



HAL
open science

Variabilité inter et intra espèces de la réponse de la croissance foliaire à la température et à la demande évaporative chez les triticeae

Stéphane Leveau

► **To cite this version:**

Stéphane Leveau. Variabilité inter et intra espèces de la réponse de la croissance foliaire à la température et à la demande évaporative chez les triticeae. Sciences du Vivant [q-bio]. 2017. hal-02881447

HAL Id: hal-02881447

<https://hal.inrae.fr/hal-02881447>

Submitted on 25 Jun 2020

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

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



**Master Biologie des Plantes et des Micro-organismes,
Biotechnologies, Bioprocédés**

Parcours : Biologie Fonctionnelle des Plantes

Année Universitaire 2016-2017

**VARIABILITE INTER ET INTRA ESPECES DE LA REPONSE DE LA CROISSANCE
FOLIAIRE A LA TEMPERATURE ET A LA DEMANDE EVAPORATIVE CHEZ LES
TRITICEAE**

Stéphane LEVEAU

ITK, predict and decide

Et

Laboratoire Ecophysiologie des Plantes Sous-stress environnementaux

Soutenu le 12 Juin 2017

ABSTRACT

We have studied the response of leaf elongation rate to temperature for five genotypes of 11 species and of subspecies of wheat. We imposed temperature changes in the range 5 to 36°C during the night, and day vapour pressure deficit in the range 0.3 to 4 kPa. Leaf elongation rate, transpiration and environmental conditions were monitored at a time step of 15 min. A comparison of the response of leaf elongation rate to temperature normalized by its value at 20°C in each genotype showed very close responses between genotypes and species, with a probable difference of optimum temperature between species, and especially for species related to durum wheat (tetraploids), which would have a lower optimum temperature than diploid and hexaploid species. This work, confirms previous studies which have shown very little variability among seven bread wheat genotypes for the rate of coleoptile elongation, but extend it to a larger range of species and subspecies. In addition, it shows for the first time a small difference of temperature response between tetraploid and hexaploid wheats. Our results also show a positive effect of light on leaf elongation rate, independent of vapour pressure deficit and temperature, and non-reversible effect of high temperature on growth. Overall, these results could impact on modeling the effect of temperature in crop models and analyses of kinetics of growth in wheat.

RESUME

Nous avons étudié les réponses de la vitesse d'allongement foliaire chez cinq génotypes de 11 espèces et sous espèces de blé. Nous avons imposé des changements de température la nuit dans la gamme 5-36°C et des changements de demande évaporative de jour dans la gamme 0.3-4 kPa. La vitesse d'allongement foliaire, la transpiration de la plante et les conditions expérimentales ont été suivies au pas de temps de 15 min. La comparaison des réponses de la croissance normalisée par sa valeur à 20°C chez chaque génotype a montré des réponses très proches entre espèces et génotypes, avec peut-être une différence de température optimale de croissance entre espèces, et plus particulièrement entre les espèces apparentées au blé dur (tétraploïdes) qui auraient une température optimale plus faible que les autres espèces. Tout en confirmant une variabilité faible chez le blé préalablement démontrée chez sept génotypes de blé tendre pour la vitesse d'élongation du coléoptile, ces résultats, si confirmés, démontreraient une variabilité génétique chez les *Triticeae* non encore observée. Nos résultats montrent également un effet positif de la lumière sur l'allongement foliaire, indépendant du VPD et de la température, et des effets non-réversibles de température hautes sur la croissance. Dans leur ensemble, ces résultats devraient avoir un impact sur la modélisation de l'effet de la température dans les modèles de culture et sur l'analyse des cinétiques de croissance chez le blé.

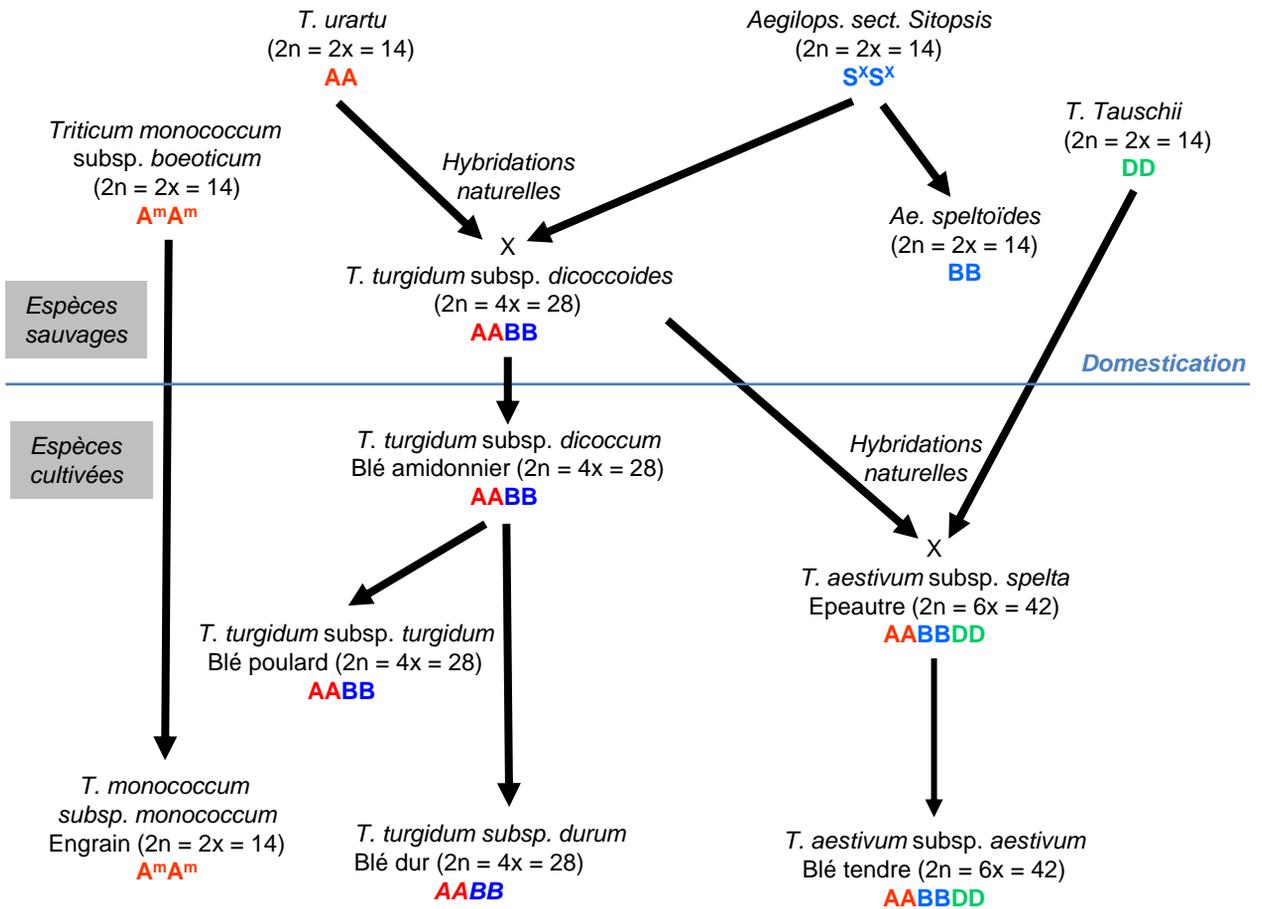


Figure 1. Schéma de l'histoire évolutive de blés cultivés.

INTRODUCTION

Une meilleure compréhension de l'impact du changement climatique sur la production végétale est essentielle pour informer les responsables politiques face aux changements globaux et développer des scénarios d'adaptation (Godfray et al., 2010). Une conséquence importante du changement climatique est l'augmentation de la variation des rendements d'une année à l'autre, qui a des répercussions majeures sur l'approvisionnement et les prix des produits agricoles (Iizumi et al., 2013). La température est la première variable climatique affectant la croissance et le développement des plantes et donc la principale cause des variations régionales et interannuelles des rendements. L'impact de la température sur les rendements dépend des espèces et des régions concernées (Challinor et al., 2014). Par exemple, le rendement en grain du blé diminuerait entre -4.5% et -8.2% par degré Celsius d'augmentation de la température moyenne globale suivant les régions (Liu et al., 2016) (Asseng et al., 2015). Les incertitudes sur l'impact de l'augmentation de la température restent très importantes et dépendent fortement de la prise en compte d'autres variables climatiques telles que la concentration en CO₂, les précipitations, ou l'humidité de l'air (Bassu et al., 2014) (Asseng et al., 2013).

Les céréales à paille ont un rôle nutritionnel et économique important (Gould, 2017). Leur facilité de conservation et leurs grains riches en amidon et protéines permet des transformations et utilisations variées pour l'alimentation humaine et animale, ainsi que pour d'autres usages. Les principales céréales cultivées dans le monde sont le blé, le riz et le maïs. Le blé est la céréale la plus cultivées au monde (en surface) et à l'échelle mondiale il représente 20% des apports en calories et protéines dans l'alimentation humaine (Shiferaw et al., 2013). Bien que par usage, le blé tendre (*Triticum aestivum*) soit le seul appelé « blé », il existe différentes espèces de blé (genre *Triticum*) dont certaines sauvages et de nombreuses sélectionnées par 10 000 ans d'agriculture humaine. Le blé tendre représente 95% de la production mondiale de blé et est cultivés dans une très large gamme de latitude (de 30° à 60°N et de 27° à 60°S) et d'altitude (de 0 à 4500 m) (Curtis BC et al., 2002). Le blé dur (*T. turgidum* subsp. *durum*) représente 5% de la production mondiale et est principalement cultivé dans le bassin Méditerranéen. D'autres espèces de blé sont cultivées plus marginalement, comme l'épeautre (*T. aestivum* subsp. *spelta*), le petit-épeautre ou engrain (*T. monococcum* subsp. *monococcum*), ou l'amidonier (*T. turgidum* subsp. *dicoccum*). Les blés cultivés sont le résultat de plusieurs évènements d'hybridations naturelles (Figure 1). Le premier événement, qui a eu lieu il y a environ 500 000 ans, est la fusion d'un blé sauvage

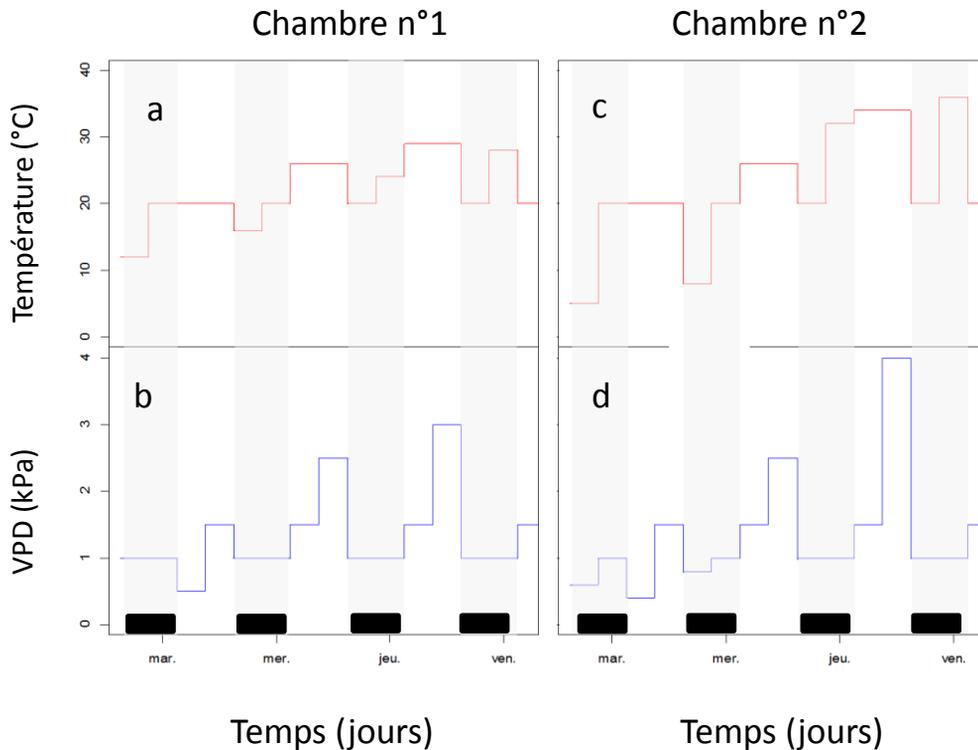


Figure 2. Consignes de température et de demande évaporative (VPD) durant une semaine expérimentale type. Ce protocole a été répété 11 fois durant 11 semaines consécutives avec de nouvelles plantes. Dans la chambre de culture numéro 1, on retrouve les gammes de température (a) et de demande évaporative (b) élevées, la gamme est de 5, 8, 20, 32, 36°C et 0.3, 1.5, 2.5 et 4 kPa. La gamme dans la chambre de culture numéro 2 est de 12, 16, 20, 24, 28°C et 0.5, 1.5, 2.5, 3 kPa pour la température (c) et la demande évaporative (d) respectivement. La photopériode est de 12h/12h. Dans la conception du plan expérimental on retrouve pour chaque pallier de nuit et de jour respectivement une température de 20°C et un VPD de 1.5 kPa.

