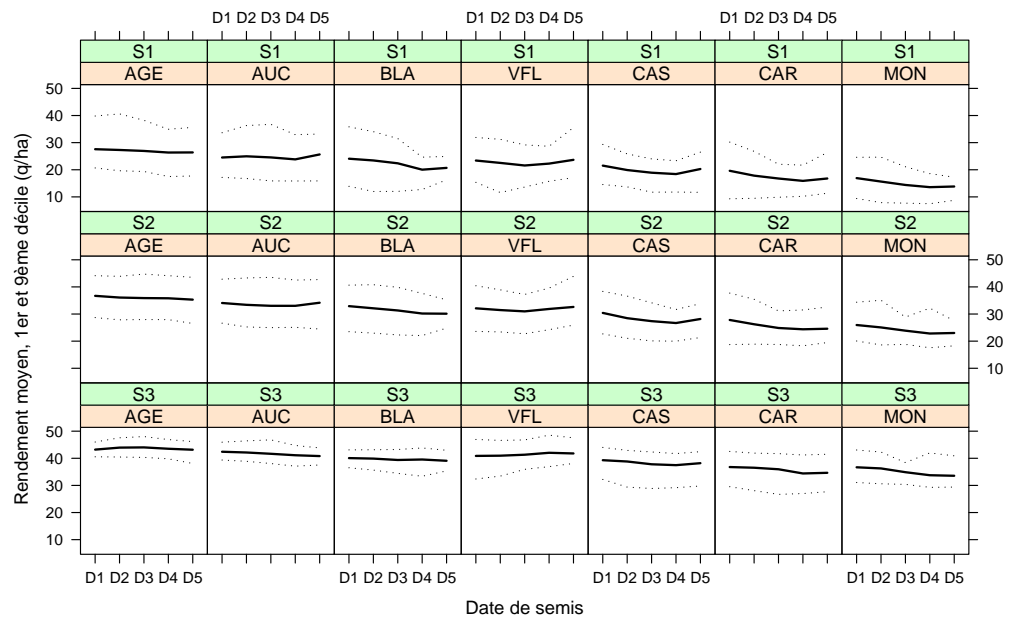


FIGURE 13.2: Variabilité environnementale de la réponse du rendement moyen à la date de semis. La profondeur de sol augmente de haut en bas (S1 à S3) et les sites sont ordonnés d'ouest en est (de gauche à droite) : Agen (AGE), Auch (AUC), Blagnac (BLA), Villefranche de Lauragais (VFL), Castelnaudary (CAS), Carcassonne (CAR) et Montpellier (MON). Les lignes pointillées inférieures et supérieures représentent respectivement le 1er et 9ème décile de la distribution des valeurs de rendement sur la série climatique (25 ans).

profonds.

Pour intégrer les informations de la figure 13.3, nous avons calculé les pentes de la décroissance du rendement moyen entre les dates D1 et D4. L'utilisation d'une régression linéaire a motivé la mise à l'écart de la date D5 dans le calcul de ces pentes. Afin de pouvoir comparer cette information avec une référence CETIOM, la réponse du rendement à un décalage de semis a été exprimée en quintaux par décade (de retard dans le semis) (Fig. 13.4).

Le modèle révèle une opposition entre les sites sous influence méditerranéenne (MON, CAR, CAS) et ceux situés plus à l'ouest : les pertes de rendement dues au décalage de semis sont nettement plus importantes à l'est de VFL. Dans ces derniers sites, l'effet du type de sol est conforme au comportement attendu : plus le sol est profond, moins les pertes de rendement sont importantes avec le retard de semis, l'importance de la réserve

13.1 Utilisation du modèle pour moduler une conduite de culture : la date de semis

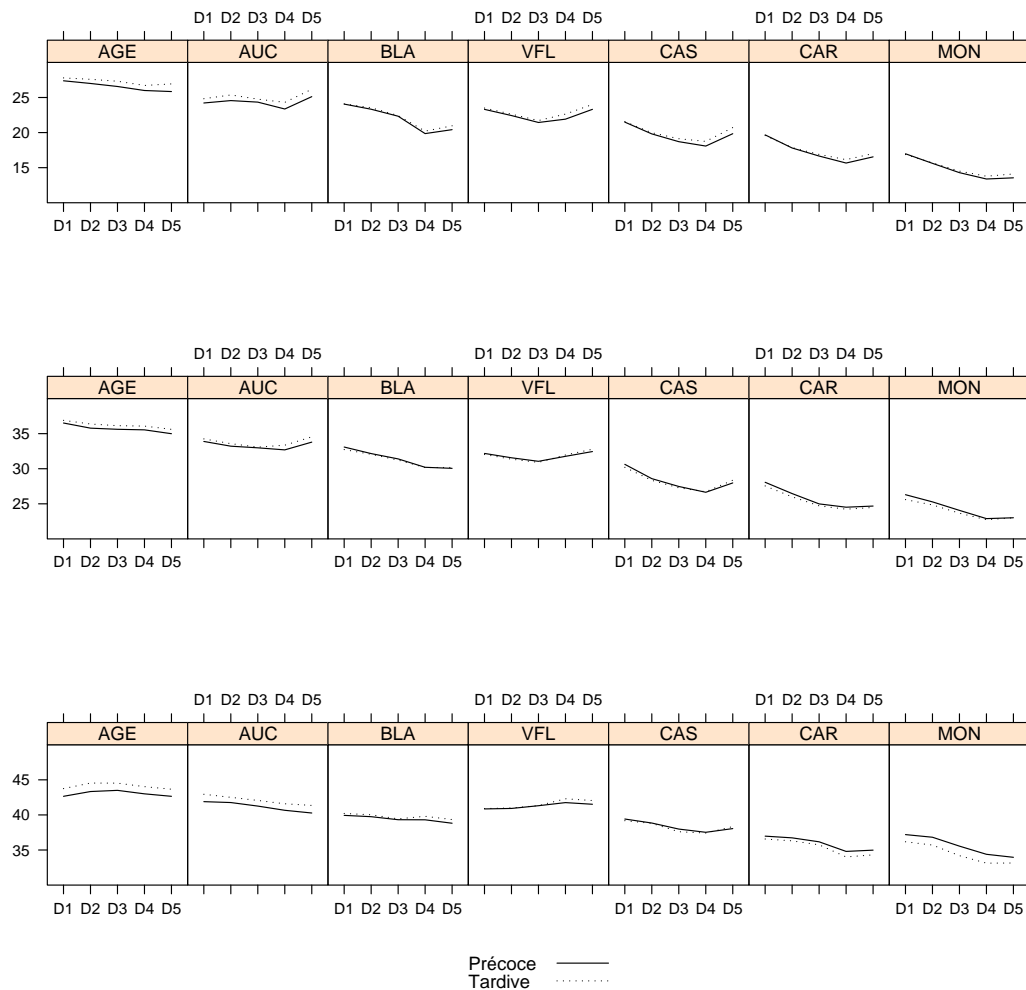


FIGURE 13.3: Variabilité de la réponse du rendement (moyenne sur 25 ans) à la date de semis, pour 3 types de sol et 2 précocités variétales. La profondeur de sol augmente de haut en bas (S1 à S3) et les sites sont ordonnés d'ouest en est (de gauche à droite) : Agen (AGE), Auch (AUC), Blagnac (BLA), Villfranche de Lauragais (VFL), Castelnaudary (CAS), Carcassonne (CAR) et Montpellier (MON).

utile compensant l'effet d'un déficit hydrique croissant.

Sur les sites situés à l'ouest de CAS, la réponse du rendement au retard de semis est plus contrastée. Cette tendance est manifestement plus faible que sur les sites méditer-

ranéens, voire inversée dans certains cas (VFL) : selon le modèle, un semis retardé sur ces zones n'affecterait pas de manière importante la productivité. L'importance de la réserve hydrique du sol est plus déterminante dans les sites des départements à l'ouest de l'Aude : les semis précoces semblent systématiquement plus intéressants sur les sols S1 ou S2 que S3 (profonds). L'étude de la variabilité climatique sur les 25 années peut expliquer deux types de comportements opposés identifiés dans cette zone. À Blagnac, sur les sols peu profonds l'effet d'un retard de semis se traduit par des pertes de rendement importantes, de même ampleur que sur des sites méditerranéens ; nous pouvons constater que ce sont les valeurs de rendement les plus élevées (9ième décile, figure 13.2) qui sont le plus sujettes à ce retard de semis. Au contraire, à Villefranche, ce sont les années de faibles rendements où le retard de semis entraînerait une hausse du rendement. Pour aller plus loin dans l'étude de ces cas particuliers, il serait intéressant de disposer de méthodes pour caractériser les années et les positions des précipitations entraînant un écart par rapport aux comportements moyens observés, écarts qui peuvent changer le sens de la réponse au semis sur certains sites au climat variable (Aude).

De manière plus globale et quantitative, cette analyse peut être confrontée aux connaissances à la base du conseil de positionnement du semis du tournesol en moyennant les pertes de rendement pour les modalités de sol S1 et S2 (le tournesol étant principalement cultivé sur ce type de parcelles) pour les deux grandes zones climatiques identifiées (Fig. 13.4). En procédant ainsi, le modèle indique que retarder le semis dans la zone méditerranéenne (CAS, CAR, MON) entraîne une perte moyenne de 0,46 q/ha par 10 jours contre 0,20 q/ha dans les autres sites. Les résultats CETIOM des enquêtes de pratiques permettaient de quantifier l'effet d'un semis retardé à 0,5 q/ha par 10 jours (CETIOM, 2008). Il est important de signaler que, dans la pratique, les dates tardives de semis à l'Ouest de Villefranche de Lauragais sont moins fréquentes. Dans cette étude, les semis précoces et tardifs ont le même poids quelle que soit la zone géographique. Sur la zone où toutes les dates de semis sont bien représentées, les estimations de pertes de rendement du modèle sont très proches de cette règle généralement constatée des 0,5 q/ha. En revanche, l'utilisation du modèle, en couvrant de manière homogène toutes les dates de semis sur tous les sites révèle que le comportement identifié sur la zone méditerranéenne n'a pas la même amplitude sur les sites sous influence océanique. Cette information ne change a priori rien au conseil de semis en vigueur (semer le plus tôt possible), mais indique qu'une seule règle peut ne pas être généralisable sur toute la zone ouest. De plus, une précision pourrait être ajoutée au conseil : dans le cas de semis tardifs (après le 10 mai) il semblerait que retarder davantage le semis (25 mai) ne soit pas à bannir systématiquement (hormis pour les sols profonds) et permettrait même de retrouver le niveau de performance des semis précoces (VFL). Cette remarque est notamment la plus valable dans les sites de l'Aude, donc précisément là où les pratiques étaient différentes du conseil et d'une certaine manière adaptées à la variabilité climatique perçue par les agriculteurs. Le risque associé à ce type de conseil reste à évaluer car il semble en tout

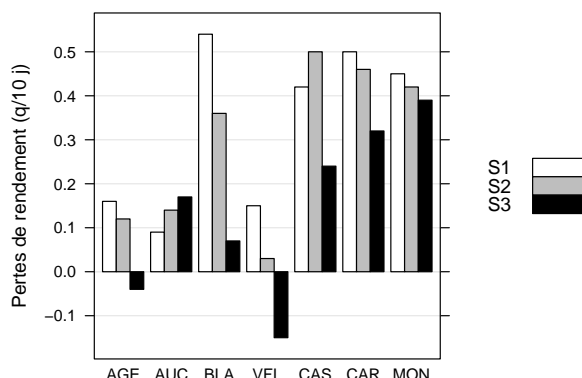


FIGURE 13.4: Pertes de rendement entre les dates de semis D1 (1 mars) et D4 (10 mai) pour les 7 sites géographiques et les 3 types de sol étudiés. Les pertes de rendement sont estimées en q/ha/10 jours.

cas fortement dépendant du climat de l'année.

Certaines réductions liées à l'utilisation d'un modèle de culture (simplificateur et incomplet) peuvent limiter la portée de cette étude. En premier lieu, le modèle considère une levée homogène et non limitante (6 plantes/m² dans cette étude) et une récolte à la date de maturité physiologique (stade M3). Or une variation de la date de semis du tournesol peut pénaliser la réussite de la levée (températures basses et pression de ravageurs en semis précoce, sécheresse du lit de semences en semis tardif) et la qualité de la récolte (récolte décalée en semis tardifs et pression de maladies du capitule ou égre-nage en cas de récolte à surmaturité). En revanche, la présence des maladies de fin de cycle (phomopsis, phoma) est atténuée en semis tardif (Debaeke et al., 2001). Il s'opère ainsi des compensations d'erreurs difficiles à évaluer par modèle. Cependant, les comparaisons effectuées avec les relations empiriques du CETIOM s'effectuent de manière relative, minimisant ainsi l'erreur d'estimation liée aux insuffisances du modèle actuel.

Enfin, sur un autre plan, considérer la date de semis comme un facteur choisi et non subi revient à ne pas tenir compte des contraintes d'organisation de l'exploitation. Ainsi, la date de semis usuelle (autour du 15 avril, D3) n'apparaît pas optimale dans le système simulé. (voire la plus défavorable dans le cas de Vilefranche). Ce décalage entre réalité des pratiques et optimum du modèle illustre probablement un gain potentiel pour une évolution des pratiques mais surtout qu'il existe probablement des facteurs limitants à l'échelle du système de culture ignorés dans cette étude.

13.2 Scénarios d'adaptation de variétés virtuelles à différents environnements réels

Le rendement potentiel du tournesol est limité non seulement par le rayonnement, la température et la répartition de la biomasse (indice de récolte, (Sadras and Connor, 1991)), mais également par le déficit hydrique (Merrien and Grandin, 1990; Connor and Hall, 1997) et les contraintes azotées (Radin and Boyer, 1982). Les paramètres génotypiques du modèle permettent de rendre compte de l'effet de ces limitations sur la performance potentielle d'une variété dans différentes conditions environnementales. Identifier quels sont les traits génotypiques responsables de la performance d'une variété dans un milieu donné est une question que l'on peut approcher par expérimentation ou par simulation (Tardieu, 2003; Yin et al., 2003). L'approche expérimentale étant de fait limitée par la combinaison des traits physiologiques présents dans l'offre variétale évaluée, le recours à un système modélisé offre une alternative à ce problème, sous réserve d'une exploration dans le domaine de validité du modèle et d'une validation préalable du modèle.

