

THÈSE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par :

Institut National Polytechnique de Toulouse (Toulouse INP)

Discipline ou spécialité :

Agrosystèmes, Écosystèmes et Environnement

Présentée et soutenue par :

Mme CELINE SCHOVING

le lundi 10 février 2020

Titre :

Analyse écophysiologique et modélisation dynamique des intéractions génotype x environnement x conduite de culture chez le soja

---

Ecole doctorale :

Sciences Ecologiques, Vétérinaires, Agronomiques et Bioingénieries (SEVAB)

Unité de recherche :

AGroécologie, Innovations, TeRritoires (AGIR)

Directeur(s) de Thèse :

M. PHILIPPE DEBAEKE

M. PIERRE MAURY

Rapporteurs :

M. GUENAELLE CORRE-HELLOU, ESA ANGERS

M. JEAN-LOUIS DURAND, CENTRE REGIONAL INRA

Membre(s) du jury :

M. JEAN DAYDE, EI PURPAN, Président

Mme ANNE-SOPHIE VOISIN, INRA DIJON, Membre

M. PHILIPPE DEBAEKE, INRA TOULOUSE, Membre

M. PIERRE MAURY, TOULOUSE INP, Membre

Remerciements

« La thèse est un chemin de croix » (Debaeke, P. 2019). C'est un peu vrai par moments, mais finalement tout ça ne se résume pas à de bonnes ou de mauvaises expériences. Une thèse c'est avant tout des rencontres, des échanges, des moments de partage.

Je remercie chaleureusement mes directeurs de thèse qui m'ont chacun apporté soutien et conseils à leur manière lors des moments cruciaux. Merci donc à Philippe Debaeke, qui m'a supporté pendant mes moments de doute et qui a accompagné ma transformation scientifique au cours de ces trois années. Merci à Pierre Maury, qui a joué le rôle de coach lors de mes coups de mou et qui m'a forcé à regarder les choses dans le détail, écophysiologie oblige ! Je suis heureuse que vous m'ayez donné l'opportunité de faire cette thèse.

Ce travail n'aurait pas été possible sans le soutien de la Région Occitanie Pyrénées Méditerranée et de Terres Inovia, qui m'ont permis, grâce à une allocation de recherches et diverses aides financières, de me consacrer sereinement à l'élaboration de ma thèse.

Je remercie les partenaires du projet Sojamip, représentés par Amandine Gras (RAGT2N), Francis Alric et Patrice Jeanson (Euralis Semences), Gilles Larbaneix (Caussade Semences), Luc Champolivier (Terres Inovia), pour leur implication dans la prise de décisions, la mise à disposition de matériel végétal et la mise en place et le suivi d'expérimentations. Les réunions ont toujours été de bons moments d'échanges.

Merci aux membres du comité de thèse : Walid Sadok, Edward Gerardeaux, Marie-Hélène Jeuffroy, Monique Berger (partenaire Sojamip) et Etienne-Pascal Journet, pour vos remarques constructives et affutées qui m'ont permis de redimensionner le travail et d'être plus précise dans mon discours.

Je remercie tous les membres du jury : Guénaelle Corre-Hellou (Rapporteure), Jean-Louis Durand (Rapporteur), Anne-Sophie Voisin (Examinatrice), Jean Daydé (Examinateur), Xavier Pinochet (Invité) pour avoir accepté d'évaluer mon travail. Vos remarques seront très utiles dans une perspective de publication des travaux.

Merci à Claudio Stöckle, professeur invité INP, pour m'avoir enseigné avec pédagogie la méthode de création, calibration et validation d'un modèle. Je remercie Issam Moussa, de la plate-forme isotopique ECOLAB pour les analyses isotopiques et Elie Maza, pour ses conseils précieux en statistiques.

Vielen Dank Claas Nendel de m'avoir accueilli dans son équipe « Modélisation des écosystème » dans le centre de recherche de Zalf à Müncheberg (Allemagne) dans le cadre du parcours EIR-A d'Agreenium. Merci à Annett Jahn, Anika Kühling, Heike Schäfer, Suzanne Schulz, Michael Berg-Mohnicke, Moritz Reckling, Pablo Rosso, Tommaso Stella et Shupel Ibrahim, qui m'ont réservé un accueil chaleureux et m'ont aidé à progresser en allemand et en anglais. Merci à Rafael Battisti pour ses conseils sur la modélisation de la culture de soja.