(*Triticum urtatu*, génome AA) et d'un sistopis d'espèce inconnue proche d'*Aegilops speltoides* (génome BB), qui présentent chacun sept paires de chromosomes. Ce premier événement a conduit à l'apparition d'un blé sauvage tétraploïde (*T. turgidum* var. *dicoccoides*, génome AABB, 14 paires de chromosomes) qui a été domestiqué pour donner d'abord l'amidonnier puis le blé dur. Le second événement qui a eu lieu au cours de la domestication, il y a environ 9 000 ans, est le croisement d'un blé tétraploïde cultivé du type précédent et un égilope diploïde (*Aegilops tauschii*, génome DD). Cet événement a donné l'épeautre et le blé tendre (génome AABBDD, 21 paires de chromosomes), qui sont donc hexaploïdes.

De nombreuses études ont mis en évidence des différences importantes de tolérance aux températures élevées et à la sécheresse chez les blés sauvages et cultivés et il est classiquement admis que le blé dur a une tolérance plus importante à ces contraintes que le blé tendre (Josephides, 1992; López-Castañeda and Richards, 1994; Monneveux et al., 2012). Une méta-analyse récente a toutefois remis en cause la tolérance à la sécheresse plus importante du blé dur par rapport au blé tendre (Marti and Slafer, 2014). La comparaison de ces espèces a généralement été faite en comparant leurs rendements, ou des caractères agronomiques tels que le nombre de grain par m² ou la taille des grains. Les réponses écophysiologicals de ces espèces ont été beaucoup moins étudiées et nos connaissances sur les réponses des processus physiologiques de ces espèces aux facteurs de l'environnement sont limitées (Allahverdiyev, 2015). Pourtant, les réponses physiologiques à des échelles fines peuvent être très différentes de réponses macroscopiques qui sont les propriétés émergentes de tous les processus sous-jacents, intégrés pendant le cycle croissance de la plante (Tardieu and Parent, 2017). Par exemple, une réponse forte (grande sensibilité) de la croissance et/ou de la transpiration à la sécheresse peut avoir comme propriété émergente une réponse plus faible (plus faible sensibilité) du rendement à la sécheresse (Tardieu, 2012).

La température a un effet généralisé sur les caractères écologiques et physiologiques des systèmes biologiques, dont la réponse à la température suit un modèle exponentielle de Boltzmann–Arrhenius (Dell et al., 2011). Les réponses du développement et les paramètres du modèle associés sont assez bien caractérisés pour les principales espèces cultivées. En effet, ces réponses permettent de définir le temps thermique (ou l'équivalent pour des modèles non-linéaires) qui est la base du calcul du stade de développement de la plante dans les modèles de cultures utilisés pour de prédire le rendement. Cependant, ces modèles considèrent tous une réponse unique par espèce avec des paramètres de réponse espèce-dépendant mais pas génotype-dépendant.

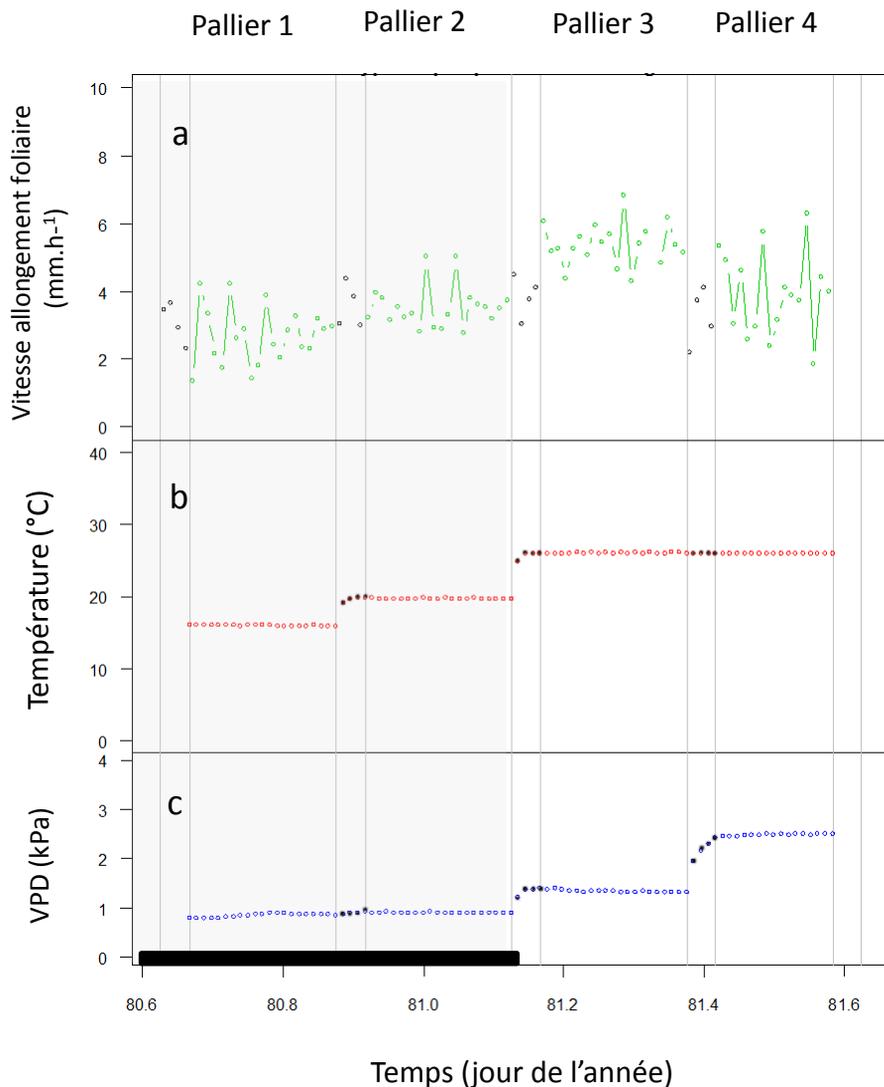


Figure 3. Exemple d'une cinétique de l'élongation foliaire (a) et des conditions expérimentales (b,c) sur une période de 24 heures. Le temps est exprimé en jour de l'année. La photopériode était de 12h/12h et la période de nuit est représentée en grisé dans les pallier n°1 et n°2 et celle de jour par le pallier n°3 et n°4. La durée d'un pallier est de 6 heures. Les lignes grises verticales montrent les périodes sélectionnées, durant lesquelles la météo est stable. Sur cette figure, le VPD de nuit est fixé à 1kPa et la température du pallier 1 est de 16°C et celle du pallier n°2 est de 20°C. Pour le pallier n°3 et n°4, de jour, le VPD prend comme valeurs 1.5kPa et 2.5kPa et la température est fixée à 26°C. On peut observer sur cet exemple une augmentation de l'élongation foliaire la nuit avec l'augmentation de température, et une diminution de l'élongation foliaire le jour avec une augmentation de VPD.

Peu d'études portent sur la variabilité intra-spécifique de cette réponse (Yin and Kropff, 1996), et à notre connaissance, il n'existe pas d'étude large chez le blé portant sur une large gamme de variabilité génétique. Chez *Arabidopsis thaliana*, le riz et le maïs, les paramètres de ce modèle sont uniques au sein d'une espèce pour différents processus de développement et de croissance (Parent and Tardieu, 2012). Ainsi, le taux de germination, la vitesse d'initiation des feuilles, la division cellulaire, la vitesse d'allongement foliaire et la durée des phases phénologiques suivent une réponse à la température commune après une normalisation par une température de référence (Parent and Tardieu, 2012). Ces travaux suggèrent donc que la variabilité génétique de la réponse de la croissance et du développement à la température au sein d'une espèce est limitée. De plus, les réponses très proches chez des espèces proches, comme entre l'orge (*Hordeum vulgare*) et le blé (*Triticum aestivum*) ont souligné le caractère très conservé et robuste de telle réponse. Chez le blé, les travaux publiés à ce jour n'ont pas cherché à décorréliser les effets propres de la température et de la demande évaporative (Schoppach and Sadok, 2012; Schoppach et al., 2016). Or, chez d'autres céréales comme le riz et le maïs, les réponses de la croissance à la demande évaporative montrent une forte variabilité génétique intra-spécifique (Parent et al., 2010). Chez ces espèces, les effets de la température ne peuvent donc pas être étudiés indépendamment de ceux de la demande évaporative. Des études doivent donc être conduites chez le blé et les espèces proches afin d'analyser la variabilité intra et inter-spécifiques du développement et de la croissance à la température et à la demande évaporative.

Etudier la variabilité génétique des réponses de la croissance foliaire à la température et à la demande évaporative dans une gamme très large de variabilité génétique chez les espèces de blé permettrait d'abord de conclure sur l'impact de la domestication et de la pression de sélection chez les blés cultivés. Cette réponse propre, étudiée sur la croissance foliaire permettrait de décorréliser les effets de la température et de la demande évaporative et ainsi d'étudier la variabilité génétique spécifique de la réponse à la demande évaporative. Une large gamme génétique permettrait d'identifier les sources potentielles d'amélioration variétale, étape préalable à l'identification des déterminismes moléculaires. Enfin, cette réponse et les paramètres associés pourraient être utilisés pour améliorer des modèles de culture capables de prendre en compte la variabilité génétique et son impact dans de multiples scénarios climatiques.

L'objectif de cette étude était donc de comparer des espèces sauvages et cultivées de blé pour la réponse de la croissance foliaire et de la conductance stomatique à la température et à la

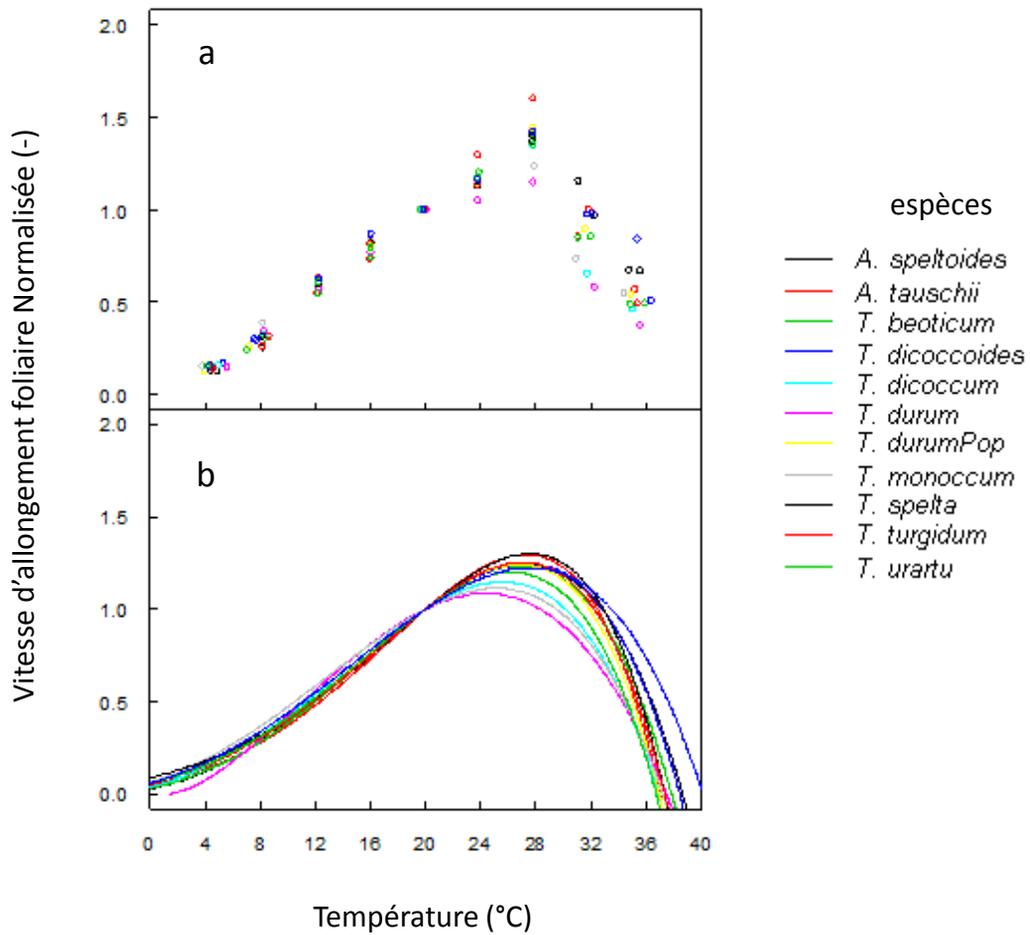


Figure 4. Vitesse d'élongation foliaire normalisée par sa valeur à 20°C en fonction de la température. Chaque couleur symbolise une espèce. En a, chaque point montre la moyenne expérimentale pour toutes les plantes et tous les génotypes de cette espèce pour un pallier de température donné. En b, les courbes calculées avec un modèle unique par espèce.

demande évaporative. Cinq génotypes de chacune des 11 espèces de la Figure 1 ont été cultivés en chambre de culture et exposés à différentes conditions thermiques et de demande évaporative. Un protocole expérimental a été mis en place afin d'analyser la réponse de la croissance foliaire à la température (de nuit) et à la demande évaporative (de jour). La vitesse d'allongement foliaire a été mesurée en continu à l'aide de capteurs de déplacement. La transpiration des plantes a également été mesurée par une méthode gravimétrique. Au cours de la période de tallage, les plantes ont été exposées pendant les six premières heures de la nuit à une température de 20°C, puis à des températures comprises entre 4°C et 36°C au cours des 6 h suivantes de la période nocturne. Afin de s'affranchir des différences de vitesse absolue d'allongement foliaire, qui varient en fonction des stades de développement des feuilles et des rangs foliaires, les vitesses d'allongement foliaire mesurées aux différentes températures ont été comparées (normalisées) à leur valeur à 20°C. Au cours de la période diurne, la demande évaporative a été manipulée en faisant varier le déficit de pression de saturation en vapeur d'eau de l'air (VPD). Les plantes ont été exposées pendant les premières heures de la période à un VPD de 1 kPa et une température de 20°C, puis à un VPD compris entre 0.3 et 4.0 kPa pendant les 6 h suivantes de la période diurne. Afin de décorréler les effets de la température et de la demande évaporative, les plantes ont été exposées aux différentes valeurs de VPD avec des températures comprises entre 20 et 34°C. Dans ce rapport, seul les résultats de vitesse d'allongement foliaire de nuit sont présentés.