La méthodologie pour aborder la question du conseil variétal est très proche de l'analyse de sensibilité présentée précédemment (Cf. section 12.2). Cette analyse de l'influence de différents facteurs variétaux sur des caractères quantitatifs pour des environnements contrastés a été également utilisée par Sinclair and Muchow (2001); Asseng et al. (2002, 2003). Pour leur part, Chapman et al. (2002) proposent une approche où un modèle de culture est utilisé pour simuler les interactions des performances de différents génotypes dans des milieux variant par le niveau d'intensité du stress hydrique observé sur un réseau d'essai.

L'utilisation d'un modèle pour représenter un système biologique, puis « résoudre » ce système en identifiant les combinaisons de paramètres génotypiques conférant la meilleure performance à un génotype pose cependant des problèmes d'ordre méthodologique et conceptuel. D'une part les méthodes de résolution sont délicates à mettre en œuvre pour un nombre de paramètres élevés (Wallach et al., 2001) et d'autre part la réalité biologique restreint la liberté qui pourrait être donnée aux paramètres génotypiques dans le modèle. C'est notamment le cas pour des paramètres tels que l'efficacité biologique, qui ne peut être à l'évidence augmentée par des méthodes conventionnelles de sélection (Sinclair, 1994) ou pour l'indice de récolte (Richards, 2000) qui semble plafonner actuellement pour le tournesol (à 0.5) (Lopez Pereira et al., 2000).

Centrer le problème de l'identification de traits variétaux entraînant une meilleure productivité face au principal facteur limitant de la culture, le déficit hydrique, permet de diminuer le nombre de traits impliqués dans le système. Il s'agit alors de détailler au niveau génotypique une propriété émergente de la culture : la résistance à la sécheresse. Différentes stratégies face à une contrainte hydrique ont été caractérisées (Ludlow and Muchow, 1990; Tardieu et al., 1996; Debaeke et al., 2004; INRA, 2006) et les caractères variétaux associés sont présentés :

1. l'esquive, qui consiste à achever le cycle cultural avant l'apparition de sécheresses drastiques (« terminal drought ») ou, sous nos climats, de décaler les phases les plus sensibles par rapport aux périodes de forte demande climatique ou de faibles précipitations. Ce caractère est représenté dans le modèle par la durée de cycle du génotype (principalement une variation de la durée de remplissage du grain, les dates de floraison étant relativement groupées pour les variétés actuelles).
2. la tolérance, lorsque la culture maintient sa croissance à de plus faibles teneurs en eau (dans le sol ou la plante). Les paramètres génotypiques déterminant la réponse de l'expansion et de la transpiration au déficit hydrique représentent bien la stratégie de tolérance.
3. l'évitement, il est possible également de réduire la demande en eau de la culture : la réduction de la surface foliaire potentielle en fonction du choix variétal constitue ainsi une stratégie d'évitement de la sécheresse à venir.

Le concept de « plante virtuelle » (Room et al., 1996; Tardieu, 2003) permet de moduler les valeurs de chacun des traits supposés intervenir dans la performance des génotypes sous contrainte dans des combinaisons ne correspondant pas forcément à des génotypes disponibles, permettant ainsi de représenter et paramétrer les parts respectives de la précocité, de la tolérance et de la surface foliaire dans le processus de résistance au déficit hydrique.

D'autre part, les traits physiologiques de résistance au déficit hydrique ne sont vraisemblablement pas universels et certains seront intéressants dans une région et pénalisants ailleurs (Richards, 2006) selon les particularités climatiques et pédologiques régionales. L'utilisation de longues séries climatiques permet de s'assurer de la prise en compte de différents scénarios de déficit climatique qui peuvent influencer la réponse de la culture, variabilité qui est difficilement accessible dans les approches expérimentales.

Le modèle de culture sera donc mis en œuvre dans cette étude pour déterminer s'il y a un intérêt à considérer un conseil variétal régionalisé pour un groupe de variétés qui diffèrent du point de vue de leur tolérance à la sécheresse.

13.2.1 Matériel et méthodes

Au niveau génotypique, les types variétaux choisis pour l'analyse sont représentés par la combinaison de 2 modalités de précocité, de 2 modalités de tolérance et de 3 modalités de surface foliaire maximale ; il en résulte donc 12 variétés virtuelles détaillées dans le tableau 13.2. Les trois paramètres génotypiques n'étaient pas corrélés dans notre base de données. C'est pourquoi, toutes les combinaisons ont été retenues comme étant potentiellement accessibles et intéressantes pour être évaluées avec le modèle.

La variation couverte par chacun des paramètres génotypiques est basée sur la variabilité observée sur les 20 génotypes « progrès génétique » initialement phénotypés. Les

Identifiant	Précocité	Surface	Tolérance	«Gènes»
1	Précoce	Faible	Econome	P.S.E
2	Précoce	Faible	Productive	P.S.P
3	Précoce	Moyenne	Econome	P.M.E
4	Précoce	Moyenne	Productive	P.M.P
5	Précoce	Importante	Econome	P.L.E
6	Précoce	Importante	Productive	P.L.P
7	Tardif	Faible	Econome	T.S.E
8	Tardif	Faible	Productive	T.S.P
9	Tardif	Moyenne	Econome	T.M.E
10	Tardif	Moyenne	Productive	T.M.P
11	Tardif	Importante	Econome	T.L.E
12	Tardif	Importante	Productive	T.L.P

TABLE 13.2: Assemblage des paramètres génotypiques constitutifs des 12 variétés virtuelles. Les modalités ont été choisies en extrémisant les valeurs identifiées sur les paramètres génotypiques (Cf. Tab. 12.1). Précocité : génotype précoce (1750 °C.j), tardif (2160 /degres C.j). Surface foliaire totale : 0.4 m², 0.8 m², 1.2 m². Tolérance : Econome, conductance stomatique réduite dès l'apparition d'une faible contrainte hydrique ; Productive, maintien de la conductance stomatique sous contrainte. « Gènes » : nom de la variété virtuelle issu de la combinaison des 3 paramètres génotypiques.

modalités des 3 paramètres génotypiques ont donc été extrémisées dans cette gamme. Le facteur « tolérance » regroupe en réalité les deux paramètres génotypiques de réponse au déficit hydrique. Afin de ne pas multiplier les combinaisons possibles au niveau variétal, il a été considéré dans cette étude une variation conjointe de ces deux paramètres, c'est-à-dire qu'un génotype réduisant rapidement son expansion face à une contrainte hydrique, réduisait également sa transpiration avec le même comportement (type « économe »). Ce comportement associé des deux seuils de réponse n'était pas visible expérimentalement (Cf. 5.3.2) ce qui laisse en réalité encore plus possibilités que les comportements retenus pour cette étude. De plus, le caractère de tolérance peut être principalement perçu comme un caractère de gestion de la conductance stomatique, l'analyse de sensibilité du modèle indiquant en effet que c'est cette composante qui pèse majoritairement sur le rendement. La gamme et les valeurs des modalités des différents facteurs sont illustrées par la figure 13.5.

Au niveau environnemental, nous avons fait le choix de réaliser cette analyse sur 12 pédoclimats représentatifs de 4 grandes régions de production du tournesol : Sud-Ouest (Midi-Pyrénées), Sud-Est (PACA), Centre-Ouest (Poitou-Charentes) et Bassin Parisien. Les régions n'ont été représentées que par un seul poste climatique (INRA), respectivement Auzeville, Avignon, Lusignan et Versailles, mais avec des séries climatiques couvrant 35 années (1971 – 2006). Une analyse climatique simple montre un gradient marqué de rayonnement global et de déficit hydrique climatique sommés sur le cycle

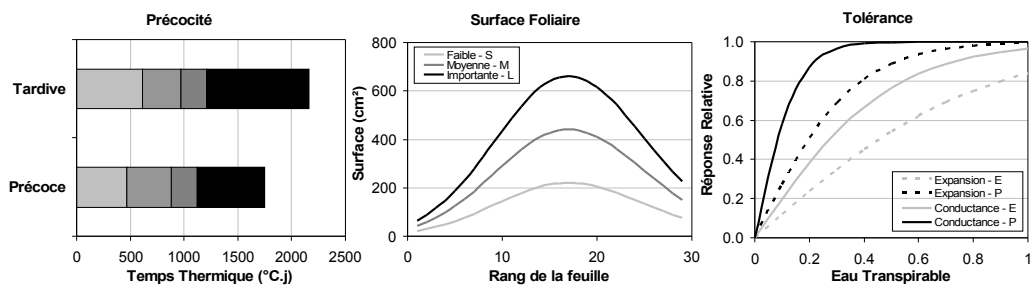


FIGURE 13.5: Variabilité génotypique identifiée pour les trois facteurs retenus comme constitutifs de la résistance à la sécheresse. Le gradient dans la figure de Précocité (gauche) détaille la longueur des 4 phases phénologiques retenues.

cultural (Cf. figure 13.6).

Trois types de sol contrastés ont été identifiés pour chacune de ces régions en tenant compte de la distribution régionale réelle des surfaces cultivées selon des classes de réserve utile du sol (Brisson et al., 2006). Les modalités de types de sol, notées de S1 (faible réserve utile) à S3 (réserve importante), utilisées pour la simulation sont détaillées dans le tableau 13.3.

Type de sol	Réserve utile (mm) sur les sites			
	Avignon	Auzeville	Lusignan	Versailles
S1	30	55	55	30
S2	80	90	120	90
S3	130	130	150	150

TABLE 13.3: Réserves utiles caractérisant les types de sols utilisés pour la simulation de la performance des variétés virtuelles dans les 12 environnements pédoclimatiques.

La conduite de culture, identique pour les 12 environnements, a consisté à reproduire une conduite classique pour le tournesol : un semis fin avril (20 avril), pas d'irrigation et une fertilisation azotée de 60 kg/ha, 15 jours après la levée.

Le modèle de culture a donc été mis en œuvre sur la combinaison de 4 sites géographiques, 3 types de sol, 12 variétés et 35 années climatiques. Afin de déterminer une liste ordonnée des variétés les plus productives pour chacun des 12 environnements sans perdre l'information générée par l'utilisation de séries climatiques, il a été choisi de ne pas travailler uniquement sur des valeurs moyennes de performances variétales : ces listes ont résulté de l'utilisation de méthodes de vote pondérées. L'analogie avec la problématique du choix d'un candidat optimal (ici des variétés) à partir de listes ordonnées par

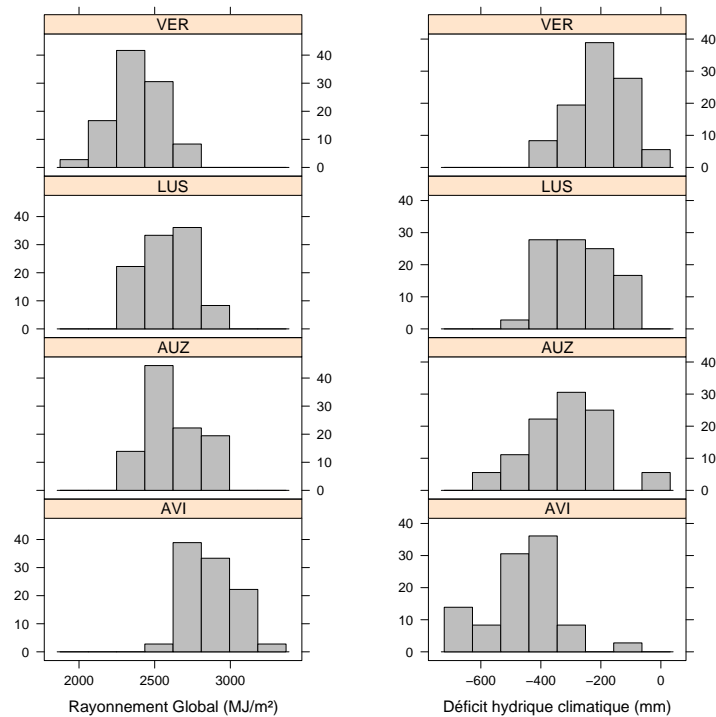


FIGURE 13.6: Tendances climatiques sur les 4 sites retenus. Calcul de sommes de rayonnement global et de déficit hydrique climatique sur le cycle cultural pour 35 années sur 4 sites géographiques. Les sommes sont bornées par la date de semis et la date de maturité de la culture sur le site considéré.

des électeurs ((ici des environnements : sols x sites x années) a permis d'utiliser la méthode de Tideman (« Ranked Pairs ») (Condorcet, 1972; Tideman, 1987) pour obtenir un classement variétal tenant compte de la variabilité interannuelle.

13.2.2 Résultats : performance simulée de 12 variétés virtuelles dans 12 pédoclimats

Le modèle rend compte de performances variables pour les 12 variétés selon les années et les environnements (pédoclimats) : cette variabilité de réponse est représentée dans la figure 13.7.

A une échelle globale, les trois caractères ont un effet significatif sur le rendement ($P < 0.001$) mais les interactions entre ces caractères et l'environnement (combinaison des sols et des régions) ne sont pas du même ordre : l'interaction entre environnement et

tolérance est très significative ($P < 0.001$), celle entre environnement et précocité l'est moins ($P < 0.1$) et l'interaction avec la surface n'apparaît pas significative.

A une échelle plus locale (un pédoclimat), la figure 13.7 montre que les réponses des variétés sont très différentes entre, par exemple, un environnement comme Versailles en sol profond (VER, S3), présentant peu d'interactions génotypes x années et le même site en sols plus superficiels, où la performance systématique d'un type variétal est plus délicate à identifier.