De nombreux collègues de l'UMR AGIR et de Terres Inovia ont été présents au cours de ces trois ans de thèse pour (au choix) : (i) me faire rire ; (ii) m'aider à coder et/ou modéliser ; (iii)

me nourrir, (iv) m'écouter ~~me plaindre~~ réfléchir à voix haute, (v) m'aider à suivre les diverses expérimentations. J'ai vraiment apprécié ces trois ans passés dans cette unité.

Merci donc aux techniciens d'expérimentation, principalement Damien Marchand pour les expérimentations au champ et Céline Colombet pour le suivi d'Heliaphen et une préparation exemplaire des données. Je remercie les stagiaires : Hugo Quintana, Nicolas Capoul, Adrien Tibbal, pour leur implication dans ces expérimentations et le traitement des échantillons. Merci à Eric Lecloux pour toutes ces analyses d'échantillons de sol et de plantes au cours de la thèse. Merci à Pierre Perrin et Benoît Gleize pour l'appui métrologique. Enfin merci à Didier Raffaillac pour l'appui à l'organisation. Merci aux collègues de l'unité expérimentale qui ont mis en place, biné, irrigué et récolté les essais au champ.

Merci à l'équipe de gestionnaires, qui m'a simplifié bien des démarches, dans la bonne humeur. J'ai plus particulièrement interagi avec Christel Moder, Marina Levebfre, et Maryse Perreux, mais j'ai pu profiter avec joie de votre esprit d'équipe lors des repas le midi notamment. Les séances de Time's Up ont également été un bon moyen de connaître Mathieu Solle, Denis Baudet, Myriam Grillot et Bruno Bade !

Merci à Myriam Ben Soltane qui s'est très bien sorti de son stage sur l'application de SPA aux conditions françaises.

Je remercie également mes « camarades » du B205 : Antoine Couedel, Loïc Viguier, Nicolas Meyer, Sixtine Cueff et les deux p'tits jeunes Neïla Ait-Kaci-Ahmed et Rémi Mahmoud qui viennent d'arriver. Ce bureau aura été un réel espace de liberté et de bonne ambiance ! Je pense également à la bande de jeunes : Julie Bréchemier, Félix Attia, Yolaine Hilly (en début de thèse) et Elise Audouin avec qui j'ai passé la plupart de mes déjeuners à l'excellente cantine de l'INRA. Merci à Eve-Anne Laurent, qui m'a fait profiter de l'accent vosgien lorsqu'elle était encore en thèse, comme à la maison !

Je remercie particulièrement les « millenials » des équipes Vasco et Magellan : Pierre Casadebaig, Noémie Gaudio, Catherine Bonnet, Jay-Ram Lamicchane, Julie Constantin et Magalie Willaume, pour leur soutien permanent, les discussions au sujet de la science en général, les déjeuners et cafés partagés au soleil, vos conseils en statistiques, en modélisation, en rédaction, pour l'organisation. Je suis très heureuse de vous avoir rencontré et d'avoir travaillé avec vous. Vous avez largement contribué à mon acclimatation dans l'unité et redonné confiance dans les moments difficiles à grands coups de chocolats et de blagues « … ».

Merci à mes parents pour avoir gardé un œil sur moi à distance (c'est loin la Lorraine !).

Enfin, merci à toi, Sylvain, pour m'avoir accompagné dans les moments agréables et plus difficiles de cette thèse. Tu as fortement contribué à mon équilibre.