RESULTATS

Les réponses à la température de l'élongation foliaire ont été analysées de nuit, en l'absence de demande évaporative chez cinq génotypes de chacune des 11 espèces et sous-espèces de blé étudiées et présentées dans la Figure 1. Bien que le protocole le permette et que les données aient été collectées, les résultats concernant les réponses de la croissance et de la transpiration à la demande évaporative n'ont pas encore été analysés et ne sont donc pas présentés dans ce rapport.

Pour l'analyse des réponses de la vitesse d'allongement foliaire (LER, Leaf Elongation Rate) à la température, neuf plantes de chaque génotype ont été soumises à un scénario de conditions environnementales unique, pendant cinq jours, trois semaines après semis (voir détails dans la section *Matériel et Méthodes*). Brièvement, les variables environnementales que nous avons fait varier sont la température et la demande évaporative (VPD, Vapour Pressure Deficit) de

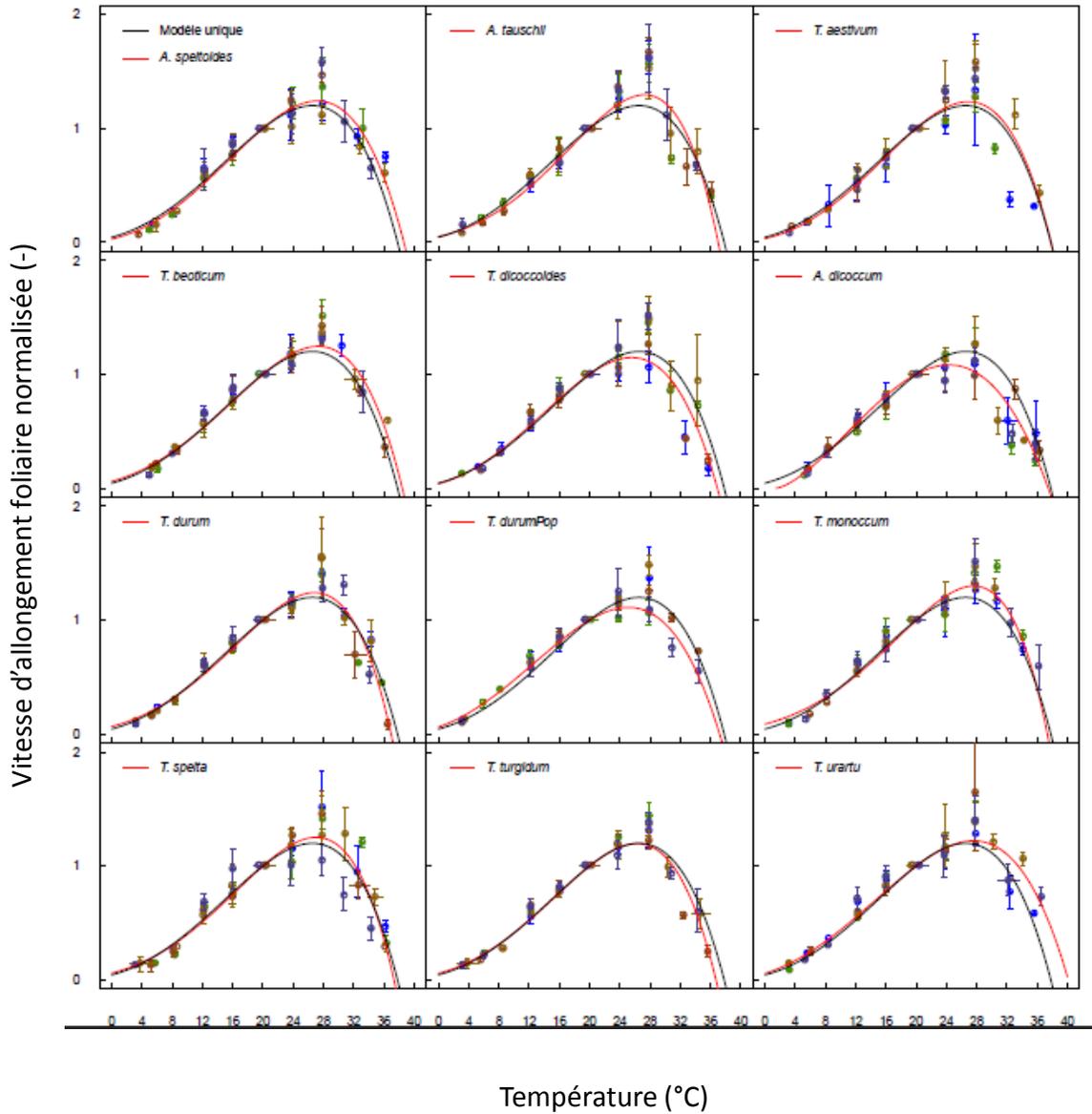


Figure 5. Vitesse d'élongation foliaire normalisée par sa valeur à 20°C en fonction de la température pour les différentes espèces et génotypes. Les points représentent les différents génotypes. Les lignes rouges représentent les courbes de réponse des modèles espèces (modèle différent pour chaque espèce mais commun entre génotypes d'une même espèce) et la ligne noire la courbe de réponse du modèle unique pour toutes les espèces. Les barres d'erreur représentent l'écart type des valeurs des génotypes pour un palier.

nuit et de jour, respectivement. Pour la réponse à la température, la gamme analysée était de 4 à 36 °C de température de plante (Figure 2). Chaque nuit, les six premières heures étaient à une température de 20°C quand les 6 h suivantes étaient à une température différente chaque nuit et dans chacune des deux chambres de culture utilisées.

Un exemple des cinétiques observées de LER et des conditions environnementales au cours d'une journée (jour 2 de la chambre 1 présenté en Figure 2) de ce protocole unique est représenté dans la Figure 3. Pour chaque palier de conditions stables, après un temps d'adaptation des conditions environnementales et de LER (~1h), la LER oscillait autour d'une moyenne différente. Par exemple, dans la Figure 3, une augmentation de température de plante de 16 à 20°C faisait augmenter la LER de 3 à 4 mm h⁻¹. De jour, à température fixe, l'augmentation du VPD de 1.5 kPa à 2.5 kPa montrait un effet négatif sur la croissance (5.5 à 4 mm h⁻¹ ; Figure 3). Les résultats de ces réponses au VPD ne sont pas analysés plus en détail dans ce rapport.

Ces vitesses mesurées au pas de temps de 15 min ont été moyennées pour toute la période de croissance et de conditions environnementales stables (Figure 3). Pour s'affranchir des différences de vitesses absolues entre génotypes, espèces, numéros de feuille, ou âges des feuilles, et qui ne concernent pas la réponse à la température en tant que telle, chaque croissance d'une feuille mesurée durant un palier de nuit donné (et donc à une température donnée), ont été normalisées par rapport à la vitesse mesurée pendant le premier palier de nuit à 20°C. Ainsi c'est la réponse relative qui est comparée entre génotypes et espèces et non un effet de vigueur de la plante ou de la feuille. La Figure 4 montre les variations de LER en fonction des températures dans chaque espèce (moyenne pour tous les génotypes d'une espèce à une température donnée). Globalement, le profil de ces réponses était similaire entre toutes les espèces (Figure 4a), avec une augmentation de vitesse de croissance avec la température jusqu'à 28 °C et une diminution de vitesse pour des températures plus hautes.

Dans le détail, des différences de profil entre espèces apparaissent. De nuit, l'augmentation de température de 5, 8, 12, 16 à 20 °C et de 20 à 24 °C apporte une augmentation de la croissance qui semble similaire dans toutes les espèces (Figure 4a). De 20 à 28°C, on observe une augmentation de la croissance pour toutes les espèces mais plus ou moins marquée selon l'espèce. Pour les conditions de 32 et 36°C, on observe une diminution de la croissance dans l'ensemble des espèces mais là aussi, avec des différences quant à la pente de la descente.

especes	light	Tmin	Topt	Tmax	RMSE	nRMSE	cRMSE	AIC	BIC
T.dicoccum	0	1.424	24.342	37.464	0.069	0.069	0.103	-6.712	-13.923
T.durumPop	0	-5.470	25.124	37.197	0.083	0.077	0.113	-3.152	-10.363
T.dicoccoides	0	-4.528	25.558	36.895	0.108	0.091	0.149	1.546	-5.665
T.turgidum	0	-8.269	26.232	36.717	0.082	0.069	0.111	-3.377	-10.588
allSpecies	0	-7.286	26.650	37.507	0.078	0.063	0.103	-12.435	-11.646
T.durum	0	-10.877	26.828	36.957	0.091	0.070	0.121	-1.564	-8.775
T.aestivum	0	-5.060	26.897	37.832	0.085	0.068	0.115	-2.771	-9.982
T.spelta	0	-9.736	27.032	37.336	0.063	0.052	0.083	-8.171	-15.382
A.speltoides	0	-4.257	27.197	38.637	0.067	0.054	0.087	-7.072	-14.283
A.tauschi	0	-9.850	27.268	37.003	0.147	0.102	0.187	6.984	-0.227
T.beoticum	0	-8.284	27.314	38.430	0.069	0.056	0.090	-6.528	-13.739
T.urartu	0	-6.061	27.549	40.119	0.092	0.072	0.112	-1.489	-8.700
T.monococcum	0	-16.896	27.592	37.347	0.061	0.047	0.076	-8.920	-16.131

Tableau 1. Paramètre des modèles indépendant ainsi que les indicateurs de la qualité des modèles pour chaque espèce (modèle différent pour chaque espèce mais commun entre génotypes d'une même espèce).

Effet aléatoire	Model	df	AIC	BIC	logLik	L.Ratio	p-value	signif
-	unique	4	-154.90	-144.17	81.45	-	-	
Tmin, Topt, Tmax	1	10	-156.96	-130.14	88.48	14.06	0.029	*
Topt, Tmax	2	7	-162.31	-143.53	88.15	13.40	0.0038	**
Tmin, Tmax	3	7	-150.40	-131.62	82.20	1.49	0.6837	
Tmin, Topt	4	7	-158.83	-140.05	86.41	9.93	0.0192	*
Topt	5	5	-158.93	-145.52	84.47	6.03	0.014	*
Tmax	6	5	-153.13	-139.71	81.56	0.22	0.6363	
Tmin	7	5	-152.90	-139.49	81.45	0.00	0.9999	

Tableau 2. Comparaison des différents modèles testés. Considérant que 0, 1, 2 ou 3 paramètres sont communs à toutes les espèces. Les valeurs des résultats des tests statistiques sont pour l'ensemble du jeu de données (toutes espèces). P value basée sur le test de ratio de vraisemblance.

Pour analyser ces courbes de réponse à la température de manière quantitative, nous avons utilisé un modèle de réponse basé sur trois paramètres que sont la température minimale à laquelle la croissance est nulle (T_{\min}), la température optimale pour laquelle la croissance est maximale (T_{opt}) et la température maximale, pour laquelle la croissance est de nouveau nulle (T_{\max}) (voir *Matériel et Méthodes*, Wang and Engel, 1998). Ce modèle décrivait bien les données expérimentales dans chaque espèce (Tableau 1 ; Figure 5), avec cependant une sous-estimation de la valeur de croissance à 28°C comparé aux données observées et un très grand intervalle de confiance pour T_{\min} . Pour cette raison les différentes valeurs de T_{\min} ne sont pas commentées dans ce rapport. Ce modèle, paramétré pour chaque espèce montrait des différences de réponse entre les espèces principalement autour de T_{opt} , dont la valeur estimée variait entre 24 et 32°C (Figure 4b). Pour avoir une première approche de la variabilité inter-espèces sur les paramètres nous avons regardé les valeurs et l'intervalle de confiance des paramètres pour chaque espèce (une espèce = un modèle différent, Figure 6). Chez toutes les espèces, T_{opt} variait de 24.3 à 27.6°C et T_{\max} variait de 37.0 à 40.1°C. Les espèces de blé dur semblaient montrer des T_{opt} plus faibles que les autres espèces.