Pour quantifier l'effet d'un caractère génotypique dans un pédoclimat, une analyse de variance a été réalisée pour chaque pédoclimat (Tableau 13.4) selon le modèle

```
rendement ~ année + précocité + surface + tolérance + année:précocité  
+ année:surface + année:tolérance
```

Si l'avantage conféré par le caractère de tolérance semble majeur pour tous les environnements sauf les moins contraints, l'impact des deux autres caractères semble dépendre davantage de l'environnement considéré. Ainsi, la précocité a surtout un impact dans les sols moyens et profonds, correspondant à des milieux productifs pouvant valoriser un cycle plus long. Cette première approche établissait le caractère de précocité uniquement comme une précocité à la récolte. Une floraison anticipée n'est donc pas prise en compte, bien que le positionnement de la phase de floraison selon la contrainte hydrique ait des conséquences sur le rendement. La surface foliaire, bien qu'ayant un effet significatif dans presque tous les environnements, n'a un poids important que dans les milieux les plus contrastés : Avignon en sol léger et Versailles pour les 3 types de sol.

La capacité de chacun de ces caractères à modifier le classement variétal selon les années, c'est-à-dire à générer des interactions génotype x années dans chaque environnement a également été évaluée. Il en ressort que tous les caractères présentent une interaction significative avec l'année sur la majorité des environnements : ces interactions sont largement plus importantes entre l'année et la tolérance qu'entre l'année et les autres facteurs. L'existence de ces interactions, mise en évidence grâce à la variabilité climatique mobilisée, permet de renforcer la question d'un choix variétal prenant en compte cette variabilité.

La présence d'interactions entre les caractères variétaux et la variabilité climatique indique qu'un choix variétal uniquement basé sur la moyenne de la variété sur la série climatique peut se révéler inadapté certaines années. Toutefois, ces interactions ne touchent qu'un seul des trois caractères et les mauvais choix seraient de toute façon très limités, dans le contexte de la variabilité climatique explorée. La performance moyenne d'un type variétal sur les 12 pédoclimats est illustrée par la figure 13.8, qui synthétise les informations présentées précédemment et permet également de visualiser les sens de variation de la réponse de la performance aux caractères.

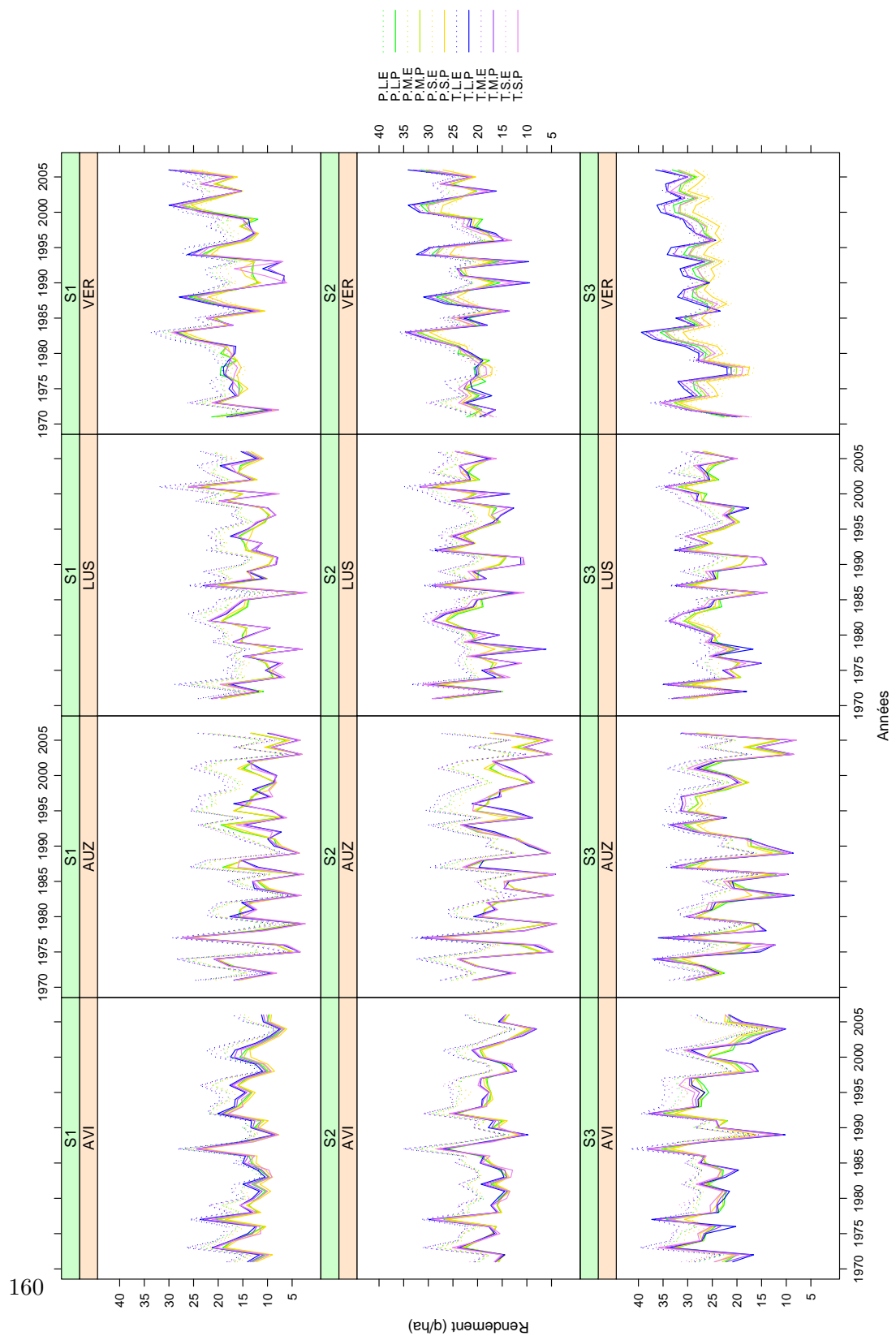


FIGURE 13.7: Simulation de la performance de 12 variétés virtuelles dans 12 environnements pédoclimatiques représentatifs des régions de production de tournesol. Les variétés diffèrent selon les critères : Précocité (P : Précoce, T : Tardive); Surface (S : Petite, M : Moyenne, L : Grande); Tolérance (E : Econome, P : Productive). Légende : combinaison des caractères caractérisant une variété.

13.2 Scénarios d'adaptation de variétés virtuelles à différents environnements réels

Région	Sol	Année	Précocité	Surface	Tolérance	Année :Précocité	Année :Surface	Année :Tolérance
AUZ	S1	374***	2	12***	4043***	8,0***	0,4	19,8***
AUZ	S2	376***	7*	2	5574***	5,3***	0,7	20,4***
AUZ	S3	405***	163***	12***	1757***	8,9***	2,3***	37,7***
AVI	S1	183***	109***	63***	1089***	2,4***	0,3***	8,3***
AVI	S2	196***	63***	4***	2633***	2,4***	0,5***	4,9***
AVI	S3	319***	77***	2*	1885***	9,7***	2,8***	8,3***
LUS	S1	201***	63***	12***	3283***	7,6***	0,7	11,6***
LUS	S2	211***	87***	2	1850***	7,3***	1,0	22,3***
LUS	S3	185***	249***	22***	753***	5,0***	1,1*	19,2***
VER	S1	217***	90***	82***	996***	6,2***	1,7**	24,0***
VER	S2	204***	112***	60***	364***	7,1***	4,3***	19,1***
VER	S3	156***	567***	407***	33***	3,9***	1,5***	1,9***

TABLE 13.4: Variances et significativité des effets et interactions en jeu sur le rendement par pédoclimat. Quatre facteurs et une partie de leurs interactions ont été inclus dans le modèle d'analyse de variance : l'année et les trois caractères génotypiques.

En premier lieu, le caractère de tolérance de la contrainte hydrique apparaît visuellement et quantitativement comme largement prédominant : selon les régions, les écarts moyens entre les variétés possédant ce caractère et les autres varient de 1.7 q/ha pour le Bassin Parisien à plus de 7 q/ha dans le Sud-Ouest. Ces écarts sont très liés à l'intensité du déficit hydrique observé, ce qui n'est pas surprenant étant donné la nature du caractère. La précocité a un impact moins important : entre 0.4 q/ha (Sud-Ouest) et 1.8 q/ha dans le Bassin Parisien ou le Centre-Ouest (1.2 q/ha). Enfin, le même type d'analyse appliqué à l'effet de la surface foliaire potentielle indique des écarts moyens par modalité de ce facteur (donc doublés si l'on considère la gamme entière) allant de 0.2 q/ha pour les sites du Sud-Ouest et du Centre-Ouest, 0.4 q/ha pour le Sud-Est et 1.7 q/ha dans le Bassin Parisien. Les environnements les plus opposés au niveau de la contrainte hydrique révèlent donc un contraste plus important pour le caractère 'surface foliaire' des génotypes. Un effet négatif prévisible d'une augmentation de la surface foliaire sur la performance dans des milieux contraints (AVI, AUZ) est curieusement visible uniquement sur les génotypes ayant en plus un comportement « productif » ; le modèle indique donc que le trait « économe » a plus d'impact qu'une réduction de surface foliaire face à une contrainte dans ces milieux. Dans des milieux très contraints, une augmentation de ce trait semble à nouveau valorisée en dépit d'une consommation d'eau accrue : le modèle indique qu'une surface foliaire potentielle faible serait trop fortement réduite dans ce type de milieux entraînant une perte de productivité.

D'une manière plus opérationnelle, la réalisation d'un choix variétal - l'identification de la « meilleure variété » - en tenant compte de la variabilité interannuelle, peut être réfléchi en comparant des listes ordonnées de performance variétale à une échelle régionale puis locale (Tab. 13.5). Au niveau des régions, sans tenir compte du type de sol, la variété « TLE » ressort systématiquement comme la plus performante : il s'agit d'un idéotype caractérisé par un cycle long, une surface foliaire importante mais surtout par une gestion de l'eau économe, critère qui semble peu répandu dans l'offre variétale ac-

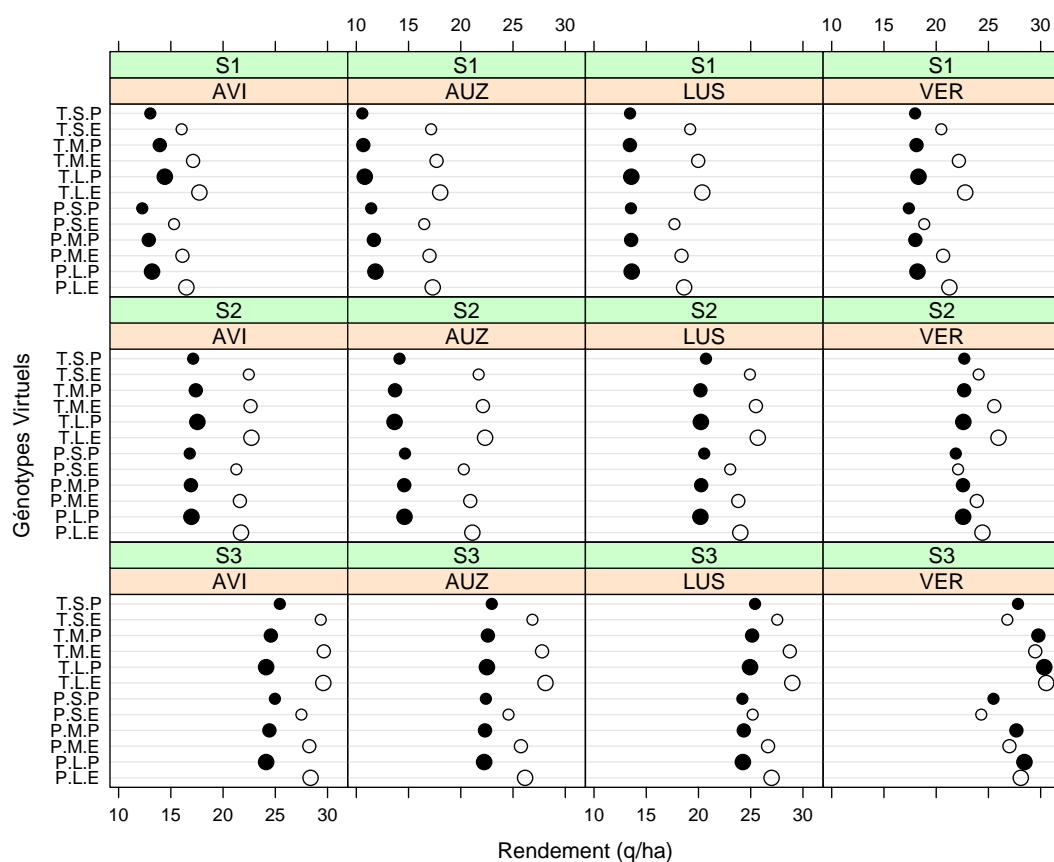


FIGURE 13.8: Performance moyenne sur 35 ans de 8 variétés virtuelles dans 12 environnements. Les génotypes virtuels diffèrent selon les critères : Précocité (P : Précoce, T : Tardive) ; Surface foliaire (S : Petite, M : Moyenne, L : Grande, selon la taille du symbole) ; Tolérance (symbole ouvert E : Economique, fermé P : Productive). Légende : combinaison des caractères caractérisant une variété.

tuelle. En osant un rapprochement avec des variétés cultivées, cv. Mélody se rapproche de cet idéotype par son comportement hydrique principalement, mais son cycle est un peu plus court (mi-tardif) et sa surface foliaire un peu plus faible. Or cette variété est réputée comme productive dans les environnements contraints.

La méthode de choix variétal utilisée permet d'obtenir une variété candidate pour chaque région, en supposant non pas qu'elle soit majoritairement la mieux classée selon les années, mais plutôt en cherchant un consensus identifiant une variété qui ne subisse

pas des variations de rang trop importante selon les années en plus de figurer parmi les plus performantes pour un maximum d'années. Il existe donc évidemment des années où cet idéotype n'est pas identifié comme le plus performant. Pour quantifier le risque associé à ce choix variétal, la fréquence à laquelle un génotype est au premier rang sur la série climatique semble un bon indicateur. Régionalement, cette fréquence varie pour l'idéotype « TLE » : elle se situe autour de 50% des années pour le Sud-Est et le Bassin Parisien et vers 70% pour le Sud-Ouest et le Centre-Ouest. Une analyse fréquentielle indique que dans les cas où cette fréquence est faible pour ce génotype, c'est soit un génotype moins économe qui prend sa place dans le Bassin Parisien (génotype « TLP », le mieux classé dans 30% des cas) ou un génotype à plus faible surface foliaire dans la région Sud-Est (« TSP », favori dans 29% des cas).