Table des matières

Introduction générale 9
Chapitre 1. Etat de l'art et problématique 11
1.1. Contexte général 11
1.1.1. Changement climatique 11
1.1.2. Besoins en protéines végétales 13
1.1.3. Brève histoire de la production mondiale de soja 13
1.1.4. Echanges de soja dans le Monde 14
1.1.5. La culture du soja en France 15
1.1.6. L'accompagnement du développement du soja par les filières 16
1.1.7. Intérêts agro-écologiques du soja 17
1.1.8. Conclusion partielle : des pistes pour augmenter les surfaces de soja en France 17
1.2. Le soja 18
1.2.1. Origines et morphologie 18
1.2.2. Types de croissance 19
1.2.3. Fixation symbiotique 20
1.2.4. Groupes de maturité 21
1.2.5. Réponse du soja à la température 21
1.2.6. Réponse du soja à la photopériode 22
1.2.7. Réponse du soja au stress hydrique 22
1.2.8. Conclusion partielle : caractériser les réponses du soja aux facteurs environnementaux métropolitains 23
1.3. La modélisation comme outil d'intégration des connaissances agronomiques 24
1.3.1. Principe général 24
1.3.2. Critères de choix d'un modèle 25
1.3.3. Modèles agro-climatiques 25
1.3.4. Modèles agronomiques 26
1.3.5. Application à la culture de soja 27
1.3.6. Conclusion partielle : quels modèles pour quels usages ? 28
1.4. Objectifs de la thèse 29
Chapitre 2. Comprendre et modéliser la réponse des variétés de soja à la photopériode et à la température 31

2.1. Objectifs et démarche 31
2.2. Combining simple phenotyping and photothermal algorithm for the prediction of soybean phenology: application to a range of common cultivars grown in Europe 33
2.2.1. Abstract 34
2.2.2. Introduction 34
2.2.3. Material and methods 37
2.2.4. Results 45
2.2.5. Discussion 51
2.2.6. Conclusion 55
2.2.7. Acknowledgements 55
2.3. Application du modèle phénologique SPA à l'évaluation des zones potentielles de culture du soja en France sous climats actuel et futur 57
2.3.1. Introduction 57
2.3.2. Matériel et méthodes 57
2.3.3. Résultats 60
2.3.4. Discussion 64
2.3.5. Conclusion 65
2.4. Conclusion du chapitre et perspectives 66
Chapitre 3. Phénotyper la réponse à la contrainte hydrique de processus écophysiologiques chez le soja 67
3.1. Objectifs 67
3.2. Seuils de régulation de processus écophysiologiques à un déficit hydrique du sol chez le soja : différences variétales et indicateurs pour le phénotypage 69
3.2.1. Introduction 69
3.2.2. Matériel et méthodes 72
3.2.3. Résultats 80
3.2.4. Discussion 91
3.2.5. Conclusion 96
3.3. Conclusions du chapitre et perspectives 97
Chapitre 4. Calibrer et évaluer un modèle de culture pour le soja à des fins de diagnostic et de prédiction 99
4.1. Objectifs et démarche 99
4.2. Calibration et évaluation du modèle STICS pour le soja pour une large gamme de groupes de précocité sous différentes conduites et pédoclimats 101
4.2.1. Introduction 101

4.2.2. Matériel et méthodes 103
4.2.3. Résultats 113
4.2.4. Discussion 123
4.2.5. Conclusion 125
4.3. Conclusion du chapitre et perspectives 127
Chapitre 5. Caractériser les Interactions Génotype x Environnement x Conduite culturale (IGEC) chez le soja 129
5.1. Objectifs 129
5.2. Analyse de la réponse du soja à la date de semis et au régime hydrique à l'aide d'un modèle de simulation dynamique 131
5.2.1. Introduction 131
5.2.2. Matériel et méthodes 132
5.2.3. Résultats 140
5.2.4. Discussion 152
5.2.5. Conclusion 155
5.3. Conclusion du chapitre et perspectives 157
Chapitre 6. Discussion générale 159
6.1. Phénotyper la variabilité génétique chez le soja 160
6.2. Apports et utilisations de la modélisation 162
6.3. Quelles conduites de culture pour le soja dans le futur 164
6.4. Perspectives 166
Liste des publications et communications 169
Curriculum Vitae 171
Références 173
Annexes 195
Abstract 209
Résumé 210

Introduction générale

Historiquement, la recherche sur le soja a débuté dans les années 1970 en France, suite à l'embargo des Etats-Unis en 1973 sur les livraisons de tourteaux de soja en Europe (Magrini et al., 2016). La mise en place de « Plans Protéines » successifs de 1974 jusqu'aux années 1990 a contribué à l'augmentation des surfaces et par là même à l'accompagnement technique et scientifique de la culture par des équipes de chercheurs et d'enseignants-chercheurs sur Toulouse et Montpellier avec l'appui technique et financier de la filière oléoprotéagineuse (en particulier, le Cetiom devenu Terres Inovia, l'Onidol devenu Terres Univia, et la FOP, Fédération des producteurs d'Oléo-Protéagineux).