Pour tester statistiquement si ces paramètres étaient différents entre espèces, nous avons opté pour une stratégie de comparaison de modèles avec plus ou moins de paramètres fixés (commun) à toutes les espèces. Deux approches étaient considérées. La première était la différence de BIC (Bayesian Information Criterion) entre modèles, le modèle avec la valeur de BIC la plus faible étant le meilleur, avec une différence de BIC > 5 comme seuil de significativité. Le critère d'information d'Akaike (AIC) a également été considéré. La deuxième approche était d'utiliser un test statistique de ratio de vraisemblance, chaque paramètre étant décrit comme la combinaison d'un effet fixé (ou non) et une valeur aléatoire qui dépend de l'espèce. Par exemple, s'il n'y a pas d'effet aléatoire de T_{opt} (modèle 3 dans le Tableau 2), cela veut dire que la valeur de T_{opt} est commune à toutes les espèces et que T_{\min} et T_{\max} changent selon l'espèce. Nous avons donc comparé le modèle unique (commun à toutes les espèces), sans effet aléatoire aux modèles avec 1, 2 ou 3 paramètres avec une partie aléatoire (dépendant de l'espèce).

Les différents critères donnaient des résultats différents (Tableau 2). L'approche BIC indiquait qu'il n'y avait pas de modèle avec un BIC inférieur de 5 au BIC du modèle unique, seul le modèle 5 (T_{opt} varie) ayant un BIC inférieur, mais de seulement 1.4, non significatif. Cela indiquait que le meilleur modèle était le modèle avec tous les paramètres fixés et qu'il n'y avait pas de raison statistiquement valide de choisir un modèle complexe (de la variabilité

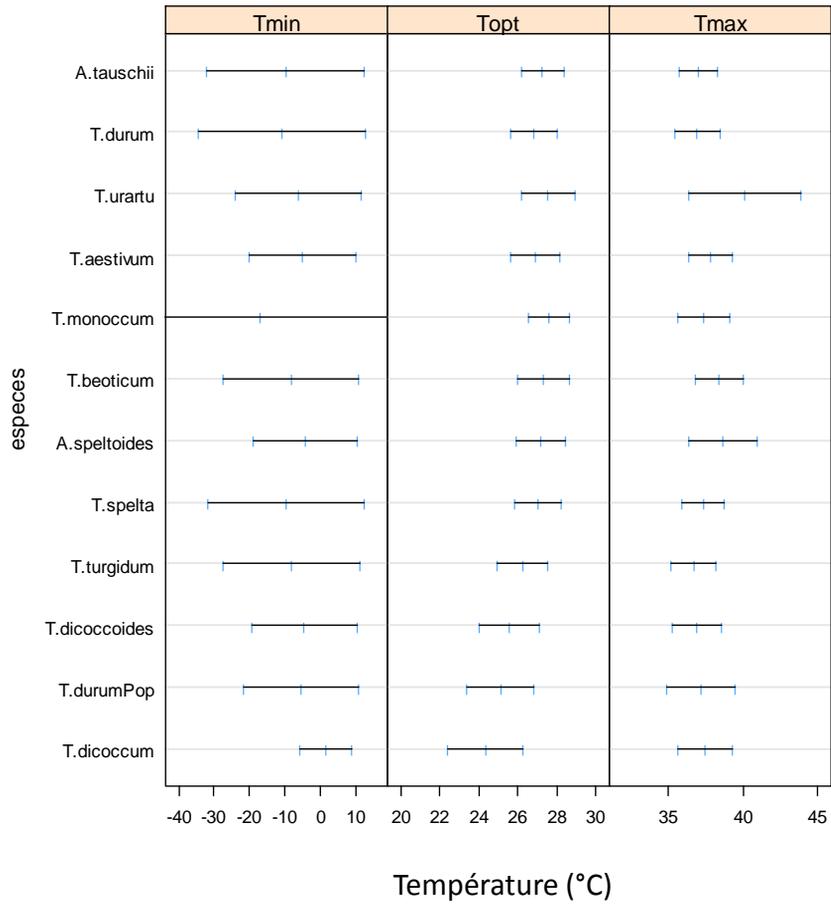


Figure 6. Intervalle de confiance des paramètres du modèle pour chaque espèce (modèle différent pour chaque espèce mais commun entre génotypes).

génétique sur au moins un des paramètres), comparé au modèle plus simple (les paramètres sont constants). Autrement dit, d'après de le critère BIC, il n'y avait pas de variabilité génétique significative entre ces courbes de réponse. La deuxième approche (ratio de vraisemblance) indiquait que quatre modèles étaient significativement meilleurs que le modèle unique (les modèles 1, 2, 4 et 5) et que le meilleur modèle était le modèle 2, considérant des effets aléatoires sur T_{opt} et T_{max} . Le critère AIC indiquait que le meilleur modèle était le modèle 2, mais non significativement différent du modèle 5 qui a un paramètre de moins.

Ces résultats peuvent aussi être vérifiés graphiquement. La Figure 7 montre les différents modèles analysés. Les panneaux d, g et h montrent qu'avec un T_{opt} fixé, les modèles ne pouvaient pas représenter la variabilité génétique observée dans les panneaux a et b. Inversement les modèles fixant T_{max} et/ou T_{min} mais pas T_{opt} étaient à peu près également capable de représenter la variabilité génétique observée.

Globalement, ces différentes approches ont montré que (1) les courbes étaient proches entre espèces. Ni le paramètre T_{min} , ni T_{max} ne permettent de discriminer les espèces ; (2) T_{opt} était indispensable pour représenter la variabilité génétique observée entre espèces ; (3) Le modèle 5, qui a une variabilité sur T_{opt} semble meilleur que les autres modèles. Il semble donc qu'il y ait une diversité génétique sur T_{opt} entre les espèces étudiées.

Une analyse plus fine de ces réponses à l'échelle du génotype devrait indiquer si ces différences observées sont robustes (les différents génotypes d'une même espèce présentent des caractères similaires) ou si la variabilité intra-spécifique est large, et donc qu'il faudrait un plus grand nombre de génotypes par espèce pour pouvoir conclure. La Figure 8 montre les courbes des différents génotypes par espèce. Malgré une large gamme de réponse par espèce, ces courbes, et les valeurs des paramètres associés (Figure 9) tendent à confirmer des valeurs plus faibles de T_{opt} chez les espèces tétraploïdes apparentées au blé dur (*T. turgidum* subsp. *durum*, *T. turgidum* subsp. *dicoccum*, *T. turgidum* subsp. *dicoccoides*) que chez les autres espèces.

Ce protocole a été développé pour étudier la diversité génétique inter-espèce en priorité. Le petit nombre de génotypes par espèce ne permet pas de comparer réellement la variabilité intra-spécifique à la variabilité interspécifique et ne nous permet pas d'aller plus loin dans l'analyse de cette variabilité intra-spécifique. Cependant la gamme de génotypes pris dans leur ensemble et non par espèce permet de tester la variabilité génotypique dans l'ensemble

hypothèse	Model	Effet fixée	df	AIC	BIC	logLik	L.Ratio	p-value	signif
alternative	1		10	-408.81	-370.34	214.40			
null	2	Tmin	7	-408.15	-381.22	211.07	6.66	0.0837	.
null	3	Topt	7	-371.57	-344.65	192.79	43.23	0.0001	***
null	4	Tmax	7	-399.49	-372.57	206.75	15.31	0.0016	**
null	5	Tmin, Tmax	5	-385.55	-366.31	197.77	33.26	0.0001	***
null	6	Tmin, Topt	5	-370.47	-351.24	190.24	48.33	0.0001	***
null	7	Topt, Tmax	5	-362.80	-343.57	186.40	56.01	0.0001	***

Tableau 3. Comparaison des différents modèles pour les génotypes testés, considérant que 0, 1, 2 ou 3 paramètres sont communs à toutes les espèces. Les valeurs des résultats des tests statistiques sont pour l'ensemble du jeu de données (tous génotypes). Comparaison du modèle unique (pour tous les génotypes avec paramètre aléatoire indépendant par génotypes) contre les modèle avec ou sans effet aléatoire.

des espèces de blé. Nous avons donc conduit une analyse similaire à la comparaison entre espèces mais pour la comparaison entre génotypes. La question était donc de savoir si les génotypes différaient sur T_{\min} , T_{opt} et/ou T_{\max} , ou, autrement dit, si un modèle était capable de reproduire la variabilité observée avec des paramètres constants ou non. Pour connaître l'effet des génotypes sur les paramètres du modèle nous avons comparé les différentes combinaisons de modèles avec ou sans paramètre aléatoire comme fait précédemment à l'échelle espèce.

A la différence de l'analyse à l'échelle espèce, les différents critères donnaient tous la même réponse, à savoir que le meilleur modèle était celui considérant T_{\min} commun à tous les génotypes et T_{\max} et T_{opt} dépendant du génotype. Par exemple le modèle avec le plus petit BIC était le modèle 2 (Tableau 3) et il n'existait pas de modèle avec le même nombre ou un nombre inférieur de paramètre et un BIC inférieur de plus de 5. L'AIC et la méthode du ratio de vraisemblance montraient que le meilleur modèle était le modèle considérant aucun effet fixé (Tableau 3) mais que le modèle avec T_{\min} fixé (et donc un paramètre de moins) n'était pas significativement différent. De la même façon qu'à l'échelle espèce, les modèles considérant T_{opt} communs à tous les génotypes étaient les pires modèles (plus grands AIC et BIC ; Tableau 3) et ne permettaient pas de représenter la variabilité observée expérimentalement (Figure 10). Cependant, cette analyse semble montrer qu'il existe aussi une diversité génétique sur T_{\max} .

DISCUSSION

Nos résultats montrent une possible variabilité génétique intra- et inter-espèces chez les *Triticeae* sur la réponse de la vitesse d'allongement foliaire à la température, tout en restant faible comparé à d'autres réponses comme la réponse au déficit hydrique ou à la demande évaporative observée chez d'autres espèces (Parent et al., 2009). Ces résultats vont dans le même sens que des travaux antérieurs chez plusieurs espèces (Parent and Tardieu, 2012) qui montrent une variabilité intra-spécifique faible chez plusieurs espèces, tout en affinant ces résultats sur plusieurs points :

-Une réponse de la croissance à la température a été déterminée sur une gamme de variabilité génétique très large pour les différentes espèces et sous-espèces de blé. Si une réponse à la température unique est conservée dans les modèles de culture, les paramètres trouvés ici devraient permettre des prédictions plus robustes.