En effectuant la même analyse à un niveau plus local (profondeur de sol dans une région), le modèle révèle peu de variations quand à l'idéotype favori : TLE resterait en effet le meilleur choix dans la majorité des environnements évalués ici. Cependant, la fréquence avec laquelle il se montre le plus performant est très variable d'un environnement à l'autre (entre 46% et 89%). D'une manière générale, pour toutes les régions, cet idéotype semble le plus adapté en sols peu profonds, où son comportement « économe en eau » lui permet de maintenir une surface foliaire importante. Au contraire, dans le Bassin Parisien, en sols profonds caractérisés par un faible déficit hydrique et moins de rayonnement, le modèle favorise un idéotype tardif, sans régulation stomatique (augmentation de la photosynthèse contre une consommation en eau accrue), et avec une surface foliaire importante.

Sites	Sol	Fr (%)	Rang			
			1er	2nd	3eme	4eme
AVI	S1	89	11	9	5	7
AVI	S2	51	11	9	7	5
AVI	S3	43	7	9	11	3
AUZ	S1	71	11	9	7	5
AUZ	S2	66	11	9	7	5
AUZ	S3	63	11	9	7	5
LUS	S1	83	11	9	7	5
LUS	S2	66	11	9	7	5
LUS	S3	71	11	9	7	5
VER	S1	74	11	9	5	3
VER	S2	46	11	9	5	7
VER	S3	63	12	11	10	9

TABLE 13.5: Identification des 4 idéotypes les plus performants dans chaque pédoclimat. La colonne « Fr (%) » indique la fréquence avec laquelle l'idéotype favori (au 1er rang en moyenne) avait effectivement la première place sur les 25 années.

La stabilité de la performance d'un génotype peut également être illustrée de manière plus quantitative et visuelle que sa fréquence à la tête du classement en évaluant un

risque maximum d'écart à sa moyenne interannuelle. L'analyse de ce risque en fonction de la performance moyenne par génotype (Fig. 13.9) indique que les deux avantages (performance et stabilité) ont tendance à être corrélés positivement, rendant donc les génotypes intéressants délicats à identifier. Notamment, la variété favorite dans la majorité des pédoclimats (TLE) est principalement classée parmi les plus sujettes à une importante variation. Toutefois cette représentation est axée sur les écarts maxima, et les classements établis dans le tableau intègrent davantage des écarts moyens : il y a donc complémentarité entre ces deux manières de présenter les données nécessaires à un choix variétal.

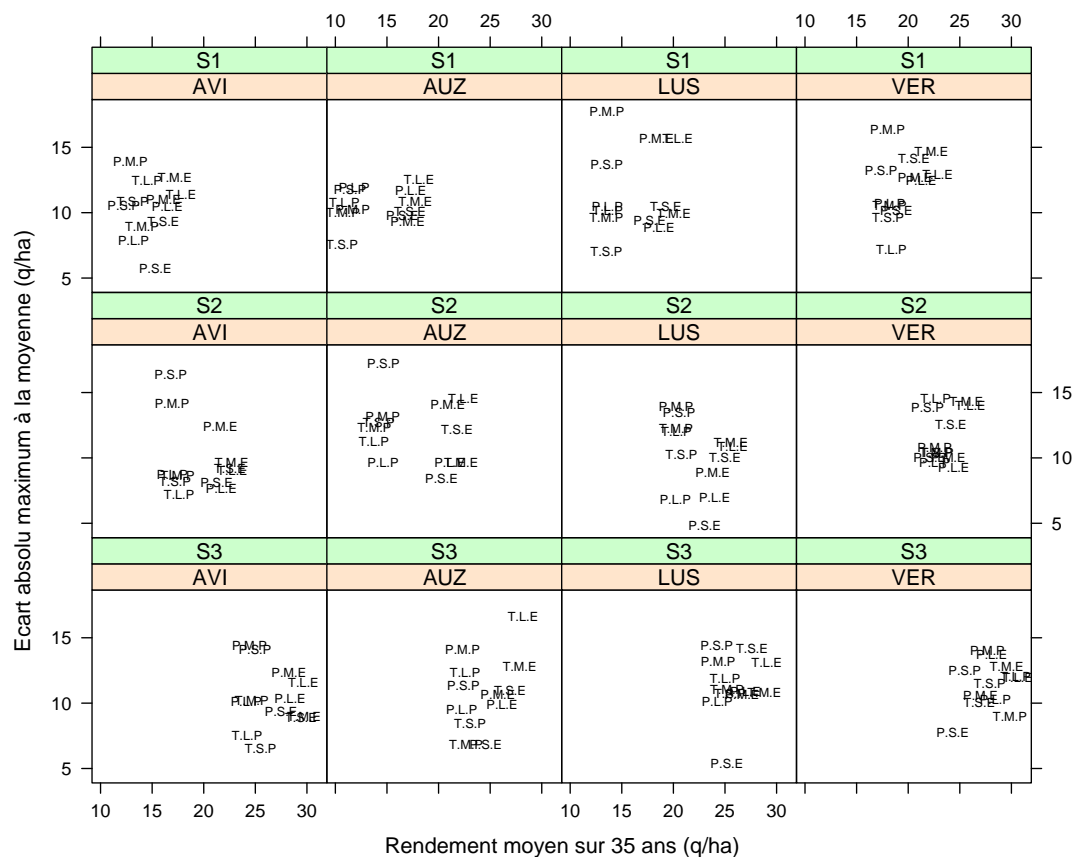


FIGURE 13.9: Risque maximum d'un écart de performance selon la performance moyenne des 12 variétés virtuelles. Le risque est évalué par le maximum de la valeur absolue de l'écart entre la performance de la variété une année donnée et sa moyenne sur la série climatique.

Globalement, le caractère de fermeture stomatique anticipée, peu courant chez le tournesol, semblerait très intéressant à sélectionner car il a tendance à donner aux variétés qui le possèdent un comportement plus proche du maïs ou du sorgho. [Sinclair and Muchow \(2001\)](#) montrent par ailleurs qu'une variation du même caractère chez le sorgho n'entraîne que peu de gain de productivité, la plante étant déjà bien adaptée à la productivité sous contrainte hydrique. En revanche, un caractère proche (« flétrissement lent ») décrit comme une limitation de la transpiration maximum sous contrainte apparaît comme bénéfique au rendement du soja en sous déficit hydrique ([Fletcher et al., 2007](#)).

La précocité d'un cultivar, même en étant un caractère variable dans l'offre variétale actuelle, n'apparaît pas comme le moyen principal d'améliorer la productivité ou la stabilité de la culture, contrairement au blé ([Feres et al., 1998](#); [Debaeke et al., 2004](#)) dans ce type d'environnement. Bien qu'elle n'ait pas été évaluée, la modulation de la date de floraison (environ 10 jours maximum dans les ressources génétiques actuelle) aurait toutefois eu peu d'impact sur une esquive de la sécheresse à la floraison, le déficit hydrique étant souvent bien installé. Il semble alors plus judicieux de positionner le cycle culture en faisant varier la date de semis (Cf. section 13.1) pour améliorer la disponibilité en eau de la culture ([Sadras and Hall, 1989](#); [Soriano et al., 2004](#)). A ce sujet, les semis d'automne (sous l'hypothèse d'une tolérance au froid) représentent un extremum dans les pratiques et n'ont pas été envisagés dans cette première approche même si ce type de semis est pratiqué dans les régions les plus arides de l'Europe. Enfin, d'autres caractères variétaux pourraient encore être impliqués dans la performance de la culture sous contrainte hydrique. Une étude, se basant également sur un système simulé ([Agüera et al., 1997](#)), met en évidence le rôle du caractère de « vigueur initiale » dans une couverture précoce du sol visant à limiter l'évaporation et augmenter l'efficacité d'utilisation de l'eau. Ce caractère pourrait être rapproché, dans le modèle actuel, de la forme du profil foliaire dans le sens de grandes feuilles en bas du couvert (donc initiées précocement) entraînent une couverture plus précoce du sol. Il serait donc possible de simuler l'effet de ce caractère en conjonction avec les caractères déjà identifiés pour compléter cette approche.

Le conseil variétal optimal tel qu'il peut être déduit du modèle est peu variable selon les régions, mais serait à moduler selon les sols et surtout les années (ce qui est difficile en pratique). Il apparaît ainsi qu'un conseil global ne semble pas inadapté en soi, dans le cadre de cette étude. Cependant, la simulation de la réponse de variétés virtuelles, intéressante pour l'évaluation d'une combinaison nouvelle de critères mais très typée ici sur les caractères sensibles au déficit hydrique, masque la réalité de l'offre actuelle où des caractères de tolérance aux maladies sont fortement pris en compte également. Par ailleurs, en dehors de la précocité, les autres caractères ne sont ni connus ni évalués expérimentalement, donc peu exploités. C'est pourquoi, en pratique, pour les 4 régions considérées, la suprématie variétale serait probablement moins visible que dans cette étude et déboucherait donc sur une nécessité de conseil régionalisé prenant en compte d'autres critères de choix. Le fait que les fréquences d'apparition de l'idéotype favori

soient aussi variables selon les sites et les sols confirme cette hypothèse et indique que les interactions avec l'année sont au moins aussi importantes qu'avec les sites dans la réalisation d'un choix variétal. La capacité à faire des prévisions saisonnières et à prévoir les impacts du changement climatique semble donc être un facteur important à intégrer dans un raisonnement sur un choix variétal.

Cinquième partie

Synthèse

A l'issue de cette étude, en considérant les résultats de l'évaluation du modèle sur des données indépendantes à sa construction, il ressort que le facteur variétal est assez bien représenté par le modèle contrairement à l'environnement. L'essentiel du travail de développement ayant porté sur l'introduction de la variabilité phénotypique dans le modèle, ce résultat n'est peut être pas si surprenant. Nous aborderons en synthèse deux angles d'approche pour améliorer les performances du modèle en vue de pratiquer une évaluation variétale assistée par modèle. Le premier, plus général, concerne l'amélioration de la méthode de modélisation ; le second concerne les points particuliers de ce modèle qui pourraient être modifiés pour améliorer sa capacité de prédiction.

14 Améliorer la méthode de modélisation ?

14.1 Contextes de choix de formalismes

La sélection des formalismes les plus pertinents à la fois en termes de qualité de prédiction et de nombre de paramètres a été réalisée dans le même contexte de modélisation, c'est-à-dire avec toutes les autres équations du modèle étant égales par ailleurs. Cet ensemble d'équations peut cependant représenter différentes « versions » du modèle et le choix d'une hypothèse peut être affecté par cet aspect. Un exemple de cette interaction entre la version d'un modèle et le choix réalisé est illustré dans le chapitre traitant de la comparaison de sous-modèles de surface foliaire. La version utilisée lors de cette étude tient compte de l'effet de l'azote sur la culture, mais une comparaison entre ces mêmes sous-modèles avait été précédemment réalisée avec une version du modèle ne prenant pas en compte la contrainte azotée : les résultats étaient identiques, mais la différence de prédiction entre les sous-modèles était bien plus importante.

Il apparaît donc que pour avoir une vision claire de la performance des hypothèses testées, de nombreuses combinaisons « version générale du modèle de culture x hypothèses x paramétrage du modèle général » doivent être évaluées. L'outil de développement utilisé dans cette étude n'était clairement pas adapté à la comparaison de ces nombreuses combinaisons possibles, ces comparaisons ont été réalisées au détriment du nombre d'hypothèses évaluées. Ces considérations renforcent l'intérêt de disposer d'outils informatiques de modélisation permettant une grande modularité dans le développement (Bergez et al., 2007; Chabrier et al., 2007) ainsi que des systèmes de gestion de versions de combinaisons de modules efficaces. Il serait ainsi possible d'associer à un choix réalisé une vision claire des conséquences de ce choix dans d'autres contextes (de modèles, mais aussi d'environnements).

14.2 Conséquences du type de formalisme sur la capacité de prédiction

Deux manières d'aborder la représentation d'un processus ont été utilisées dans cette étude : (i) un aspect intégratif, au sens où l'on ne cherche pas à représenter toutes les fonctions biologiques à la base d'un processus et, (ii) à l'opposé un aspect fonctionnel, où l'on cherche à se rapprocher de la réalité biologique. Par exemple, la modélisation de l'indice de récolte (une variable déjà en soi très intégrative) est abordée de manière intégrative, au contraire de celle de la surface foliaire, où l'effet des contraintes environnementales agit à une échelle inférieure à celle de la variable qui est modélisée.

Les choix de modèles réalisés montrent que les deux types de formalismes peuvent

être optimums au point de vue de la prédiction. Il est cependant difficile de déterminer les conséquences du mélange de ces deux types de formalismes dans un seul modèle du point de vue de la qualité de prédiction. Il semble cependant raisonnable de penser que les approches fonctionnelles sont non seulement plus robustes (prédiction de la surface foliaire valable dans différents environnements) mais aussi plus aptes à générer des interactions entre le génotype et son milieu (IGE). En ce sens c'est probablement l'utilisation de l'indice de récolte (ou de sa manière de le simuler) qui diminue la capacité du modèle à prendre en compte l'effet de l'environnement (Cf. section 10.2.1) ou bien à générer des IGE (Cf. section 10.3). En revanche, l'utilisation de la modélisation fonctionnelle contraint à un nombre plus élevé de paramètres, ce qui peut être incompatible avec l'exigence d'un paramétrage simple et rapide pour faire face à l'évolution annuelle de l'offre variétale.