Ceci a démarré dès 1974 par des travaux de base en écophysiologie et élaboration du rendement selon les types de croissance (besoins en eau et en éléments minéraux, croissance racinaire, fixation symbiotique de l'azote, photosynthèse, flux d'assimilats, fructification, remplissage du grain…), en génétique et amélioration des plantes (adaptation aux latitudes françaises, types de croissance), et en agronomie (conduite de l'irrigation, insertion dans les successions de cultures…). Tous ces travaux pionniers ont été synthétisés dans un ouvrage édité par le Cetiom en 1986[1].

Ces travaux se sont appuyés également sur le développement en France de modèles de culture provenant des USA et adaptés aux conditions françaises, avec par exemple Soygro pour le soja (Brisson, 1989; Colson et al., 1995) ou EPIC pour une gamme de cultures (Cabelguenne et al., 1999).

Avec l'apparition des aides couplées de la PAC puis la disparition progressive des aides à l'irrigation au cours des années 2000, les surfaces de soja ont fortement décliné. La recherche s'est concentrée sur l'amélioration de la teneur en protéines du soja par la génétique ou la conduite de culture (Burger, 2001), sur la réponse au stress hydrique (Desclaux et al., 2000) et sur l'amélioration des modèles de culture, notamment par la prise en compte de la fixation symbiotique dans STICS (Debaeke et al., 2001 ; Brisson et al., 2003). Plus récemment, avec l'intérêt grandissant pour les légumineuses, des travaux sur la place du soja dans les systèmes de culture et les services écosystémiques fournis ont été activés à nouveau (Plaza-Bonilla et al., 2016; Tribouillois et al., 2012).

Les connaissances en écophysiologie et les modèles de culture nécessitaient une actualisation, les derniers travaux ayant été publiés il y a plus de 15 ans. Le programme de génétique du soja a ainsi été arrêté à l'INRA au début des années 2000. Un GIE Soja maintient une coordination entre les sélectionneurs, la recherche et l'interprofession. Pour autant, l'inscription de variétés de soja se poursuit en France. Le développement du soja dans les systèmes en agriculture biologique est significatif.

[1] Cetiom, 1986. Le soja – Physiologie de la plante et adaptation aux conditions françaises. Ed.Cetiom (Paris), 182 p.

C’est dans ce cadre qu’est né le projet Sojamip en 2010, visant à tester et proposer des stratégies agronomiques et de sélection pour concevoir un soja économe en eau et de qualité répondant aux enjeux de Midi-Pyrénées dans le contexte du changement climatique et de la transition agroécologique. Ce projet a été initié par la Région Midi-Pyrénées[2], la filière « soja » française (ONIDOL et CETIOM), l’INP Toulouse Purpan, l’INRA de Toulouse et deux entreprises semencières (RAGT2n et EURALIS Semences) afin de : (i) définir un cadre de recherche intégrée en agro-physiologie sur les processus de tolérance à la sécheresse et les stratégies biotechniques pour améliorer la résistance du soja à la sécheresse ; (ii) de proposer des caractérisations du fonctionnement de cultivars d’intérêt ; (iii) d’évaluer la faisabilité d’une combinaison de ces adaptations (variétés et itinéraires culturaux) au maintien d’une teneur en protéines élevée.

La thèse s’intègre dans cette démarche en agissant sur les volets d’actualisation des connaissances sur les variétés de soja, d’étude des interactions entre génotypes, environnements et conduites culturales, et de proposition de stratégies d’adaptations à la contrainte hydrique.

Ces travaux accompagnent l’accroissement actuel des surfaces de soja et la fixation par la filière d’un objectif ambitieux de déploiement de cette culture en France.