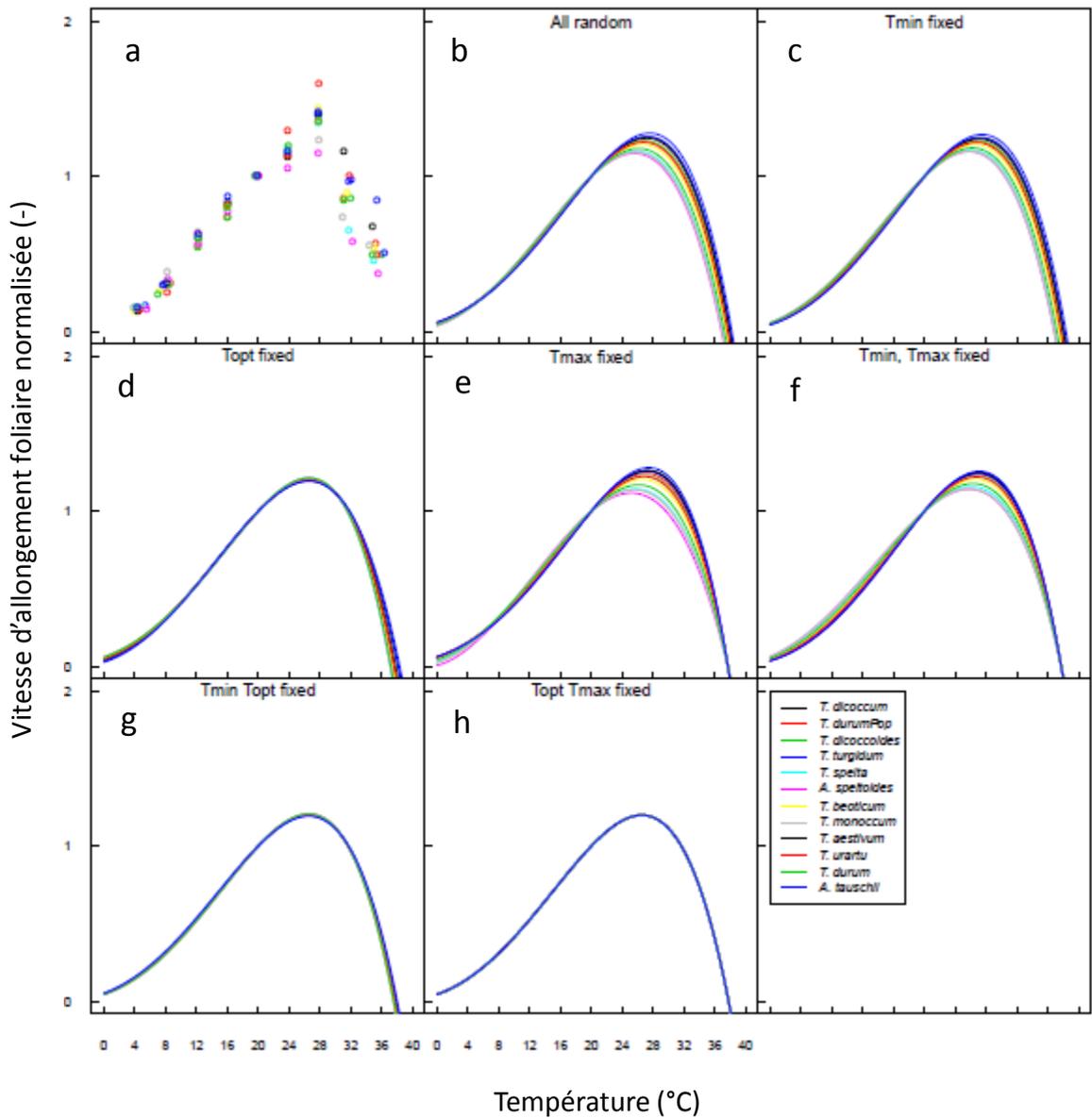


Figure 7. Vitesse d'allongement foliaire normalisée par sa valeur à 20°C en fonction de la température pour les différentes espèces. Les lignes représentent les courbes de réponse à la température du modèle espèce (modèle avec effet fixe et un effet aléatoire qui dépend des espèces). All random: effet fixe et effet aléatoire sur tous les paramètres. Tmin, Topt et Tmax fixed: pas d'effet aléatoire sur Tmin, Topt et Tmax respectivement. **A**, points expérimentaux mesurés; **B**, modèle unique; **C**, Modèle 1; **D**, Modèle 2; **E**, modèle 3; **F**, modèle 4; **G**, modèle 5; **H**, modèle 6; **G**, modèle 7. Le descriptif des modèles et les statistiques associées sont résumés dans le Tableau 2.

-Les blés tétraploïdes de la famille du blé dur (et ses ancêtres) semblent avoir une température optimale plus faible que les autres espèces de blé. Si cela était confirmé, cela montrerait une adaptation contre-intuitive, le blé dur étant réputé comme plus résistant aux hautes températures que le blé tendre.

-La gamme de variabilité à l'intérieur de chaque espèce semble large comparé à la gamme de variabilité observé entre espèces, quand bien même le nombre de génotypes était limité pour chaque espèce. Pourtant, la gamme de variabilité totale observée reste faible comparée à celle d'autres processus. Si la gamme de variabilité était similaire dans chaque espèce et peu différentes entre espèces, cela pourrait vouloir dire que des contraintes existent pour ces réponses adaptatives.

Ces résultats sont sûrement à nuancer. Tout d'abord, le protocole expérimental a été conçu pour en premier lieu caractériser la variabilité génétique interspécifique. Pour cela, et ne pas risquer de sélectionner des génotypes non-représentatif de l'espèce, nous avons analysé cinq génotypes par espèce. Dans cette gamme génotypique limitée par espèce nous avons cependant observé une gamme de variabilité s'approchant de celle observée au niveau interspécifique. Une analyse plus poussée de l'héritabilité de chaque paramètre pour un génotype devrait nous permettre de faire la part entre bruit et variabilité réelle, en attendant des analyses avec un nombre de génotypes par espèce plus important. Une deuxième observation est que bien que chez toutes les espèces, la température expérimentale pour laquelle la vitesse de croissance était élevée soit similaire (28°C), l'analyse statistique effectuée avec un modèle de réponse à la température très utilisé donne l'information que le T_{opt} doit être considéré comme différent entre espèces. Cela montre qu'il sera difficile de conclure sans une gamme de températures testée plus fine, autour de T_{opt} , par exemple de 24 à 29°C.

Ces premières analyses attirent aussi des questions auxquelles devrait permettre de répondre l'analyse des vitesse de croissance de jour. Tout d'abord, l'analyse de la variabilité génétique des réponses de la croissance à la demande évaporative va permettre de comparer les réponses à la température et à la demande évaporative. Puisque demande évaporative et température pendant la journée sont très corrélées au champ, il pourrait exister un lien entre ces réponses, dû à des sélections et/ou adaptation conjointes. L'analyse des cinétiques de croissance a d'ores et déjà montré des résultats non-attendus, qu'il faudra analyser plus en détail. A la transition de la croissance entre le jour et la nuit, on observe une augmentation de la

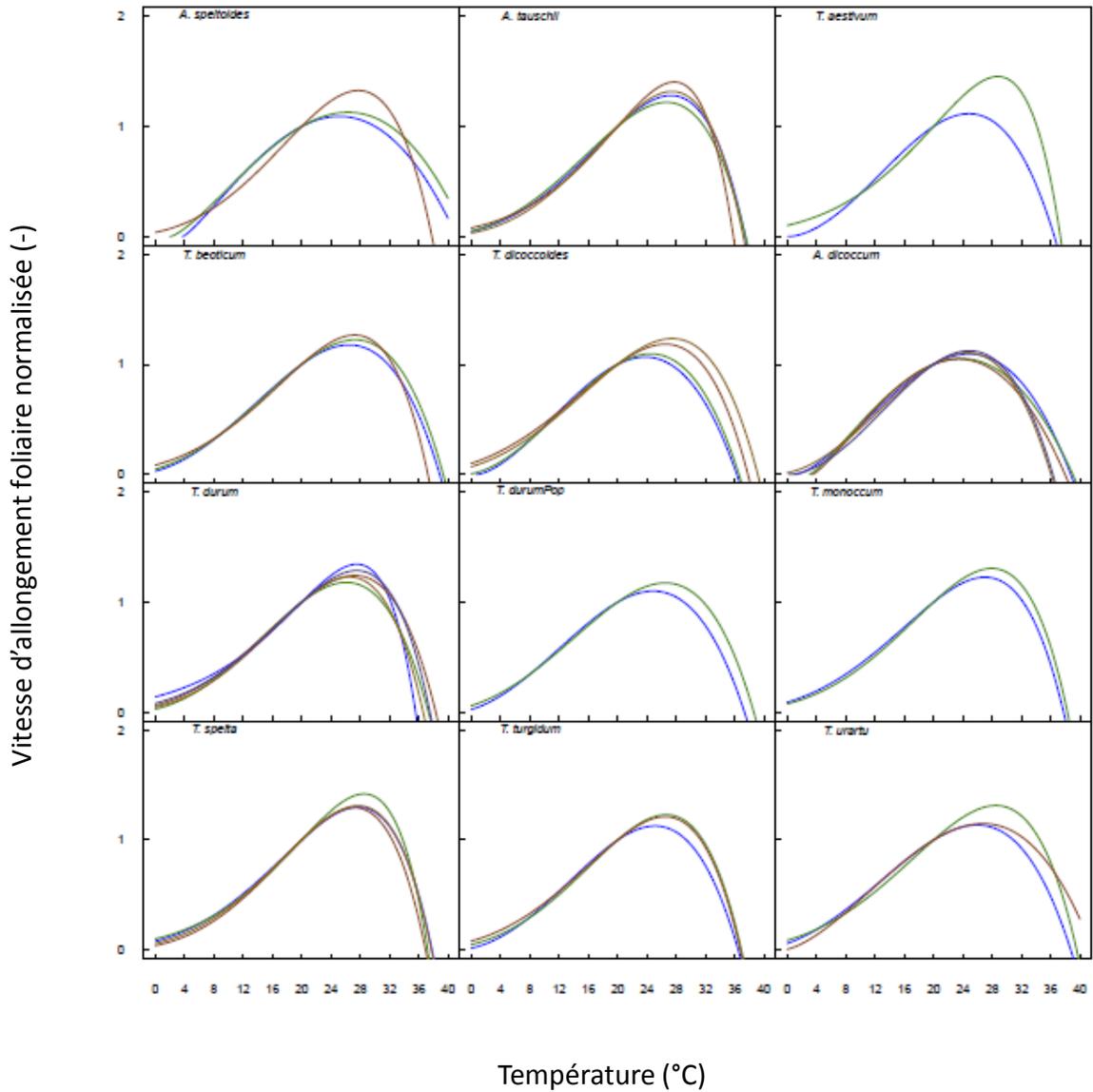


Figure 8. Vitesse d'allongement foliaire normalisée par sa valeur à 20°C en fonction de la température pour les différents génotypes. Les lignes représentent les courbes de réponse à la température des modèles génotype indépendant (modèle différent pour chaque génotype dans chaque espèce).

croissance quelle que soit la condition d'environnementale de jour. En contraste, le passage du jour à la nuit apporte une diminution de la croissance (Figure 11). Ces résultats sont contre intuitifs et inverse à ceux souvent décrits dans la littérature avec des croissances plus faibles de jour que de nuit, dus à des effets hydrauliques et circadiens (Caldeira et al., 2014). Ces effets pourront être caractérisés dans cette expérience car nous disposons de transitions nuit/jours avec des conditions très différentes. L'effet de la température et de la demande évaporative seront caractérisés et devrait permettre une analyse sans confusion d'effets.

Cette expérience a montré que l'on ne pouvait pas considérer la réponse à la température comme une relation unique dans certaines circonstances. En effet des changements de température ont montré que l'histoire thermique d'une feuille influençait la valeur de croissance à une température donnée. Par exemple, la Figure 12 montre que la vitesse de croissance observée à 20°C pour une feuille est différente avant et après un passage à haute température. A 36°C, la vitesse de croissance n'est pas stable et diminue au cours du temps. Après avoir retrouvé une température de 20°C, la croissance ne retrouve pas sa valeur initiale. Un effet similaire a été observé pour de large sauts de température (e.g. de 5 à 20°C, non-mostraré ici). Cet effet non-réversible des hautes températures sera analysé et la variabilité génétique de ce processus sera caractérisée.

CONCLUSION

Dans cette étude nous avons analysé les réponses de la vitesse d'allongement foliaire chez cinq génotypes de 11 espèces et sous espèces de blé. (*Triticeae*). Nous avons montré que ses réponses étaient très proches entre espèces et génotypes, avec peut-être une différence de température optimale de croissance entre espèces, et plus particulièrement entre les apparentés au blé dur (tétraploïdes) qui auraient une température optimale plus faible que les autres espèces. Ces résultats, si confirmés par de nouvelles analyses devraient confirmer l'analyse de Parent et Tardieu (2012) effectués sur 7 génotypes de blé seulement, mais ouvre des nouvelles hypothèses non démontrées pour le moment dans la littérature, principalement sur un T_{opt} plus faible chez les espèces apparentés au blé dur, et donc une variabilité génétique chez les *Triticeae*. Nous avons également montré un effet positif de la lumière sur l'allongement foliaire, indépendant du VPD et de la température, et des effets non-réversibles de température hautes sur la croissance. Ces résultats devraient être pris en compte dans les modèles de culture pour la modélisation des effets de la température chez le blé.

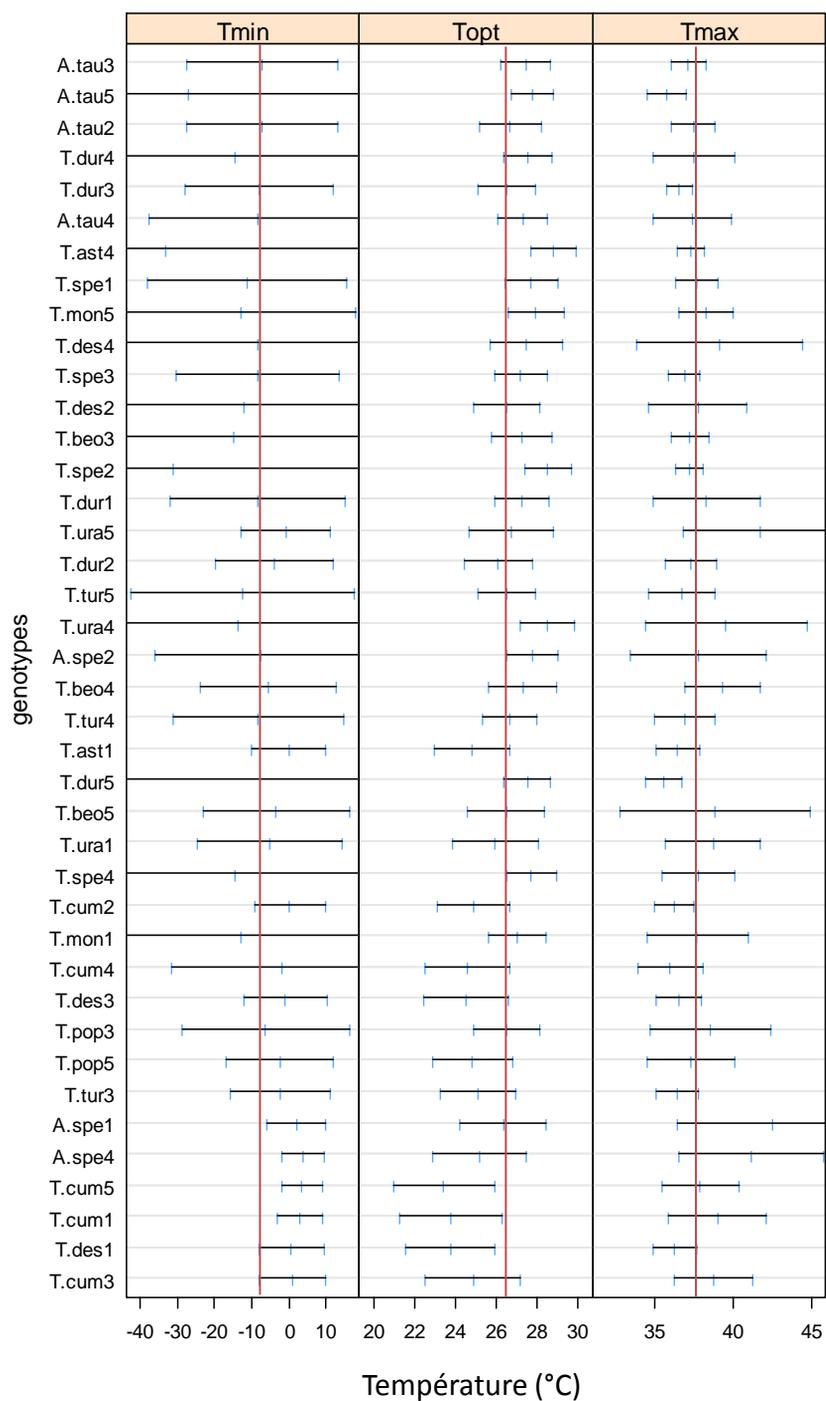


Figure 9. Intervalle de confiance des paramètres du modèle pour chaque génotype (modèle différent pour chaque génotype). La moyenne des paramètres estimés pour un modèles unique génotype est de $-9,2^{\circ}\text{C}$ pour Tmin, $26,5^{\circ}\text{C}$ pour Topt et Tmax à $37,9^{\circ}\text{C}$.