15 Quels aspects améliorer dans le modèle actuel ?

Cette synthèse recense les actions à effectuer pour améliorer la capacité de prédiction du modèle de culture. L'ordre dans lequel ces actions sont détaillées reflète l'importance du gain qui en est attendu.

15.1 Une révision du paramétrage

15.1.1 Une optimisation globale des paramètres estimés

Il est difficile de quantifier le gain de capacité de prédiction apporté par une valeur optimisée de paramètres non mesurables. L'optimisation de ces paramètres n'a pas pu être réalisée sur l'ensemble des données disponibles, pour deux raisons.

La première tenait au logiciel de développement choisi qui ne permettait pas de réaliser une estimation des sorties sur davantage de données qu'une seule situation. La valeur des paramètres estimés de cette manière résulte donc de moyennes réalisées pour chaque optimisation par situation.

D'autre part, des données utilisables pour l'estimation de paramètres sont disponibles tout au long du cycle de développement du modèle. La simultanéité du développement du modèle et de son paramétrage empêchent probablement d'avoir un aperçu global sur ces données. Doit-on ainsi régulièrement incorporer les nouvelles données acquises dans le processus d'estimation des paramètres ?

Dans tous les cas, il serait intéressant de procéder à une optimisation globale des paramètres (non génotypiques) de ce modèle et de juger de l'évolution de la qualité de prédiction.

15.1.2 Quantifier le gain apporté par le paramétrage génétique

Trois types d'études peuvent porter sur la valeur du paramétrage génotypique effectué : (i) quantifier le gain entre un paramétrage génotypique et l'utilisation de valeurs moyennes en guise de paramètres, (ii) estimer l'effet de l'environnement sur ces paramètres au sein du modèle et (iii) estimer un écart entre la valeur mesurée et la valeur optimale (améliorant la capacité de prédiction) pour un paramètre génotypique.

Le premier point complète la question du gain lié au paramétrage génotypique qui est traitée principalement à l'échelle d'un module (effet du déficit hydrique, indice foliaire, ...) plutôt qu'à celle du modèle entier. Le second concerne la stabilité du paramétrage génotypique qui est abordée dans cette étude en comparant les classements des génotypes (Cf. section [12.3.2](#)) pour une mesure des paramètres dans des milieux variés : si le

classement est conservé, le paramètre est sujet à des IGE faibles. En réalité, la valeur d'un paramètre génotypique (par ex. la position de la plus grande feuille du profil foliaire) est affectée par l'environnement. Il en va de même dans le modèle où la valeur du paramètre, déterminée à l'issue de la simulation (une fois le profil foliaire modifié par les contraintes environnementales) serait différente de la valeur initiale. Comparer les IGE affectant un paramètre dans le système réel et virtuel serait une information intéressante pour quantifier l'incertitude liée à l'utilisation de valeurs phénotypiques comme paramètres génotypiques.

Le dernier point a une portée plus analytique en permettant de savoir si le paramètre utilisé dans le modèle représente bien ce qui était attendu. Il faudrait donc dans un premier temps estimer la valeur optimale des paramètres génotypiques en écartant les compensations d'erreur (utiliser des données observées par module). Si l'écart entre la valeur mesurée et la valeur optimale est important, cela signifierait que le modèle traduit mal le fonctionnement supposé de la plante sur ce point.

15.2 Des points prioritaires pour poursuivre le développement

15.2.1 Allocation de biomasse vers les parties récoltées

Plusieurs hypothèses ont été envisagées pour modéliser l'allocation de la biomasse vers le capitule à partir de la floraison, toutes basées sur la prédiction d'un indice de récolte. Cependant, la prédiction actuelle de cet indice variétal n'est pas vraiment satisfaisante. Les deux principales hypothèses testées ont consisté en (i) une modélisation « mécaniste » de l'augmentation de l'indice de récolte en fonction du temps, affectée par des contraintes hydriques et thermiques et (ii) le paramétrage d'un modèle linéaire multiple indiquant une valeur finale d'indice de récolte en fonction de différentes variables (histoire hydrique, biomasse, génotype) calculées par le modèle.

La 2ème hypothèse, pourtant moins mécaniste donne les résultats les plus satisfaisants. Il semblerait donc que le concept d'indice de récolte, utile pour le diagnostic, soit difficile à intégrer dans une démarche de modélisation et devrait être remplacé par d'autres modèles d'allocation de biomasse pour permettre un saut dans la capacité de prédiction. Un modèle prenant en compte les évolutions de force de puits des différents compartiments (akènes, capitule, tige, limbes, racines) de manière dynamique serait une voie à explorer pour tenter de mieux traduire des différences variétales d'allocation de biomasse vers les akènes. Une étude récente sur le blé (Kang et al., 2007) utilise avec succès un modèle rendant compte de compétitions source/puits à une échelle fine (organes) pour expliquer l'allocation de la biomasse observée. Ce type d'approche, bien que difficilement intégrable dans un modèle classique, pourrait être utilisée en amont pour éclaircir cette problématique et suggérer des voies de modélisation.

15.2.2 Effet d'une contrainte hydrique sur la teneur en huile de l'akène

Actuellement, une contrainte hydrique n'agit pas directement sur l'accumulation d'huile d'une variété. C'est la réduction de surface foliaire et sa persistance après floraison qui sont modifiées par cette contrainte et qui ont à leur tour une action sur le rayonnement intercepté qui pilote l'accumulation d'huile. Cette approche s'est révélée insuffisante pour prédire correctement la teneur en huile. Il serait intéressant d'envisager des approches plus intégratives pour la simulation de cette variable, notamment par des relations impliquant le rendement, l'azote absorbé et la teneur en huile.

15.2.3 Progression du front d'enracinement du couvert

La partie racinaire est probablement la moins bien représentée dans le système : sa simulation consiste en une progression d'un front racinaire fonction de la température et d'une densité racinaire par horizon de sol en fonction du temps. La difficulté d'expérimenter sur ce compartiment au champ et donc la rareté des données observées ont limité le développement de cette partie du modèle. Une étude en pot récente ([Radanielson, 2007](#)) révèle des différences génotypiques sur le développement racinaire ayant des conséquences sur la ressource hydrique. Modéliser l'effet d'une contrainte hydrique sur l'avancement du front racinaire et prendre en compte cette éventuelle variabilité génétique (vitesse d'enracinement, profil d'extraction d'eau) seraient deux éléments originaux à intégrer dans les modèles de culture pour traduire la réponse d'une variété au déficit hydrique.

15.2.4 Intégration des effets de contraintes biotiques dans le modèle

Les maladies fongiques ont un impact majeur sur la productivité de la culture et sont à l'origine de nombreuses interactions génotype-milieu-conduite.

L'intégration de ces facteurs biotiques dans le modèle dès lors qu'on se projette dans des situations de production agricole est certainement d'une ampleur plus importante que les points développés ci-dessus, en particulier dans un contexte de réduction du recours à la protection chimique. Il n'en reste pas moins que la simulation d'indicateurs de l'état du couvert (phénologie, LAI) croisée avec des indicateurs environnementaux (humidité relative, température) peut déjà contribuer à la prédiction de la pression de maladie subie par le système ([Debaeke and Pérès, 2003](#); [Debaeke and Estragnat, 2003](#)). En retour, deux grandes voies s'ouvrent pour en simuler l'impact sur le système : (i) l'utilisation de relations directes entre la pression de maladie et la perte de rendement (ou de teneur en huile) et (ii) la caractérisation de l'effet des maladies sur des variables d'état du modèle (alimentation hydrique, surface foliaire, sénescence, remobilisation, ...), le rendement étant alors affecté à la suite de ces variables. Les deux types d'approches (intégratives et fonctionnelles) sont a priori possibles pour représenter l'effet de contraintes biotiques,

l'enjeu sera donc d'identifier la plus performante pour concilier prédiction et facilité de paramétrage.

15.3 Points secondaires d'amélioration du modèle

15.3.1 Simulation de la date de maturité physiologique

Le modèle termine la simulation du couvert au moment de sa maturité physiologique, un événement basé sur des sommes de température. Dans des conditions de fin de cycle en basse température, le modèle estime mal cette date de maturité physiologique. La durée de la phase post-floraison, intervenant directement dans la prédiction du rendement est ainsi allongée dans ces conditions avec des conséquences sur les écarts aux observations. Deux solutions pourraient être envisagées : éprouver la stabilité du paramétrage basé sur la somme de température des cycles à basse température et déterminer la date de maturité physiologique en se basant sur une simulation de l'humidité du grain.

15.3.2 Réduction de la capacité photosynthétique sous contrainte

La courbe de réponse de la transpiration à une contrainte hydrique est caractérisée précisément lors d'un phénotypage réalisé en serre. Il en résulte un paramétrage génotypique qui caractérise cette réponse. Pour rendre compte de l'échange eau/ CO_2 , cette courbe de réponse est utilisée pour réduire l'assimilation nette du couvert sous contrainte (efficacité biologique). L'utilisation directe de ce paramétrage dans le modèle entraîne un effet trop important de réduction de biomasse sous contrainte : il a donc été fait l'hypothèse d'un décalage entre les seuils de réduction de la transpiration et ceux de réduction de l'assimilation. Ce décalage consiste en un paramètre estimé statistiquement, il serait intéressant de le quantifier expérimentalement.

16 Quels développements pour la fonction d'évaluation variétale ?

Si le modèle de culture est au coeur de la fonction d'évaluation variétale assistée par modèle, le lien de ce dernier avec ses données d'entrée, qu'elles soient environnementales ou génétique est primordial. Améliorer cette fonction nécessite donc que l'effort porte sur cet ensemble.

Le paramétrage génétique a des implications à la fois sur la structure du modèle et sur les méthodes utilisées pour acquérir ces paramètres, deux aspects discutés dans cette étude. Toutefois la question de l'identification de la variabilité phénotypique en amont du paramétrage génotypique est un problème crucial. En effet, les traits variétaux à la base des paramètres génotypiques ne sont pas caractérisables avec la même facilité. Cette gradation peut être illustrée par trois exemples : (i) les traits architecturaux deviennent directement des paramètres génotypiques, (ii) les traits de réponse nécessitent des expérimentations plus détaillées pour identifier la composante génétique de cette réponse et la modéliser et (iii) certains traits ne peuvent pas être caractérisés au niveau génétique du fait d'une confusion d'effet difficile à démêler (absorption d'azote ou réponse à la fertilisation). Il semble donc indispensable de poursuivre un rapprochement avec des généticiens, pour une connaissance experte des ressources génétiques à explorer, et des écophysiologistes pour éclaircir le phénotypage de traits complexes pouvant être par la suite introduits dans le modèle de culture.

Une méconnaissance des données environnementales d'entrée (site, conduite et climat) peut avoir un impact plus important sur la prédiction du rendement qu'une variation génétique importante. En ce sens, la connaissance apportée par les agronomes sur la caractérisation d'un site (réserve en eau, minéralisation, reliquats) est précieuse. Ces données, considérées à tort comme plus accessibles que les paramètres génotypiques devraient donc être évalués avec une importance comparable aux autres aspects du modèle.

Enfin, pour que le modèle reste un outil plastique pouvant évoluer avec l'innovation variétale, il semble important de sensibiliser les sélectionneurs avec l'existence de cet outil. Ce rapprochement permettrait, dès les débuts d'une variété, d'avoir des informations sur son comportement et pourquoi pas d'utiliser une partie de ces informations pour initier son paramétrage.

En perspective, l'avancement actuel du projet, constitué par le modèle et les méthodes

pour étendre sa prise en compte de nouvelles variétés, permet d'envisager une première application de cet outil. Et c'est probablement un premier usage de cet outil, comme complément d'un réseau d'évaluation variétale simultanément à sa mise en place (Debaeke, 2007) qui permettra d'identifier des limites non perçues lors de son développement et d'agir en conséquence.

Bibliographie

- F. Agüera, FJ Villalobos, and F. Orgaz. Evaluation of sunflower (*Helianthus annuus*, L.) genotypes differing in early vigour using a simulation model. *European Journal of Agronomy*, 7(1-3) :109–118, 1997.
- L. A. Aguirrezabal, Y. Lavaud, A. A. Guillermo, N. G. Izquierdo, F. H. Andrade, and L. M. Gonzalez. Intercepted solar radiation during seed filling determines sunflower weight per seed and oil concentration. *Crop Science*, 43 :152–161, 2003.
- R. M. Aiken. Applying Thermal Time Scales to Sunflower Development. *Agronomy Journal*, 97(3) :746–754, 2005. doi : 10.2134/agronj2004.0181. URL <http://agron.scijournals.org/cgi/content/abstract/agrojn1;97/3/746>.
- FL Allen, RE Comstock, and DC Rasmusson. Optimal environments for yield testing. *Crop Science*, 18(5) :747–751, 1978.
- JF Angus, RB Cunningham, MW Moncur, and DH Mackenzie. Phasic development in field crops. I. Thermal response in the seedling phase. *Field Crops Research*, 3 : 365–378, 1981.
- TJ Arkebauer, JM Norman, and CY Sullivan. From cell growth to leaf growth. III : Kinetics of leaf expansion. *Agronomy Journal*, 87(1) :112–121, 1995.
- S. Asseng, Neil C. Turner, J. D. Ray, and B. A. Keating. A simulation analysis that predicts the influence of physiological traits on the potential yield of wheat. *European Journal of Agronomy*, 17(2) :123–141, September 2002. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/B6T67-44YF914-1/2/2557bcfa8499da908830a0264ae91f9c>.
- Senthold Asseng, Neil C. Turner, Tina Botwright, and Anthony G. Condon. Evaluating the Impact of a Trait for Increased Specific Leaf Area on Wheat Yields Using a Crop Simulation Model. *Agronomy Journal*, 95(1) :10–19, 2003. URL <http://agron.scijournals.org/cgi/content/abstract/agrojn1;95/1/10>.
- M. Bange, G. Hammer, and K. Rickert. Physiological determinants of potential yield of sunflower. In *Proc. 14th Int. Sunflower Conference, Beijing, China*, pages 570–575, 1996.
- MP Bange, GL Hammer, and KG Rickert. Effect of specific leaf nitrogen on radiation use efficiency and growth of sunflower. *Crop science*, 37(4) :1201–1208, 1997.