[2] Occitanie depuis 2016

Chapitre 1. Etat de l'art et problématique

1.1. Contexte général

1.1.1. Changement climatique

Le récent rapport du GIEC (Groupe d'experts Intergouvernemental sur l'Evolution du Climat) prévoit une augmentation globale des températures de 1.5 à 2°C d'ici 2050 par rapport à la période préindustrielle de 1850-1880, en raison notamment de la hausse des émissions de gaz à effet de serre. Cette augmentation de température pourrait même atteindre 3°C d'ici 2100 selon le modèle RCP 8.5 (IPCC, 2018a). Le changement climatique entraînera une hausse généralisée des températures moyennes, autant au niveau continental qu'océanique. L'augmentation la plus importante des températures et des précipitations moyennes aura lieu sous les hautes latitudes de l'hémisphère Nord (**Figure 1**).

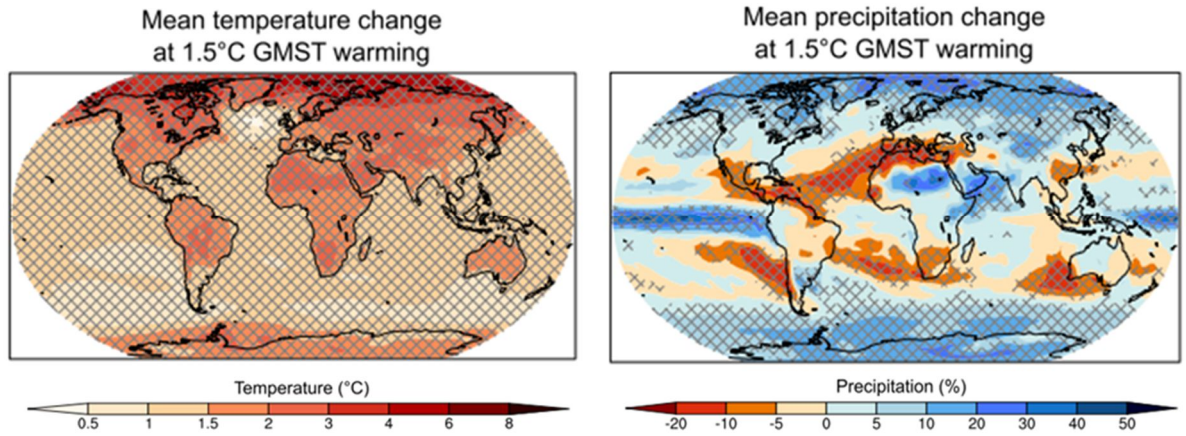


Figure 1 : Cartes des projections des températures moyennes (gauche) et des précipitations moyennes (droite) pour un réchauffement global de 1.5°C par rapport à la période de référence (1861-1880) (IPCC, 2018b).

Les températures maximales présenteront le changement le plus important sous les latitudes moyennes (continents uniquement) alors que l'évolution des températures minimales se fera sous les hautes latitudes, au niveau océanique et continental. L'augmentation des températures maximales sera localisée au centre et à l'Est de l'Amérique du Nord, en Europe Centrale et du Sud, en Asie du Sud et de l'Ouest et en Afrique du Sud. Les épisodes de sécheresse et de vagues de chaleurs vont également augmenter dans ces régions. La **Figure 2** montre les années d'émergence des modifications en termes de précipitations durant le cycle de culture du soja selon le RCP8.5. Le Sud de L'Europe commence déjà à montrer l'émergence d'une réduction des précipitations imputable au changement climatique global.