MATERIEL ET METHODE

Afin d'analyser la variabilité intra- et inter-spécifique des réponses à la température et au VPD de la croissance foliaire et de la transpiration, nous avons étudié cinq génotypes de chacune des 11 espèces de la Figure 1 (Annexe, Tableau S1), à l'exception de *T. turgidum* subsp. *durum* pour lequel nous avons étudié 10 génotypes. Les graines de *T. turgidum* subsp. *dicoccoides*, *T. turgidum* subsp. *dicoccum*, and *T. turgidum* subsp. *durum* nous ont été fournies par Pierre Roumet (UMR AGAP, INRA Montpellier). Ces génotypes sont issus d'une série de domestication et ont été choisi pour maximiser la diversité génétique intra-spécifique. Cette série est constituée de 10 génotypes de *T. turgidum* subsp. *dicoccoides* et *T. turgidum* subsp. *dicoccum*, ainsi que de 10 génotypes de *T. turgidum* subsp. *durum* sélectionnés avant la révolution vertes et de 10 génotypes élites modernes de la même espèces. Dans notre étude nous avons considéré cinq des 10 génotypes de ces quatre groupes d'espèces. Les grains de *T. aestivum* nous ont été fournis par les obtenteurs, à l'exception du cultivar Apogee que nous avons obtenu par Pierre Barret (UMR GDEC, INRA Clermont-Ferrand). Les graines des autres espèces nous ont été fournies par le Centre de Ressources Génétiques Céréales à paille de l'INRA à Clermont-Ferrand et les génotypes ont été sélectionnés sur la base de leur origine géographique et de données passeport.

Conditions de culture des plantes

Le protocole expérimental de mesures s'étalant sur une semaine, chaque semaine, trois plantes de 18 génotypes (un pot par génotype) ont été mis en culture dans une chambre de culture de la plateforme de phénotypage Phenodyn (Montpellier, France ; <https://www6.montpellier.inra.fr/lepse/M3P>) permettant un contrôle continu de la température des plantes, de la demande évaporative et de l'éclairement. Chaque génotype a été répété au minimum trois fois. Toutes les chambres de cultures sont équipées de capteurs environnementaux, mesurant les conditions environnementales au niveau de la plante toutes les 30 s. L'humidité de l'air était mesurée par des capteurs HMP35A (Vaisala Oy, Helsinki, Finlande), la température de l'air et des plantes par des thermocouples cuivre-constantan (diamètre 0.2 mm). La température de la zone méristématique des plantes était mesurée en insérant des thermocouples entre la gaine de la première vraie feuille et la tige. La différence de pression de vapeur saturante (VPD) entre l'air et la feuille était calculée comme la différence de pression de vapeur entre l'air saturé à la température de la feuille et celle de l'air à l'humidité et température mesurée. Le rayonnement était mesuré par deux capteurs par chambre (LI-190SB, Li-Cor Quantum PAR, Lincoln, NE,

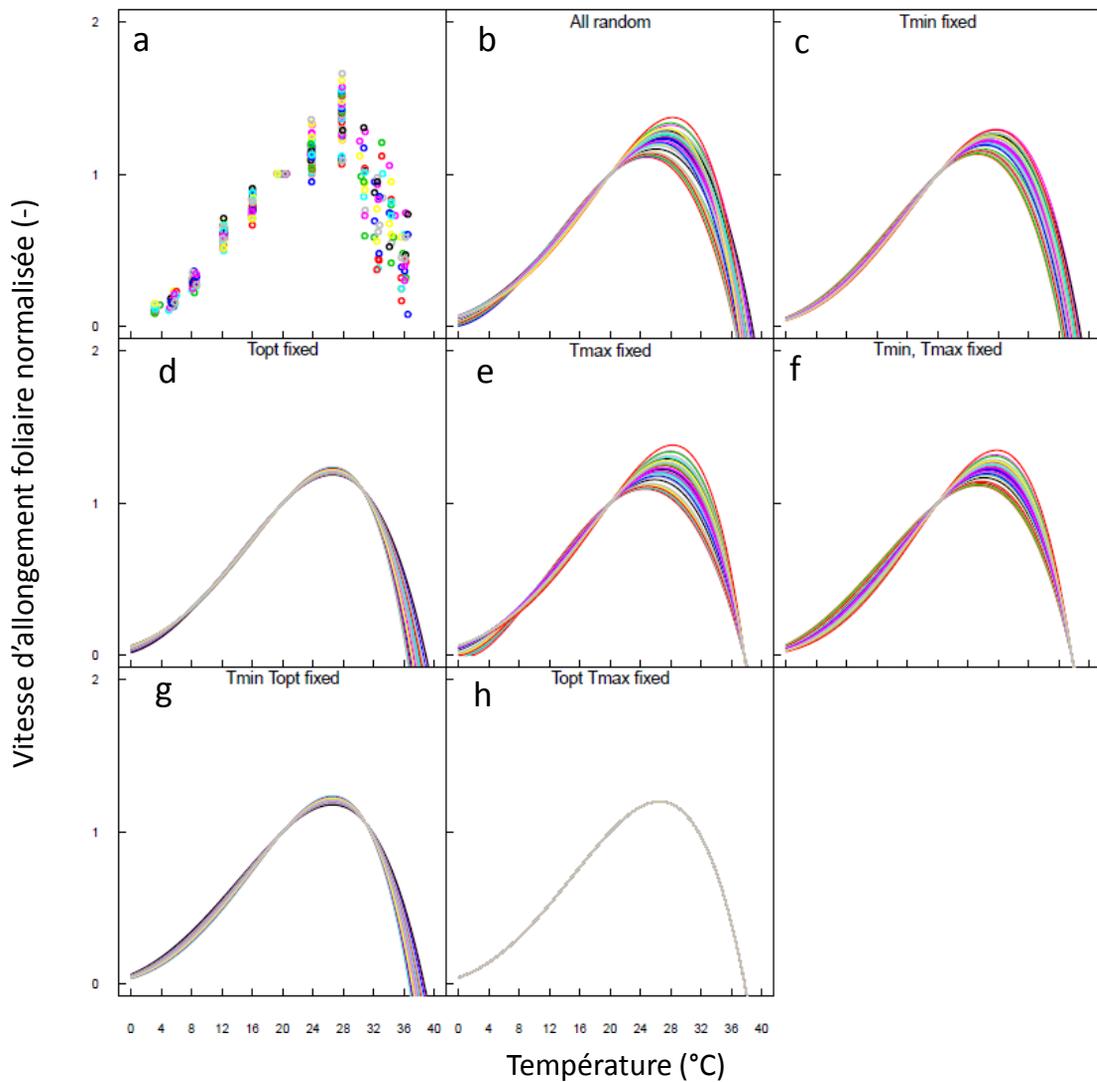


Figure 10. Vitesse d'allongement foliaire normalisée par sa valeur à 20°C en fonction de la température pour les différents génotypes. Les lignes représentent les courbes de réponse à la température du modèle génotype (modèle avec effet fixe et un effet aléatoire qui dépend des génotypes). All random: effet fixe et effet aléatoire sur tous les paramètres. Tmin, Topt et Tmax fixed: pas d'effet aléatoire sur Tmin, Topt et Tmax respectivement. **A**, points expérimentaux mesurés; **B**, modèle unique (effet aléatoire sur Tmin, Topt et Tmax); **C**, Modèle 2 (effet aléatoire sur Topt et Tmax); **D**, Modèle 3 (effet aléatoire sur Tmin et Tmax); **E**, modèle 4 (effet aléatoire sur Tmin, Topt); **F**, modèle 5 (effet aléatoire sur Topt); **G**, modèle 6 (effet aléatoire sur Tmax); **H**, modèle 7 (effet aléatoire sur Tmin).

USA ou SOLEMS 01/012/012, Palaiseau, France). Toutes les données climatiques étaient moyennées sur 15 min et enregistrées par une centrale d'acquisition (Campbell Scientific, Shepshed, Leicestershire, UK). Ces données étaient ensuite archivées chaque jour dans une base de données interne au laboratoire. Le choix des géotypes chaque semaine était randomisé. Au total 11 semis ont été réalisés permettant l'analyse de neuf plantes (trois pots) par géotype.

Les grains ont été mis à germer dans des boîtes de Pétri sur un papier filtre saturé en eau et placée à 4°C à l'obscurité pendant 24 h. Les grains ont ensuite été placés à température ambiante pendant 24 h, puis 48 h à 4°C. Les graines germées ont été transplantées dans des pots de 9 L (diamètre 19 cm) remplis d'un sol constitué d'un mélange 40 : 60 (v : v) d'argile et de compost. Pour avoir trois plantes mesurées par pot, six graines ont été semées dont deux cotes à côtes. Durant trois semaines, les pots ont été placés dans une chambre de culture où la température était régulée à 20°C/16°C (jour/nuit), le VPD à 1.5/1.0 kPa, le rayonnement photosynthétiquement actif (PPFD) à la hauteur des plantes était de 300 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pendant les 12 h de photopériode. Après deux semaines, les plantes ont été démarquées en enlevant pour chaque paire de plantes la plante la plus loin visuellement de la moyenne des tailles des plantes du pot. Après trois semaines, les plantes étaient transférées dans l'une des deux chambres de culture équipées de capteurs de mesure de la vitesse d'allongement foliaire. Chaque semaine, 12 pots et donc 36 plantes étaient transférés dans la chambre de culture numéro 1 (Figure 2) et six pots (18 plantes) dans la chambre 2.