- M.P. Bange, G.L. Hammer, and K.G. Rickert. Temperature and sowing date affect in the linear increase of sunflower harvest index. *Agronomy Journal*, 90 :324–328, 1998.
- Aude Barbottin. *Utilisation d'un modèle de culture pour évaluer le comportement des génotypes : Pertinence de l'utilisation d'Azodyn pour analyser la variabilité du rendement et de la teneur en protéines du blé tendre*. PhD thesis, Institut National Agronomique Paris-Grignon, 2004.
- AD Bauchot and A. Merrien. Teneur en protéines des graines de tournesol et état protéique foliaire : revue bibliographique. *Informations techniques- C. E. T. I. O. M*, (102) :18–28, 1988.
- J.E Bergez, P. Chabrier, F. Garcia, C. Gary, M.H Jeuffroy, R. Martin-Clouaire, H. Raynal, and D. Wallach. Studing cropping system management by simulation : the RE-CORD platform project. In *Methodologies for Integrated Analysis of Farm Production Systems, FARMING SYSTEMS DESIGN Catania, Sicily, Italy*, 2007.
- JD Bewley and M. Black. Viability, Dormancy and Environmental Control. *Physiology and biochemistry of seeds. New York : Springer-Verlag*, 2, 1985.
- M Bindi, TR Sinclair, and J Harrison. Analysis of seed growth by linear increase in harvest index. *Crop Science*, 39(2) :486–493, 1999. URL <http://crop.scijournals.org/cgi/content/abstract/39/2/486>.
- R. Blanchet, N. Gelfi, D. Du Fourcq, M. Hernandez, and J. Decau. Nutrition azotée et élaboration du rendement du tournesol(*Helianthus annuus* L.). *Agrochimica*, 30(6) : 480–489, 1986.
- R. Blanchet, V. Texier, N. Gelfi, and P. Viguiet. Articulation des divers processus d'adaptation à la sécheresse et comportements globaux du tournesol. In CETIOM, editor, *Le tournesol et l'eau : Adaptation à la sécheresse, Réponse à l'irrigation*, pages 45–55, Paris, France, 1990.
- R. Bonhomme. *The solar radiation : characterization and distribution in the canopy*, chapter Crop structure and light microclimate : characterization and applications, pages 17–28. INRA Editions, 1993.
- K. J. Boote, J. W. Jones, W. D. Batchelor, E. D. Nafziger, and O. Myers. Genetic Coefficients in the CROPGRO-Soybean Model : Links to Field Performance and Genomics. *Agronomy Journal*, 95(1) :32–51, 2003. URL <http://agron.scijournals.org/cgi/content/abstract/agrojn1;95/1/32>.
- Kenneth J. Boote, James W. Jones, and Nigel B. Pickering. Potential uses and limitations of crop models. *Agronomy Journal*, 88(5) :704–716, 1996.

- Hamparsum Bozdogan. Model selection and Akaike's Information Criterion (AIC) : The general theory and its analytical extensions. *Psychometrika*, 52(3) :345–370, September 1987. URL <http://dx.doi.org/10.1007/BF02294361>.
- N. Brisson, C. Gary, E. Justes, R. Roche, B. Mary, D. Ripoche, D. Zimmer, J. Sierra, P. Bertuzzi, P. Burger, et al. An overview of the crop model STICS. *European Journal of Agronomy*, 18(3-4) :309–332, January 2003. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/B6T67-47FDS23-9/2/68a5238dac2706f8b1b634744dc9fb54>.
- N. Brisson, J. Wery, and K. Boote. *Working with Dynamic Crop Models : Evaluation, Analysis, Parameterization and Applications*, chapter Fundamental concepts of crop models illustrated by a comparative approach. Elsevier, 2006.
- Nadine Brisson and Jacques Wery. *Introduction aux modèles de culture. Pour une bonne utilisation des modèles de culture*. INRA, Le Croisic., 2002.
- N. Béghin. Déterminisme des prix en regard des productions en France, Europe, Monde. In *Rencontre Technique Regionale CETIOM*, 2008.
- M. Cabelguenne and P. Debaeke. Experimental determination and modelling of the soil water extraction capacities of crops of maize, sunflower, soya bean, sorghum and wheat. *Plant and Soil*, 202(2) :175–192, 1998.
- M. Cabelguenne, P. Debaeke, and A. Bouniols. 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(3) :175–196, June 1999. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/B6T3W-3WYH9SJ-3/2/085c20d025c1613cece932366f32c332>.
- P Casadebaig, P. Debaeke, and J. Lecoœur. Thresholds for leaf expansion and transpiration response to soil water deficit in a range of sunflower genotypes. *European Journal of Agronomy*, 28 :646–654, 2008.
- Pierre Casadebaig. 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, 2004.
- CETIOM. Stades-repères du tournesol. In CETIOM, editor, *Guide de l'expérimentateur tournesol*, pages 13–15, 2004.
- CETIOM. Brochure Tournesol 2008 Sud. Technical report, CETIOM, 2008.

- P. Chabrier, F. Garcia, R. Martin-Clouaire, G. Quesnel, and H. Raynal. Toward a simulation modeling platform for studying cropping systems management : the Record project. In *International Congress on Modelling and Simulation, MODSIM 10-13 déc. 2007, New Zealand.*, 2007.
- L. Champolivier and D. Bouliday. Compte-rendu tournesol 1997-1998 : Diagnostic et impact du climat. Technical report, CETIOM, 1999.
- S.C. Chapman, G.L. Hammer, and H. Meinke. A sunflower simulation model : I. model development. *Agronomy Journal*, 85 :725–735, 1993.
- S.C. Chapman, M. Cooper, and G.L. Hammer. 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, 2002.
- P. Ciais, M. Reichstein, N. Viovy, A. Granier, J. Ogee, V. Allard, M. Aubinet, N. Buchmann, C. Bernhofer, A. Carrara, et al. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature*, 437(7058) :529–533, 2005.
- J. Colson, A. Bouniols, and JW Jones. Soybean reproductive development : adapting a model for European cultivars. *Agronomy Journal*, 87(6) :1129–1139, 1995.
- M.J. Condorcet. *Essai sur l'application de l'analyse à la probabilité des décisions rendues à la pluralité des voix*. American Mathematical Society, 1972.
- DJ Connor and AJ Hall. Sunflower physiology. *Sunflower Technology and Production. Agronomy Monograph*, 35 :67–113, 1997.
- D.J. Connor and V.O. Sadras. Physiology of yield expression in sunflower. *Field Crops Research*, 30 :333–389, 1992.
- P. Q. Craufurd, P. V. Vara Prasad, and R. J. Summerfield. Dry Matter Production and Rate of Change of Harvest Index at High Temperature in Peanut. *Crop Science*, 42 (1) :146–151, 2002. URL <http://crop.scijournals.org/cgi/content/abstract/42/1/146>.
- C.T.P.S. Règlement Technique d'Examen des Variétés de Tournesol en Vue de leur Inscription au Catalogue Officiel Français. Technical report, G.E.V.E.S, 2005.
- RF Dale, DT Coelho, and KP Gallo. Prediction of daily green leaf area index for corn. *Agronomy Journal*, 72(6) :999–1005, 1980.
- C. R. C. de la Vega, V. O. Sadras, F. H. Andrade, and S. A. Uhart. Reproductive Allometry in Soybean, Maize and Sunflower. *Annals of Botany*, 85(4) :461–468, 2000. doi : 10.1006/anbo.1999.1084. URL <http://aob.oxfordjournals.org/cgi/content/abstract/85/4/461>.

- D. G. G. De Pury and G. D. Farquhar. Simple scaling of photosynthesis from leaves to canopies without the errors of big-leaf models. *Plant, Cell & Environment*, 20(5) :537–557, 1997. doi : 10.1111/j.1365-3040.1997.00094.x. URL <http://www.blackwell-synergy.com/doi/abs/10.1111/j.1365-3040.1997.00094.x>.
- P. Debaeke. Réponse à l'appel de proposition CTPS : Mise au point d'une démarche d'évaluation variétale s'appuyant sur une modélisation dynamique de l'interaction génotype x milieu x itinéraire technique : application au tournesol dans le cadre des essais d'inscription et de post-inscription. Technical report, INRA, 2007.
- P. Debaeke and A. Pérès. Influence of sunflower (*Helianthus annuus* L.) crop management on Phoma black stem (*Phoma macdonaldii* Boerema). *Crop Protection*, 22(5) :741–752, 2003.
- P. Debaeke and D. Raffaillac. Light interception as an indicator of leaf area index and risk of diseases in sunflower. *Helia*, 19(24) :1–15, 1996.
- P. Debaeke, M. Delos, and J. Moinard. Simulating the influence of sowing date on disease occurrence in sunflower. In *Proc. 2nd Int. ESA Symp. Modelling Cropping Systems, Florence (Italy)*, pages 123–124, 2001.
- P. Debaeke, J. Lecœur, A. M. Triboï, and F. Vear. Productivité du tournesol : analyse de la variabilité génétique obtenue par 30 années de sélection variétale en France. Technical report, INRA-AMSOL, Paris, France, 2003.
- P. Debaeke, A. M. Triboi, F. Vear, and J. Lecœur. Crop physiological determinants of yield in old and modern sunflower hybrids. In G. J. Seiler, editor, *Proceedings of 16th International Sunflower Conference.*, volume 1, pages 267–273, Fargo, North Dakota, USA., 2004.
- Philippe Debaeke and Andre Estragnat. 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 Crops Research*, 83(2) :139–155, August 2003. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/B6T6M-48S4NHD-3/2/fd1ec1baa024391a1c78ce762ff848f5>.
- JB Denis and P. Vincourt. Panorama des méthodes statistiques d'analyse des interactions génotype X milieu. *Agronomie*, 2(3) :219–230, 1982.
- L. Denis. *Etude génétique de l'aptitude au décortilage des akènes de tournesol (Helianthus annuus L.)*. PhD thesis, Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie de Rennes, 1994.
- L. Denis, V. Coelho, and F. Vear. Pericarp structure and hullability in sunflower inbred lines and hybrids. *Agronomie*, 14(7) :453–461, 1994.

- D. Desbois and B. Legris. *L'agriculture, nouveaux défis, Édition 2007*, chapter Prix et coûts de production de six grandes cultures : blé, maïs, colza, tournesol, betterave et pomme de terre, pages 65–78. 2007.
- RL Eisemann, M. Cooper, and DR Woodruff. *Genotype-by-Environment Interaction and Plant Breeding*, chapter Beyond the analytical methodology : better interpretation and exploitation of genotype-by-environment interaction in breeding, pages 108–117. Louisiana State University, Baton Rouge, LA, 1990.
- E. Fereres, F. Orgaz, and FJ Villalobos. Crop productivity in water-limited environments. In *Proceedings of the Fifth ESA Congress, Nitra (The Slovak Republic)*, pages 317–318, 1998.
- F. Flenet, A. Bouniols, and C. Saraiva. Sunflower response to a range of soil water contents. *European Journal of Agronomy*, 5 :161–167, December 1996.
- Francis Flenet. *Adaptation du tournesol à la sécheresse : Influence de l'intensité et du stade d'application de la contrainte hydrique*. PhD thesis, Université Paul Sabatier de Toulouse, spécialité : Physiologie végétale, 1994.
- Andrew L. Fletcher, Thomas R. Sinclair, and L.H Allen. Transpiration responses to vapor pressure deficit in well watered ‘slow-wilting’ and commercial soybean. *Environmental and Experimental Botany*, 61(2) :145–151, November 2007. doi : 10.1016/j.envexpbot.2007.05.004. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/B6T66-4NS0KSS-5/2/7042ef84eed2f96ee08715457c51e1e1>.
- V. Foucteau, M. El Daouk, and C. Baril. Interpretation of genotype by environment interaction in two sunflower experimental networks. *TAG Theoretical and Applied Genetics*, 102(2) :327–334, February 2001. URL <http://dx.doi.org/10.1007/s001220051649>.
- I. Félix, C Loyce, C Bouchard, J.M. Meynard, M.H. Bernicot, B. Rolland, and H. Haslé. Associer des variétés rustiques à des niveaux d'intrants réduits : Intérêts économiques et perspectives agronomiques. *Perspectives Agricoles*, 279 :30–35, 2002.
- B. Gabrielle, P. Denoroy, G. Gosse, E. Justes, and M. N. Andersen. A model of leaf area development and senescence for winter oilseed rape. *Field Crops Research*, 57 (2) :209–222, May 1998. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/B6T6M-3T6RX6K-6/2/6e79cb91bdc4d8eecd892f8b2c55>.
- E Gery. Rapport de stage de Master : Evaluation par modèles de stratégies agronomiques et génétiques en vue d'une adaptation à la sécheresse du tournesol. Technical report, Université Paul Sabatier, Toulouse, 2007.

- PJ Goyne and AA Schneiter. Photoperiod influence on development in sunflower genotypes. *Agronomy journal*, 79(4) :704–709, 1987.
- PJ Goyne, AA Schneiter, KC Cleary, RA Creelman, WD Stegmeier, and FJ Wooding. Sunflower genotype response to photoperiod and temperature in field environments. *Agronomy journal*, 81(5) :826–831, 1989.
- C. Granier and F. Tardieu. Is thermal time adequate for expressing the effects of temperature on sunflower leaf development ? *Plant, Cell & Environment*, 21(7) :695–703, 1998. doi : 10.1046/j.1365-3040.1998.00319.x. URL <http://www.blackwell-synergy.com/doi/abs/10.1046/j.1365-3040.1998.00319.x>.
- V. Guyot. Test d'un modele d'estimation des potentiels de rendement du tournesol et application a l'echelle d'un bassin de production en Charente-Maritime. Memoire de fin d'etudes, dess de productions vegetales, option sciences agronomiques, ENSA Rennes, Universite Rennes I, CETIOM, 2004.
- A.J. Hall, C. A. Chimenti, F. Vilella, and G. Freier. Timing of water stress effects on yield components in sunflower. In *Proceeding 11th Int. Sunflower Conference, Mar del Plata*, pages 131–136, 1985.
- A.J. Hall, D.J. Connor, and V.O. Sadras. Radiation-use efficiency of sunflower crops : effects of specific leaf nitrogen and ontogeny. *Field Crops Research*, 41 :65–77, 1995.
- G. L. Hammer, M. J. Kropff, T. R. Sinclair, and J. R. Porter. Future contributions of crop modelling—from heuristics and supporting decision making to understanding genetic regulation and aiding crop improvement. *European Journal of Agronomy*, 18(1-2) : 15–31, December 2002. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/B6T67-4773711-B/2/982f7ec8d74f67c87461be7ce2b404b7>.
- GL Hammer, D. Butler, RC Muchow, and H. Meinke. Integrating physiological understanding and plant breeding via crop modelling and optimisation. In M. Cooper and G.L. Hammer, editors, *Plant adaptation and crop improvement*, pages 419–441. CAB International, ICRISAT and IRRI, 1996.
- Graeme L. Hammer and Ian J. Broad. Genotype and Environment Effects on Dynamics of Harvest Index during Grain Filling in Sorghum. *Agronomy Journal*, 95(1) :199–206, 2003. URL <http://agron.scijournals.org/cgi/content/abstract/95/1/199>.
- R. W. Heiniger, R. L. Vanderlip, S. M. Welch, and R. C. Muchow. Developing guidelines for replanting grain sorghum : II. Improved methods of simulating caryopsis weight and tiller number. *Agronomy Journal*, 89(1) :84–92, 1997.

- Gerrit Hoogenboom, Jeffrey W. White, and Carlos D. Messina. From genome to crop : integration through simulation modeling. *Field Crops Research*, 90(1) :145–163, November 2004. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/B6T6M-4D67BVS-1/2/6a39d3eacc95ca562f434a9441e63b8e>.
- T. Horie. Simulation of sunflower growth : I. Formulation and parameterisation of dry matter production, leaf photosynthesis, respiration and partitioning of photosynthesis. *Bull. Natl. Inst. Agric. Sci.(Japan.) Ser. A*, 24 :45–70, 1977.
- INRA. *Sécheresse et agriculture. Réduire la vulnérabilité de l'agriculture à un risque accru de manque d'eau. Expertise scientifique collective, synthèse du rapport*. INRA (France), 2006.
- M.H. Jeuffroy, A. Barbottin, JW Jones, and J. Lecoœur. *Working with Dynamic Crop Models : Evaluation, Analysis, Parameterization and Applications*, chapter Crop models with genotype parameters, pages 281–307. Elsevier, 2006.
- C.A. Jones, J.R. Kiniry, PT Dyke, et al. *CERES-Maize : A Simulation Model of Maize Growth and Development*. Texas A&M University Press, 1986.
- J. W. Jones, B. A. Keating, and C. H. Porter. Approaches to modular model development. *Agricultural Systems*, 70(2-3) :421–443, 2001. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/B6T3W-4423NKG-5/2/5be14b240483d5d910d372af770c67ad>.
- Mengzhen Kang, Jochem B. Evers, Jan Vos, and Philippe De Reffye. The Derivation of Sink Functions of Wheat Organs using the GreenLab Model. *Annals of Botany*, page 212, November 2007. doi : 10.1093/aob/mcm212. URL <http://dx.doi.org/10.1093/aob/mcm212>.
- B. A. Keating and B. M. Wafula. Modelling the fully expanded area of maize leaves. *Field Crops Research*, 29(2) :163–176, April 1992. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/B6T6M-491580C-8K/2/74f5bd516282f00b947e6cd3204b0f6c>.
- S. Kichey. Maitrise de la richesse en huile des graine de tournesol au sein du bassin d’approvisionnement d’une coopérative agricole. Technical report, Memoire d’ingénieur ENSAIA, 2001.
- JR Kiniry, R. Blanchet, JR Williams, V. Texier, CA Jones, and M. Cabelguenne. Sunflower simulation using the EPIC and ALMANAC models. *Field Crops Research*, 30 : 403–423, 1992.
- J. Lecoœur. Analyse du fonctionnement d’un peuplement de pois. In INRA-ARVALIS-UNIP-AgroM, editor, *Agrophysiologie du pois protéagineux*, pages 19–23. INRA Editions, Paris, France, 2005.

- Jeremie Lecoeur and Thomas R. Sinclair. Analysis of nitrogen partitioning in field pea resulting in linear increase in nitrogen harvest index. *Field Crops Research*, 71 (3) :151–158, July 2001. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/B6T6M-43DDD62-1/2/0870f6ca1b068b137a93dee69882b0ca>.
- C. Lecomte. *L'évaluation expérimentale des innovations variétales. Proposition d'outils d'analyse de l'interaction génotype x milieu adaptés à la diversité des besoins et des contraintes des acteurs de la filière semences*. PhD thesis, Thèse de Doctorat, INA-PG, Paris-Grignon (France), 2005.
- G. Lemaire and JM Meynard. *Use of the nitrogen nutrition index for the analysis of agronomical data*, pages 45–55. Springer-Verlag, Berlin, 1997.
- A. J. Leon, M. Lee, and F. H. Andrade. Quantitative trait loci for growing degree days to flowering and photoperiod response in Sunflower (*Helianthus annuus* L.). *TAG Theoretical and Applied Genetics*, 102(4) :497–503, March 2001. URL <http://dx.doi.org/10.1007/s001220051673>.
- François Limaux, Sylvie Recous, Jean-Marc Meynard, and Armand Guckert. Relationship between rate of crop growth at date of fertiliser N application and fate of fertiliser N applied to winter wheat. *Plant and Soil*, V214(1) :49–59, August 1999. URL <http://dx.doi.org/10.1023/A:1004629511235>.
- J. I. Lizaso, W. D. Batchelor, and M. E. Westgate. A leaf area model to simulate cultivar-specific expansion and senescence of maize leaves. *Field Crops Research*, 80 (1) :1–17, January 2003. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/B6T6M-46THS2S-1/2/c0ff6c0a76d3326c9bef08a1665162c0>.
- M. Lopez Pereira, N. Trapani, and V. O. Sadras. Genetic improvement of sunflower in Argentina between 1930 and 1995 : Part III. Dry matter partitioning and grain composition. *Field Crops Research*, 67(3) :215–221, August 2000. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/B6T6M-40RTKRH-3/2/5301b851e06381516e8015aab367faf0>.
- M. Lorin. Analyse et modélisation de la réponse de génotypes de tournesol à la conduite de culture. Technical report, Memoire d'ingénieur ESA Purpan, 2003.
- H. L. Loubser and J. J. Human. The effect of nitrogen and phosphorus fertilization on the nitrogen absorption by sunflowers. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 170 (1) :39–48, 1993.
- C. Loyce, C. Bouchard, J.M. Meynard, B. Rolland, Doussinault G., M.H. Bernicot, and H. Haslé. Les variétés tolérantes aux maladies : Une innovation majeure à valoriser par des itinéraires techniques économes. *Perspectives Agricoles*, 268 :50–56, 2001.

- MM Ludlow and RC Muchow. A critical evaluation of traits for improving crop yields in water-limited environments. *Advances in agronomy*, 43 :107–153, 1990.
- R MacDonough, M. C. Balbi, and A.J. Hall. Phasic development and phyllochron responses to extended photoperiods and sowing date. In G.J. Seiler, editor, *Proceedings of the 16th International Sunflower Conference.*, pages 309–314, Fargo, North Dakota, USA., 2004.
- B. Mary and M. Guérif. Effet du stress azoté sur la plante : définition d’un indice de nutrition instantané. In *Annales du Séminaire STICS, Carry-le-Rouet, 17-18 Mars 2005*, pages 23–27, 2005.
- B. Mary, N. Beaudoin, E. Justes, and JM Machet. Calculation of nitrogen mineralization and leaching in fallow soil using a simple dynamic model. *European Journal of Soil Science*, 50(4) :549–566, 1999.
- T. Mavromatis, K.J. Boote, J.W. Jones, A. Irmak, D. Shinde, and G. Hoogenboom. Developing Genetic Coefficients for Crop Simulation Models with Data from Crop Performance Trials. *Crop Science*, 41(1) :40–51, 2001. URL <http://crop.scijournals.org/cgi/content/abstract/cropsci;41/1/40>.
- T. Mavromatis, K. J. Boote, J. W. Jones, G. G. Wilkerson, and G. Hoogenboom. Repeatability of Model Genetic Coefficients Derived from Soybean Performance Trials across Different States. *Crop Science*, 42(1) :76–89, 2002. URL <http://crop.scijournals.org/cgi/content/abstract/42/1/76>.
- A. Merrien. *Les points techniques du CETIOM : physiologie du tournesol*. CETIOM, 1992.
- A. Merrien and G. Grandin. *Comportement hydrique du tournesol, Le tournesol et l’eau : adaptation à la sécheresse, réponse à l’irrigation*. Points science du CETIOM, Paris, 1990.
- A. Merrien, R. Blanchet, and N. Gelfi. Relationships between water supply, leaf area development and survival, and production in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Agro-nomie*, 1 :917–922, 1981.
- E. Mestries and P. Jouffret. Comment le CETIOM évalue les variétés. *Oléoscope*, 66 : 4–8, 2002.
- M Monsi and T Saeki. On the Factor Light in Plant Communities and its Importance for Matter Production. *Annals of Botany*, 95(3) :549–567, 2005. doi : 10.1093/aob/mci052. URL <http://aob.oxfordjournals.org>.

- J. L. Monteith. Climate and the Efficiency of Crop Production in Britain. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 281 :277–294, November 1977.
- J.L. Monteith. The quest for balance in crop modeling. *Agronomy Journal*, 88(5) : 695–697, 1996.
- DJ Moot, PD Jamieson, AL Henderson, MA Ford, and JR Porter. Rate of change in harvest index during grain-filling of wheat. *Journal of Agricultural Science*, 126 : 387–395, 1996.
- J. Morizet and A. Merrien. *Le Tournesol et l'eau*, chapter Principaux traits du comportement hydrique du tournesol, pages 7–20. CETIOM, 1990.
- S. Munné-Bosch and L. Alegre. Die and let live : leaf senescence contributes to plant survival under drought stress. *Functional Plant Biology*, 31(3) :203–216, 2004.
- M Pages. Détermination des périodes de semis permettant de limiter l’impact du stress hydrique sur la productivité du tournesol dans le département de l’Aude. Technical report, CETIOM, 2007.
- JB Passioura. Simulation models : science, snake oil, education, or engineering. *Agronomy Journal*, 88(5) :690–694, 1996.
- A. Penaud and A. Peres. Phoma du tournesol. *Oléoscope*, 15 :37, 1994.
- FWT Penning de Vries, DM Jansen, HFM ten Berge, and A. Bakema. Simulation of Ecophysiological Processes of Growth in Several Annual Crops. *Simulation Monographs (Países Bajos)*, 1989.
- Gustavo A. Pereyra-Irujo and Luis A.N. Aguirrezabal. Sunflower yield and oil quality interactions and variability : Analysis through a simple simulation model. *Agricultural and Forest Meteorology*, 143(3-4) :252–265, April 2007. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/B6V8W-4N094B0-1/2/0e62aeb380e0d4df21c1a643cd8a1429>.
- G. Picq. Rayonnement solaire intercepté par les couverts des cultures de tournesol, facteur explicatif de la production. *Proc. 12th Int. Sunflower Conf., ISA, Novi-Sad (Yugoslavia)*, pages 81–85, 1988.
- E Pilorgé, G Arjaure, and C. Adam. *Guide de l’expérimentateur tournesol*. 2004.
- D. W. Podlich, M. Cooper, and K. E. Basford. Computer simulation of a selection strategy to accommodate genotype-environment interactions in a wheat recurrent selection programme. *Plant Breeding*, 118(1) :17–28, 1999. doi : 10.1046/j.1439-0523.

- 1999.118001017.x. URL <http://www.blackwell-synergy.com/doi/abs/10.1046/j.1439-0523.1999.118001017.x>.
- Richard Poire-Lassus. Analyse et modélisation de la variabilité phénotypique du rendement an graine dans un pannel de 26 génotypes de tournesol : intérêts et apports des modèles biophysiques. DEA developpement et adaptation des plantes : biologie moléculaire et intégrative, Université de Montpellier II, ENSA-M, 2005.
- A. Pouzet and A. Bugat. Description d’une méthode simple et rapide pour l’estimation de la surface foliaire par plante chez le tournesol. In *Proceedings of the 11th Int. Sunflower Conf., Mar del Plata (Argentina)*, pages 21–26, 1985.
- H. Quinones, V. Texier, M. Cabelguenne, and R. Blanchet. Simulation du comportement hydrique du tournesol et de ses repercussions sur la croissance et la production. In CETIOM, editor, *Le tournesol et l’eau : Adaptation à la sécheresse, Réponse à l’irrigation*, pages 56–74, Paris, France, 1990.
- R Development Core Team. *R : A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2006. URL <http://www.R-project.org>. ISBN 3-900051-07-0.
- M.A. Radanielson. Variabilité génotypique du développement racinaire : conséquences sur la ressource hydrique de variétés de tournesol cultivés. Technical report, Master BGAE, Université de Montpellier II., 2007.
- John W. Radin and John S. Boyer. Control of Leaf Expansion by Nitrogen Nutrition in Sunflower Plants : Role Of Hydraulic Conductivity And Turgor. *Plant Physiology*, 69 (4) :771–775, 1982. URL <http://www.plantphysiol.org/cgi/content/abstract/69/4/771>.
- HM Rawson and JH Hindmarsh. Light, leaf expansion and seed yield in sunflower. *Australian Journal of Plant Physiology*, 10 :25–30, 1983.
- Hervé Rey. *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)*. PhD thesis, Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier, spécialité sciences agronomiques, CIRAD-AMAP / INRA - LEPSE, 2003.
- Matthieu Reymond, Bertrand Muller, Agnes Leonardi, Alain Charcosset, and Francois Tardieu. 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 Physiology*, 131(2) :664–675, 2003. doi : 10.1104/pp.013839. URL <http://www.plantphysiol.org/cgi/content/abstract/131/2/664>.