Protocole expérimental

Le protocole expérimental réalisé était le même chaque semaine. Ce protocole a été répété 11 fois durant 11 semaines consécutives avec de nouvelles plantes. Chaque jour et dans chaque chambre, quatre paliers avec des conditions environnementales stables étaient programmés. La nuit, en absence de demande évaporative, c'est la réponse à la température qui était analysée. Chaque nuit, le premier palier était de 20°C, et considéré comme la condition standard, tandis que le deuxième palier testait une autre température chaque nuit (12, 16, 24, 28°C pour la chambre 1 et 4, 8, 32, 36°C pour la chambre 2). De jour, c'est la réponse à la demande évaporative qui était testée avec un premier palier de 6 h commun de 1.5 kPa et un VPD différent ensuite (0.5, 2.5, ou 3 kPa pour la chambre 1 et 0.3, 2.5 ou 4 kPa pour la chambre 2). Un exemple de ce protocole est présenté Figure 2. Chaque jour, le stade phénologique des plantes était noté, le pot était irrigué proche de la saturation et la plus jeune feuille en croissance était accrochée au capteur d'allongement (voir plus bas). Le dernier jour

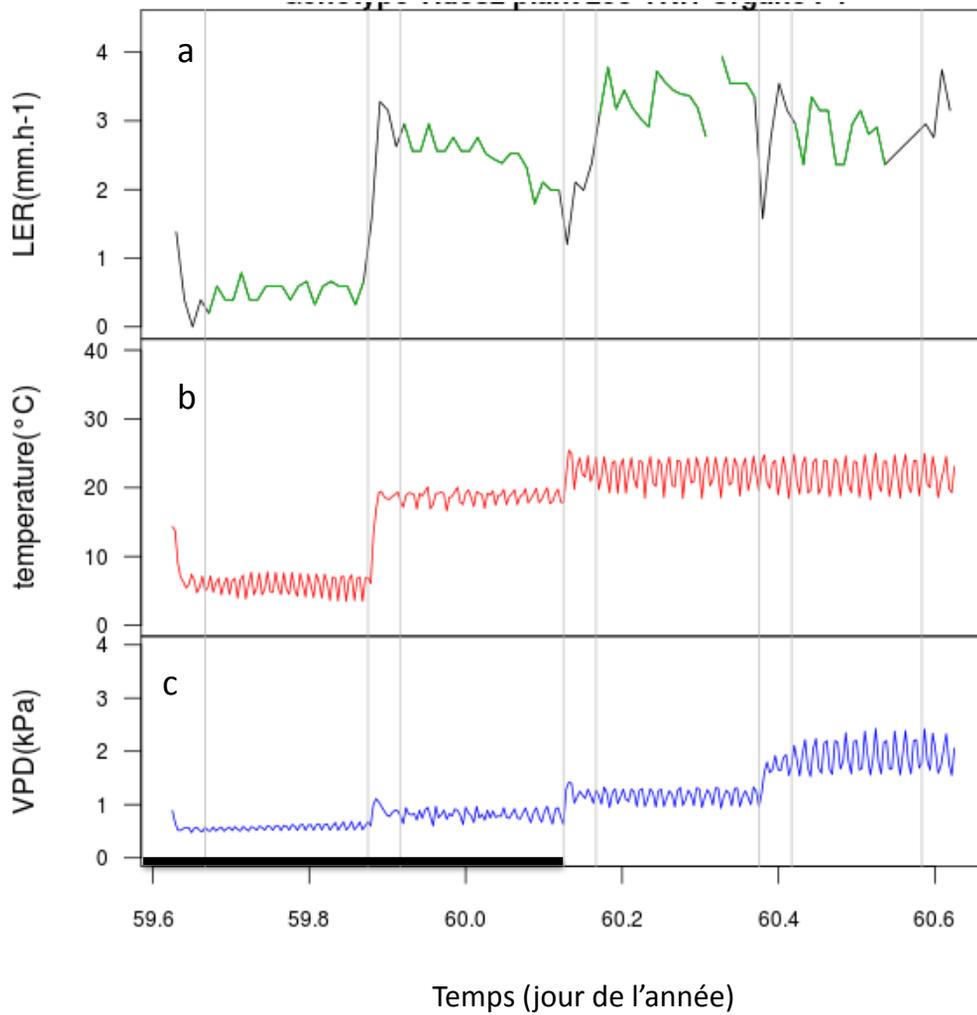


Figure 11. Exemple de cinétique de vitesse d'allongement foliaire (LER) en fonction des conditions environnementales, température de la feuille et VPD feuille, qui montre une plus forte croissance de jour que de nuit pour des conditions de température et de VPD équivalents.

de chaque semaine (jour 5), les plantes étaient prélevées pour des mesures destructives (biomasse, surface foliaire, surface foliaire spécifique) après avoir de nouveau passé 6 h dans les conditions standards de jour (20°C, 1.5 kPa).

Mesure de la vitesse d'allongement foliaire

La première chambre (chambre 1, Figure 2) était équipée de 54 dispositifs de mesure d'allongement foliaire et de 14 balances permettant la mesure de transpiration. La deuxième chambre était équipée de 18 capteurs d'allongement. Toutes ces données étaient enregistrées à un pas de temps de 15 min. La mesure de la croissance foliaire se faisait en attachant la pointe d'une feuille émergée à une pince située à l'extrémité d'un fil de cuivre. Ce fil passait autour d'un capteur de déplacement rotatif (RDT 601–1045 Full 360 Smart Position Sensor; Spectrol Electronics, Ltd, Wiltshire, England) et finissait par un contrepois de 10 g permettant la mise en tension du fil. Ainsi, avec une précision d'environ 10 micron, la croissance était mesurée chaque 15 min. Chaque jour et pour chaque plante, la plus jeune feuille en croissance était accrochée au fil de cuivre et la précédente accrochée. Ainsi une seule feuille par plante était mesurée. Les données récoltées, en mV étaient transformées en croissance (mm h^{-1}) en considérant le coefficient de chaque capteur, le périmètre de la poulie, et la durée réelle entre deux mesures par un ensemble de codes écrits dans le langage R qu'il a fallu adapter à ce protocole particulier. Le résultat obtenu est une croissance par feuille à chaque quart d'heure. Pour chaque plante et chaque palier, le temps qu'a mis la chambre à changer ses conditions environnementales était enlevé de l'analyse. Ensuite, quand le temps avant que la croissance ne se stabilise était plus long, seule la période de croissance stable était gardée. Cela était particulièrement vrai pour les températures hautes (voir la section Résultats). La dernière étape était d'éliminer les points de mesures aberrants, considérés ici comme les valeurs situées à plus de trois fois l'écart type de la moyenne du palier. Ensuite, la valeur moyenne à chaque palier pour chaque plante a été calculée. Toutes ces choix d'analyse ont été faits après observation des résultats, codés dans le langage R et appliqués à toutes les données pour ne pas favoriser un génotype plutôt qu'un autre. Pour s'affranchir de l'effet du développement de la feuille et des différents numéros de feuilles utilisés dans cette analyse, toutes les données de croissance nocturne ont été normalisées par la valeur de la même feuille à 20°C (valeur relative). De la même façon, pour l'analyse de l'effet de la demande évaporative, toutes les données des paliers de jours ont été normalisées par la valeur au palier de 1.5 kPa.

Mesure de la transpiration

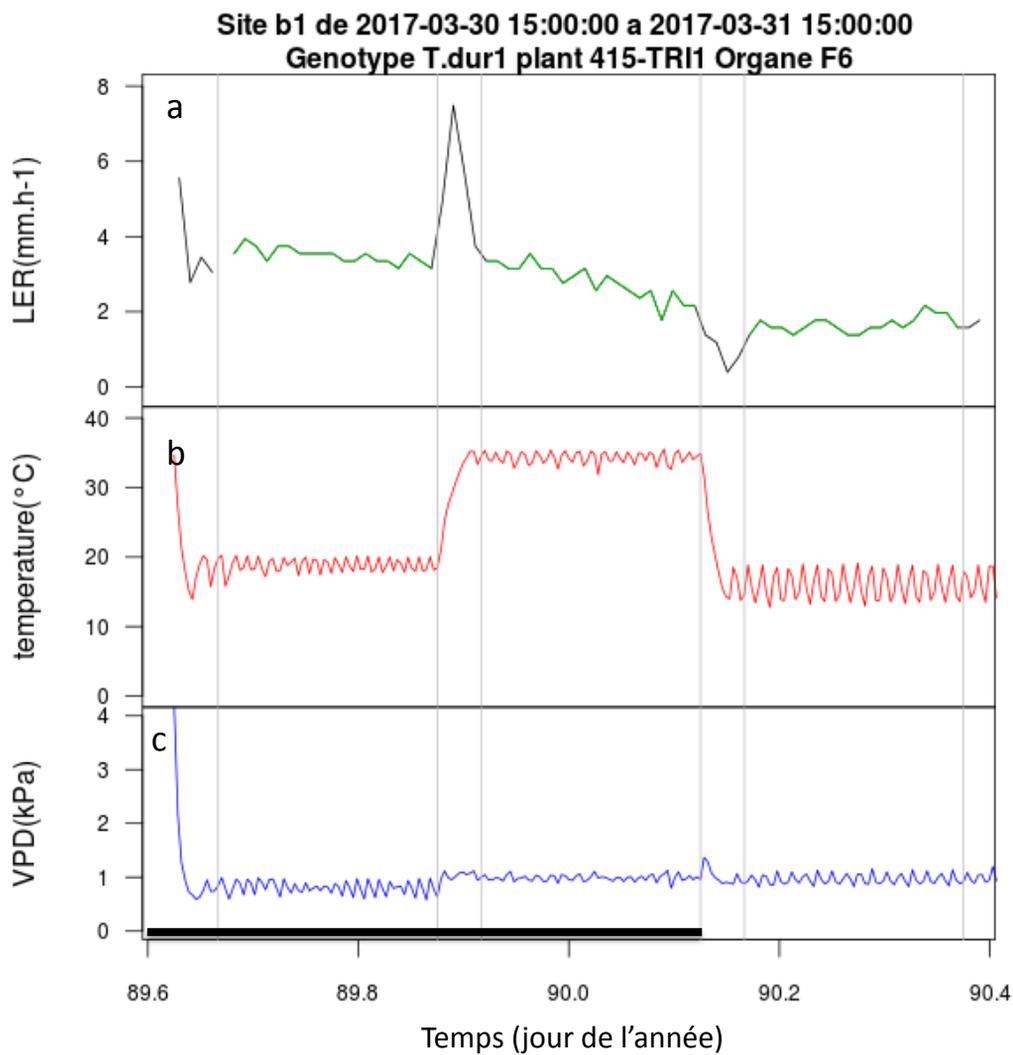


Figure 12. Exemple de cinétique de vitesse d’allongement foliaire (LER) en fonction des conditions environnementales, température de la feuille et VPD feuille, qui montre l’instabilité et la chute de croissance observée pour des température hautes (ici 36 °C). Ces températures ont un effet non réversible observable ici car la vitesse observée à 20°C après un passage à 36 °C a fortement diminué comparé à la vitesse à 20°C observée avant le passage à haute température.

La chambre 1 étant équipée de balance enregistrant le poids du pot au pas de temps de 15 min. Après avoir considéré les changements de poids dus à l'irrigation quotidienne, ou l'accrochage des capteurs d'allongement (qui exercent une traction d'environ 7 g), la différence de poids observée entre deux pas de temps de mesure était considérée comme due à l'évapotranspiration (évaporation du sol et transpiration de la plante). Pour chaque quart d'heure, l'évaporation du sol était mesurée grâce à deux pots vides et irrigués à la même teneur en eau. Pour chaque pot de plantes mesurées, la transpiration des plantes de chaque pot était donc calculée en soustrayant cette évaporation du sol à l'évapotranspiration mesurée. La vitesse de transpiration par unité de surface foliaire était ensuite calculée en divisant la valeur brute de transpiration par la surface foliaire estimée chaque jour.

Mesure de la surface foliaire et de la matière sèche

Le dernier jour de chaque période de mesure (chaque semaine), les parties aériennes des plantes étaient récoltées en coupant la plante à la base du plateau de tallage. Le poids de matière fraîche était obtenu en pesant la plante sans attendre. Ensuite, chaque limbe de feuille était passé dans un planimètre Li-COR (LI-3100C Area Mater, résolution 0.1mm²) permettant une mesure de la surface foliaire projetée totale de la plante. Les plantes (feuilles et gaines) étaient ensuite mises en sachet et placées à l'étuve à 80°C pendant 48 h. La matière sèche étant déterminée directement à la sortie de l'étuve. La surface foliaire chaque jour a été estimée par un modèle exponentiel estimant la surface foliaire en fonction du stade phénologique et calibré par la mesure réelle de surface foliaire du jour 5.

Courbe de réponse à la température et analyses statistiques

Pour étudier l'effet de la température, nous avons utilisé l'équation de Wang et Engel (Wang and Engel, 1998), où la réponse de l'effet de la température est déterminée par trois températures cardinales (température minimum, optimum et maximum):

$$f(t) = \frac{2(t-T_{\min})^\alpha (T_{\text{opt}}-T_{\min})^\alpha - (t-T_{\min})^{2\alpha}}{(T_{\text{opt}}-T_{\min})^{2\alpha}} \quad (1)$$

avec,

$$\alpha = \frac{\ln 2}{\ln((T_{\max}-T_{\min})/(T_{\text{opt}}-T_{\min}))} \quad (2)$$

où, t est la température mesurée de la zone de croissance foliaire, T_{\min} , est la température minimum ; T_{opt} , est la température optimale ; et T_{\max} est la température maximum. Nous avons adapté cette fonction pour normaliser les données à 20°C avec un multiplicateur A :

$$A = \frac{1}{\left(\frac{2(20-T_{min})^\alpha (T_{opt}-T_{min})^\alpha - (20-T_{min})^{2\alpha}}{(T_{opt}-T_{min})^{2\alpha}} \right)} \quad (3)$$

Donc la fonction que nous avons utilisée devient :

$$f(t) = A \times \left(\frac{2(t-T_{min})^\alpha (T_{opt}-T_{min})^\alpha - (t-T_{min})^{2\alpha}}{(T_{opt}-T_{min})^{2\alpha}} \right) \quad (4)$$

Pour l'estimation des paramètres des courbes individuelles, nous avons utilisé la fonction Non linear Least Squares (*nls*) du logiciel R (R Core Team, 2015) et *nlsList* pour les courbes collectives.

Pour ajuster des fonctions avec des paramètres communs entre espèces ou génotypes (paramètres fixés) et/ou différents entre espèces ou génotypes (paramètre aléatoire) nous avons utilisé la fonction Nonlinear Mixed-Effects Models by maximum likelihood (*nlme*). Cette fonction générique s'adapte à un modèle à effets mixtes non linéaires dont la formulation est décrite par Lindstrom et Bates (Lindstrom and Bates, 1990) et permettant des effets aléatoires imbriqués dépendants d'une variable. Cette méthode permet de connaître l'effet des espèces et/ou génotype sur un paramètre.