- R. A. Richards. Selectable traits to increase crop photosynthesis and yield of grain crops. *Journal of Experimental Botany*, 51 :447–458, 2000. URL Richards-2000-J. Exp.Bot..pdf.
- Richard A. Richards. Physiological traits used in the breeding of new cultivars for water-scarce environments. *Agricultural Water Management*, 80(1-3) :197–211, February 2006. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/B6T3X-4GX64T8-2/2/5d1f353b4caefbe2ee7f02083c4874d4>.
- J.T Ritchie. Model For Predicting Evaporation From A Row Crop With Incomplete Cover. *Water Resour. Res.*, 8 :1204–1213, 1972.
- J. Roche. *Composition de la graine de tournesol (Helianthus annuus L.) sous l'effet conjugué des contraintes agri-environnementales et des potentiels variétaux*. PhD thesis, Institut National Polytechnique de Toulouse, 2005.
- Deborah P. Rondanini, Roxana Savin, and Antonio J. Hall. Estimation of physiological maturity in sunflower as a function of fruit water concentration. *European Journal of Agronomy*, 26(3) :295–309, April 2007. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/B6T67-4MKV2TV-1/2/aa6191895cf3a9ec65d5b99cafe8147f>.
- Peter Room, Jim Hanan, and Przemyslaw Prusinkiewicz. Virtual plants : new perspectives for ecologists, pathologists and agricultural scientists. *Trends in Plant Science*, 1 (1) :33–38, January 1996. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/B6TD1-44DTJNX-9/2/0f84b039c017ec837093365499f51474>.
- M. Cecilia Rousseaux, Antonio J. Hall, and Rodolfo A. S  nchez. Basal leaf senescence in a sunflower (*Helianthus annuus*) canopy : responses to increased R/FR ratio. *Physiologia Plantarum*, 110 :477–482, 2000.
- M.C. Rousseaux, A.J. Hall, and R.A. Sanchez. Far-red enrichment and photosynthetically active radiation level influence leaf senescence in field-grown sunflower. *Physiologia Plantarum*, 96 :217–224, 1996.
- V. O. Sadras, F. J. Villalobos, E. Fereres, and D. W. Wolfe. Leaf responses to soil water deficits : comparative sensitivity of leaf expansion and leaf conductance in field-grown sunflower. *Plant and Soil*, 153 :189–194, 1993.
- V. O. Sadras, L. Echarte, and F. H. Andrade. Profiles of Leaf Senescence During Reproductive Growth of Sunflower and Maize. *Annals of Botany*, 85 :187–195, February 2000. URL Sadras_Echarte_Andrade-2000-Ann.Bot..pdf.
- V.O. Sadras and D.J. Connor. 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, 1991.

- VO Sadras and AJ Hall. Quantification of temperature, photoperiod and population effects on plant leaf area in sunflower crops. *Field Crops Research*, 18 :185–196, 1988.
- VO Sadras and AJ Hall. Patterns of water availability for sunflower crops in semi-arid Central Argentina. A simulation-based evaluation of their interactions with cropping strategies and cultivar traits. *Agricultural Systems*, 31 :221–38, 1989.
- LR Salado-Navarro, K. Hinson, and TR Sinclair. Nitrogen partitioning and dry matter allocation in soybeans with different seed protein concentration. *Crop Science*, 25(3) : 451–455, 1985.
- A. Saltelli. *Sensitivity Analysis in Practice : a guide to assessing scientific models*. John Wiley and Sons, 2004.
- A. Saltelli and K. Chan. *Sensitivity Analysis*. Wiley, 2000.
- A. Saltelli, S. Tarantola, and K.P.S. Chan. A Quantitative Model-Independent Method for Global Sensitivity Analysis of Model Output. *Technometrics*, 41(1) :39–56, 1999.
- Benoit Sarr, Jeremie Lecoœur, and Pascal Clouvel. Irrigation scheduling of confectionery groundnut (*Arachis hypogaea* L.) in Senegal using a simple water balance model. *Agricultural Water Management*, 67(3) :201–220, July 2004. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/B6T3X-4CDS2X4-1/2/6ed04d22b2c4258fbe5610856fdf30ec>.
- AA Schneiter and JF Miller. Description of sunflower growth stages. *Crop Science*, 21 : 901–903, 1981.
- R. Shorter, RJ Lawn, and GL Hammer. Improving genotypic adaptation in crops-A role for breeders, physiologists and modellers. *Exp. Agric*, 27(2) :155–175, 1991.
- Thomas R. Sinclair and Russell C. Muchow. System Analysis of Plant Traits to Increase Grain Yield on Limited Water Supplies. *Agronomy Journal*, 93(2) :263–270, 2001. URL <http://agron.scijournals.org/cgi/content/abstract/93/2/263>.
- T.R. Sinclair. Limits to crop yield? In K.J. Boote, J.M. Bennett, T.R. Sinclair, and G.M. Paulsen, editors, *Physiology and Determinations of Crop Yield*, pages 509–532, Am. Soc. Agron., Madison, WI., 1994.
- T.R. Sinclair and T. Horie. Leaf nitrogen, photosynthesis, and crop radiation use efficiency : a review. *Crop Science*, 29(1) :90–98, 1989.
- T.R. Sinclair and R.C. Muchow. Effect of nitrogen supply on maize yield. I : modeling physiological responses. *Agronomy Journal*, 87(4) :632–641, 1995.

- T.R. Sinclair, G.L. Hammer, and E.J. van Oosterom. Potential yield and water-use efficiency benefits in sorghum from limited maximum transpiration rate. *Functional Plant Biology*, 32(10) :945–952, 2005. URL <http://dx.doi.org/10.1071/FP05047>.
- G A Slafer. Genetic basis of yield as viewed from a crop physiologist's perspective. *Annals of Applied Biology*, 142(2) :117–128, 2003. doi : 10.1111/j.1744-7348.2003.tb00237.x. URL <http://www.blackwell-synergy.com/doi/abs/10.1111/j.1744-7348.2003.tb00237.x>.
- M. Auxiliadora Soriano, Francisco Orgaz, Francisco J. Villalobos, and Elias Fereres. Efficiency of water use of early plantings of sunflower. *European Journal of Agronomy*, 21(4) :465–476, December 2004. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/B6T67-4DB5FN1-1/2/37d30487e70c5361697a039762d1a644>.
- B.T. Steer, S.P. Milroy, and R.M. Kamona. A model to simulate the development, growth and yield of irrigated sunflower. *Field Crops Research*, 32 :83–89, 1993.
- DW Stewart and LM Dwyer. A model of expansion and senescence of individual leaves of field-grown maize(*Zea mays* L.). *Canadian journal of plant science*, 74(1) :37–42, 1994.
- F. Tardieu. Virtual plants : modelling as a tool for the genomics of tolerance to water deficit. *Trends in Plant Science*, 8(1) :9–14, 2003.
- F. Tardieu, T. Lafarge, and T. Simonneau. Stomatal control by fed or endogenous xylem ABA in sunflower : interpretation of observed correlations between leaf water potential and stomatal conductance in anisohydric species. *Plant, Cell and Environment*, 19 : 75–84, 1996.
- H. Thomas. Canopy survival. *Topics in photosynthesis*, 12 :11–41, 1992.
- TN Tideman. Independence of clones as a criterion for voting rules. *Social Choice and Welfare*, 4(3) :185–206, 1987.
- Eugene Triboi and Anne-Marie Triboi-Blondel. Productivity and grain or seed composition : a new approach to an old problem—invited paper. *European Journal of Agronomy*, 16(3) :163–186, April 2002. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/B6T67-44Y0YM1-1/2/1c0726981b01c6ac1494459013398309>.
- NC Turner and HM Rawson. Yield and harvest index of sunflower cultivars : influence of duration and water stress. In *Proceedings of the 10th Int Sunf Conf, Surfers Paradise (Australia)*, pages 38–42, 1982.
- Neil C. Turner. Agronomic options for improving rainfall-use efficiency of crops in dry-land farming systems. *Journal of Experimental Botany*, 55(407) :2413–2425, 2004.

- doi : 10.1093/jxb/erh154. URL <http://jxb.oxfordjournals.org/cgi/content/abstract/55/407/2413>.
- M. Valé, B. Mary, and E. Justes. Irrigation practices may affect denitrification more than nitrogen mineralization in warm climatic conditions. *Biology and Fertility of Soils*, 43(6) :641–651, 2007.
- Matthieu Valé. *Quantification et prédiction de la minéralisation nette de l'azote du sol in situ, sous divers pédoclimats et systèmes de culture français*. PhD thesis, INPT-ENSAT, 2006.
- F. Vear, H. Bony, G. Joubert, D. Tourvieille De Labrouhe, I. Pauchet, and X. Pinochet. 30 years of sunflower breeding in France. *OCL. Oleagineux, corps gras, lipides*, 10(1) : 66–73, 2003.
- WN Venables and B.D. Ripley. *Modern Applied Statistics with S*. Springer, 2002.
- FJ Villalobos and JT Ritchie. The effect of temperature on leaf emergence rates of sunflower genotypes. *Field Crops Research*, 29 :37–46, 1992.
- F.J. Villalobos, A.J. Hall, J.T. Ritchie, and F. Orgaz. OILCROP-SUN : a development, growth and yield model of the sunflower crop. *Agronomy Journal*, 88 :403–415, 1996.
- D. Wallach, B. Goffinet, J.E. Bergez, P. Debaeke, D. Leenhardt, and J.N. Aubertot. Parameter Estimation for Crop Models A New Approach and Application to a Corn Model. *Agronomy Journal*, 93(4) :757–766, 2001.
- DJ Watson. 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, 1947.
- Stephen M. Welch, Judith L. Roe, and Zhanshan Dong. A Genetic Neural Network Model of Flowering Time Control in *Arabidopsis thaliana*. *Agronomy Journal*, 95 (1) :71–81, 2003. URL <http://agron.scijournals.org/cgi/content/abstract/agrojn1;95/1/71>.
- FD Whisler, B. Acock, DN Baker, RE Fye, HF Hodges, JR Lambert, HE Lemmon, JM Mckinion, and VR Reddy. Crop simulation models in agronomic systems. *Advances in agronomy*, 40 :141–208, 1986.
- G. Wricke. Über eine Methode zur Erfassung der ökologischen Streubreite in Feldversuchen. *Z. Pflanzenzuechtg.*, 47 :92–96, 1962.
- Xinyou Yin, Piet Stam, Martin J. Kropff, and Ad H. C. M. Schapendonk. Crop Modeling, QTL Mapping, and Their Complementary Role in Plant Breeding. *Agronomy Journal*,

95(1) :90–98, 2003. URL <http://agron.scijournals.org/cgi/content/abstract/agrojn1;95/1/90>.

Xinyou Yin, Paul C. Struik, and Martin J. Kropff. Role of crop physiology in predicting gene-to-phenotype relationships. *Trends in Plant Science*, 9(9) :426–432, September 2004. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/B6TD1-4D1V8JV-3/2/39535805910ca393c1ead6d39519928d>.

TITRE

Analyse et modélisation de l'interaction génotype – environnement – conduite de culture :
Application au tournesol (*Helianthus annuus* L.)

RESUME

La stagnation actuelle des rendements de la culture de tournesol résulte d'une surprenante compensation entre les progrès génétiques (+ 1.3 % de productivité par an) et la dégradation des conditions de cultures du tournesol : l'arrêt de l'irrigation, son déplacement vers des terres présentant un moindre potentiel et une augmentation des contraintes liées au développement de maladies.

Indépendamment du progrès génétique réalisé, la performance d'un génotype est très variable selon les conditions pédoclimatiques dans lequel il est cultivé et l'itinéraire technique auquel il est soumis : on parle d'interactions entre la variété, l'environnement (sol, climat, bioagresseurs) et la conduite de culture. Ainsi, la brusque évolution des prix de l'huile végétale dans un contexte de production jusqu'à présent tourné vers l'extensification a toutes les chances de déboucher sur des choix génotype-milieu-conduite originaux maximisant la marge brute.

L'objectif principal de cette étude est le développement et l'évaluation d'un modèle de culture, capable d'analyser et de prévoir le comportement de différentes variétés dans des environnements contrastés (eau et azote). Cet outil a été ensuite utilisé pour répondre à deux questions : (i) peut-on identifier une date de semis optimale dans le Sud-Ouest ? et (ii) peut-on définir un idéotype différent dans les grandes zones de production de tournesol ?

En perspective, l'avancement actuel du projet, constitué par le modèle et les méthodes pour étendre sa prise en compte de nouvelles variétés, permet d'envisager une première application de cet outil dans l'optique d'une évaluation variétale assistée par modèle.

ABSTRACT

In sunflower crop, the actual seed yield stagnation results from a singular compensation between genetic progress (+1.3% potential yield/year) and degradation of cultural environments and crop management. Independently of this progress, Genotype by environment (GxE) interactions lead to highly variable cultivar performance regarding pedo-climatic and management crop conditions.

The sudden surge of vegetable oils price in a crop context generally aiming towards extensification may result in original cultivar-environment-management choices. Such context requires to rapidly forecast the ability of each new variety to valorise cropping systems for various conditions.

The main goal of this study was to develop a crop model accounting for GxE interactions. Each genotype was represented by a set of measured parameters that are valid under a wide range of conditions. Two virtual studies were conducted to assess the model adequacy in identifying interesting crop management and to a further point, in assisting crop breeding.

MOTS-CLEFS

Interactions génotype x environnement ; conduite de culture ; modélisation ; déficit hydrique ; tournesol ; *Helianthus annuus*.

INTITULE ET ADRESSE DU LABORATOIRE DE RATTACHEMENT

UMR1248 "Agrosystèmes et développement territorial" (AGIR)
I.N.R.A. - Centre de Recherches de Toulouse
BP 52627 - F 31326 Castanet Tolosan Cedex