Pour comparer les modèles entre eux, nous avons utilisé des indicateur d'addition de pénalité en fonction du nombre de paramètre, pour éviter le sur-paramétrage, le Akaike Information Criterion ((Akaike, 1974); fonction *AIC* dans le logiciel R) et le Bayesian Information Criterion ((Schwarz, 1978); fonction *BIC* dans le logiciel R). Nous avons également utilisé le test de ratio de vraisemblance pour comparer les modèles entre eux (Wilks, 1938).

REFERENCE

Akaike H (1974) A new look at the statistical model identification. *IEEE Trans Autom Control* **19**: 716–723

Allahverdiyev TI (2015) Physiological Traits of Durum Wheat (*Triticum durum* Desf.) and Bread Wheat (*Triticum aestivum* L.) Genotypes under Drought Stress. *Agric Sci* **06**: 848–859

- Asseng S, Ewert F, Martre P, Rötter RP, Lobell DB, Cammarano D, Kimball BA, Ottman MJ, Wall GW, White JW, et al** (2015) Rising temperatures reduce global wheat production. *Nat Clim Change* **5**: 143–147
- Asseng S, Ewert F, Rosenzweig C, Jones JW, Hatfield JL, Ruane AC, Boote KJ, Thorburn PJ, Rötter RP, Cammarano D, et al** (2013) Uncertainty in simulating wheat yields under climate change. *Nat Clim Change* **3**: 827–832
- Bassu S, Brisson N, Durand J-L, Boote K, Lizaso J, Jones JW, Rosenzweig C, Ruane AC, Adam M, Baron C, et al** (2014) How do various maize crop models vary in their responses to climate change factors? *Glob Change Biol* **20**: 2301–2320
- Caldeira CF, Jeanguenin L, Chaumont F, Tardieu F** (2014) Circadian rhythms of hydraulic conductance and growth are enhanced by drought and improve plant performance. *Nat Commun* **5**: 5365
- Challinor A, Martre P, Asseng S, Thornton P, Ewert F** (2014) Making the most of climate impacts ensembles. *Nat Clim Change* **4**: 77–80
- Curtis BC (first), Gómez Macpherson H, Rajaram S** (2002) Bread Wheat. Improvement and Production, Vol 30. <http://www.fao.org/docrep/006/Y4011E/Y4011E00.HTM>
- Dell AI, Pawar S, Savage VM** (2011) Systematic variation in the temperature dependence of physiological and ecological traits. *Proc Natl Acad Sci* **108**: 10591–10596
- Godfray HCJ, Beddington JR, Crute IR, Haddad L, Lawrence D, Muir JF, Pretty J, Robinson S, Thomas SM, Toulmin C** (2010) Food Security: The Challenge of Feeding 9 Billion People. *Science* **327**: 812–818
- Gould J** (2017) Nutrition: A world of insecurity. *Nature* **544**: S6–S7
- Iizumi T, Sakuma H, Yokozawa M, Luo J-J, Challinor AJ, Brown ME, Sakurai G, Yamagata T** (2013) Prediction of seasonal climate-induced variations in global food production. *Nat Clim Change* **3**: 904–908
- Josephides CM** (1992) Analysis of adaptation of barley, triticale, durum and bread wheat under Mediterranean conditions. *Euphytica* **65**: 1–8

- Lindstrom MJ, Bates DM** (1990) Nonlinear Mixed Effects Models for Repeated Measures Data. *Biometrics* **46**: 673–687
- Liu B, Asseng S, Müller C, Ewert F, Elliott J, Lobell DB, Martre P, Ruane AC, Wallach D, Jones JW, et al** (2016) Similar estimates of temperature impacts on global wheat yield by three independent methods. *Nat Clim Change* **6**: 1130–1136
- López-Castañeda C, Richards RA** (1994) Variation in temperate cereals in rainfed environments I. Grain yield, biomass and agronomic characteristics. *Field Crops Res* **37**: 51–62
- Marti J, Slafer GA** (2014) Bread and durum wheat yields under a wide range of environmental conditions. *Field Crops Res* **156**: 258–271
- Monneveux P, Jinp R, Misra S** (2012) Phenotyping for drought adaptation in wheat using physiological traits. *Frontiers in Physiology*. *Frontiers in Physiology*
- Parent B, Conejero G, Tardieu F** (2009) Spatial and temporal analysis of non-steady elongation of rice leaves. *Plant Cell Environ* **32**: 1561–1572
- Parent B, Suard B, Serraj R, Tardieu F** (2010) Rice leaf growth and water potential are resilient to evaporative demand and soil water deficit once the effects of root system are neutralized. *Plant Cell Environ* **33**: 1256–1267
- Parent B, Tardieu F** (2012) Temperature responses of developmental processes have not been affected by breeding in different ecological areas for 17 crop species. *New Phytol* **194**: 760–774
- Schoppach R, Sadok W** (2012) Differential sensitivities of transpiration to evaporative demand and soil water deficit among wheat elite cultivars indicate different strategies for drought tolerance. *Environ Exp Bot* **84**: 1–10
- Schoppach R, Taylor JD, Majerus E, Claverie E, Baumann U, Suchecki R, Fleury D, Sadok W** (2016) High resolution mapping of traits related to whole-plant transpiration under increasing evaporative demand in wheat. *J Exp Bot* **67**: 2847–2860
- Schwarz G** (1978) Estimating the Dimension of a Model. *Ann Stat* **6**: 461–464

- Shiferaw B, Smale M, Braun H-J, Duveiller E, Reynolds M, Muricho G** (2013) Crops that feed the world 10. Past successes and future challenges to the role played by wheat in global food security. *Food Secur* **5**: 291–317
- Tardieu F** (2012) Any trait or trait-related allele can confer drought tolerance: just design the right drought scenario. *J Exp Bot* **63**: 25–31
- Tardieu F, Parent B** (2017) Predictable “meta-mechanisms” emerge from feedbacks between transpiration and plant growth and cannot be simply deduced from short-term mechanisms. *Plant Cell Environ* **40**: 846–857
- Wang E, Engel T** (1998) Simulation of phenological development of wheat crops. *Agric Syst* **58**: 1–24
- Wilks SS** (1938) The Large-Sample Distribution of the Likelihood Ratio for Testing Composite Hypotheses. *Ann Math Stat* **9**: 60–62
- Yin X, Kropff MJ** (1996) The Effect of Temperature on Leaf Appearance in Rice. *Ann Bot* **77**: 215–221

ANNEXES

Nom Genotype	Label Genotype	Genre espèces	Label Espèces	population
Speltoides.2	A.spe1	<i>Aegilops. speltoides</i>	A.speltoides	allogame
Speltoides.5	A.spe2	<i>Aegilops. Speltoides</i>	A.speltoides	allogame
Speltoides.22	A.spe3	<i>Aegilops. Speltoides</i>	A.speltoides	allogame
Speltoides.23	A.spe4	<i>Aegilops. speltoides</i>	A.speltoides	allogame
Speltoides.24	A.spe5	<i>Aegilops. speltoides</i>	A.speltoides	allogame
tauschii.1	A.tau1	<i>Aegilops. tauschii</i>	A.tauschii	FL
tauschii.2	A.tau2	<i>Aegilops. tauschii</i>	A.tauschii	FL
tauschii.3	A.tau3	<i>Aegilops. tauschii</i>	A.tauschii	FL
tauschii.4	A.tau4	<i>Aegilops. tauschii</i>	A.tauschii	FL
tauschii.5	A.tau5	<i>Aegilops. tauschii</i>	A.tauschii	FL
Apogee	T.ast1	<i>Triticum. aestivum</i>	T.aestivum	FL
Gladus	T.ast2	<i>Triticum. aestivum</i>	T.aestivum	
Recital	T.ast3	<i>Triticum. aestivum</i>	T.aestivum	
Feeling	T.ast4	<i>Triticum. aestivum</i>	T.aestivum	
Paragon	T.ast5	<i>Triticum. aestivum</i>	T.aestivum	
BO.828V	T.beo1	<i>Triticum. monococcum .spp. Beoticum</i>	T.beoticum	FL
Bo.d541.khorramabad.1039v	T.beo2	<i>Triticum. monococcum.spp. Beoticum</i>	T.beoticum	FL
Bo.d542.khorramabad.1040v	T.beo3	<i>Triticum. monococcum.spp. Beoticum</i>	T.beoticum	FL
MO.SSP.beotic.iberic.flaves	T.beo4	<i>Triticum. Monococcum .spp. Beoticum</i>	T.beoticum	FL
MO.SSP.beotic.albo.hornem	T.beo5	<i>Triticum. Monococcum .spp. Beoticum</i>	T.beoticum	FL
dicoccum.113	T.cum1	<i>Triticum. Dicoccum</i>	T.dicoccum	autofecondation
dicoccum.114	T.cum2	<i>Triticum. Dicoccum</i>	T.dicoccum	autofecondation
dicoccum.117	T.cum3	<i>Triticum. Dicoccum</i>	T.dicoccum	autofecondation
dicoccum.118	T.cum4	<i>Triticum. Dicoccum</i>	T.dicoccum	autofecondation
dicoccum.146	T.cum5	<i>Triticum. Dicoccum</i>	T.dicoccum	autofecondation
dicoccoides.43	T.des1	<i>Triticum. Dicoccoides</i>	T.dicoccoides	autofecondation
dicoccoides.46	T.des2	<i>Triticum. Dicoccoides</i>	T.dicoccoides	autofecondation
dicoccoides.49	T.des3	<i>Triticum. Dicoccoides</i>	T.dicoccoides	autofecondation
dicoccoides.54	T.des4	<i>Triticum. Dicoccoides</i>	T.dicoccoides	autofecondation
dicoccoides.58	T.des5	<i>Triticum. Dicoccoides</i>	T.dicoccoides	autofecondation
durum.364	T.dur1	<i>Triticum. Durum</i>	T.durum	autofecondation
durum.411	T.dur2	<i>Triticum. Durum</i>	T.durum	autofecondation
durum.430	T.dur3	<i>Triticum. Durum</i>	T.durum	autofecondation
durum.437	T.dur4	<i>Triticum. Durum</i>	T.durum	autofecondation
durum.474	T.dur5	<i>Triticum. Durum</i>	T.durum	autofecondation
MO.FLAVESCENS.10V	T.mon1	<i>Triticum. monococcum .spp. Monococcum</i>	T.monococcum	FL
MO.VULGARE.24V	T.mon2	<i>Triticum. monococcum .spp. Monococcum</i>	T.monococcum	FL
MO.LAETISSIMUM.51V	T.mon3	<i>Triticum. monococcum .spp. monococcum</i>	T.monococcum	FL
MO.HORNEMANII.58V	T.mon4	<i>Triticum. monococcum .spp. monococcum</i>	T.monococcum	FL
MO.FLAVESCENS	T.mon5	<i>Triticum. Monococcum .spp. monococcum</i>	T.monococcum	FL
durum.pop.302	T.pop1	<i>Triticum. durum.pop</i>	T.durumPop	autofecondation
durum.pop.312	T.pop2	<i>Triticum. durum.pop</i>	T.durumPop	autofecondation
durum.pop.328	T.pop3	<i>Triticum. durum.pop</i>	T.durumPop	autofecondation
durum.pop.344	T.pop4	<i>Triticum. durum.pop</i>	T.durumPop	autofecondation
durum.pop.351	T.pop5	<i>Triticum. durum.pop</i>	T.durumPop	autofecondation
Epeautre.Blond.ou.Dore	T.spe1	<i>Triticum. Spelta</i>	T.spelta	FL
Epeautre.Nain	T.spe2	<i>Triticum. Spelta</i>	T.spelta	FL
Landrace.1	T.spe3	<i>Triticum. Spelta</i>	T.spelta	FL
Landrace.2	T.spe4	<i>Triticum. Spelta</i>	T.spelta	FL
Landrace.3	T.spe5	<i>Triticum. Spelta</i>	T.spelta	FL
Milanaise.De.Limagne	T.tur1	<i>Triticum. Turgidum</i>	T.turgidum	FL
Nonette.De.Lausanne	T.tur2	<i>Triticum. Turgidum</i>	T.turgidum	FL
TU.DINURUUM.227V	T.tur3	<i>Triticum. Turgidum</i>	T.turgidum	FL
TU.MIRABILE.229V	T.tur4	<i>Triticum. Turgidum</i>	T.turgidum	FL
TU.7090B1V	T.tur5	<i>Triticum. Turgidum</i>	T.turgidum	FL
UR.D122.DORUS.1037V	T.ura1	<i>Triticum. urartu</i>	T.urartu	FL
UR.K33871	T.ura2	<i>Triticum. urartu</i>	T.urartu	FL
UR.G1939	T.ura3	<i>Triticum. urartu</i>	T.urartu	FL
UR.G1951	T.ura4	<i>Triticum. urartu</i>	T.urartu	FL
UR.G3143	T.ura5	<i>Triticum. urartu</i>	T.urartu	FL

Annexe 1 : tableau des différence espèces utilisées.