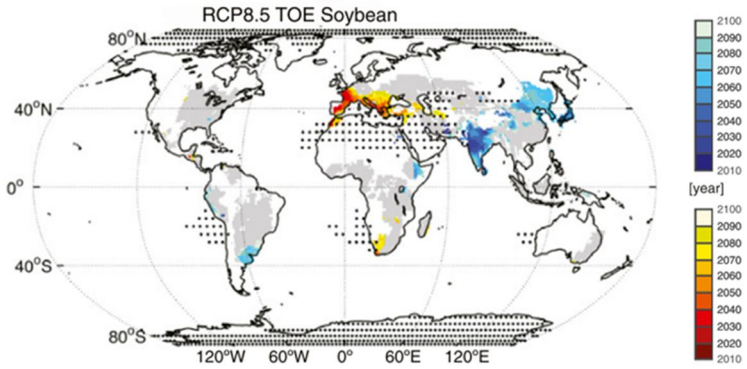


Figure 2 : Année d'émergence des changements de précipitations pour le RCP8.5 par saison de croissance pour le soja. L'échelle de couleur rouge est utilisée pour les régions où les précipitations diminuent. L'échelle de couleur bleue est utilisée pour les régions où les précipitations augmentent. Les zones grises représentent les zones de culture du soja. Les pointillés indiquent les zones climatologiques sèches (précipitations inférieures à 50 mm par an) (Rojas et al., 2019).

Les effets sur les cultures seront multiples. L'augmentation de la concentration en CO_2 atmosphérique (aujourd'hui limitant pour la photosynthèse) pourra permettre une plus forte croissance de certaines espèces notamment en C3 (Battisti et al., 2017b; Kimball, 2016) ; l'augmentation de la température aura un impact généralement négatif sur les principales cultures d'intérêt, mais dépendra de la localisation (Zhao et al., 2017). Le nombre de jours disponibles pour les travaux au champ (travail du sol, semis, récolte) devrait augmenter, et permettre des interventions dans de meilleures conditions de portance, moins déstructurantes pour le sol (Brisson, N. and Levrault, 2010). En revanche, l'augmentation des vagues de chaleurs et des épisodes de sécheresse auront un impact négatif sur le rendement, en exposant les cultures à des conditions de stress hydrique et thermique marquées. Une irrigation conséquente ou une adaptation du cycle cultural (date de semis, précocité variétale) seront nécessaires pour faire face à ces évènements climatiques. La mise en place d'irrigation pourra alors être problématique (coût, disponibilité de la ressource) et entraîner une concurrence pour l'utilisation de l'eau, les épisodes de sécheresse étant principalement attendus au cours de l'été où la réserve en eau est au plus bas. La qualité des récoltes pourrait être impactée directement ou indirectement par le changement climatique : directement par une limitation du remplissage des grains ou par des chocs thermiques et indirectement par certains stress biotiques induits par ces conditions (maladies fongiques, insectes). Enfin, il faut s'attendre à des rendements moins stables d'une année à l'autre pour certaines cultures (Brisson, N. and Levrault, 2010).

1.1.2. **Besoins en protéines végétales**

En 2050, 9.8 milliards d'êtres humains vivront sur Terre, une augmentation qui sera majoritairement portée par le continent Africain (Barroux, 2017). Il faudra donc nourrir près de 2.1 milliards de personnes supplémentaires. La quantité de nourriture requise augmentera mais la répartition en type d'aliments ainsi que les régimes alimentaires changeront. La demande mondiale en protéines, tous types confondus, est aujourd'hui d'environ 202 millions de tonnes par an. Les projections prévoient un doublement de la demande en protéines d'origine animale d'ici 2050 (Henchion et al., 2017). Cette augmentation est préoccupante puisqu'elle entraînerait une augmentation de la production de gaz à effet de serre (GES). Une alimentation basée sur des protéines végétales présenterait l'intérêt de limiter ces émissions de GES (González et al., 2011). Il serait préférable, pour limiter l'utilisation des surfaces et des ressources de s'orienter vers la consommation de plantes riches en protéines telles que les légumineuses (i.e. soja, pois, féverole) fixatrices d'azote (Tilman and Clark, 2014).

La graine de soja est particulièrement riche en protéines (environ 40 % du poids sec) ce qui en fait la culture produisant le plus de protéines à l'hectare. Principale source de protéines pour les animaux dans le monde, le soja est également adapté à la nutrition humaine puisque la digestibilité de ses protéines s'élève à 85 % contre 95 % pour la viande de bœuf. La composition protéique des graines de soja couvre la plupart des besoins en acides aminés essentiels et semi-essentiels pour l'Homme. La méthionine et la cystéine, absents de la graine de soja, pourront être apportées par des céréales (riz, blé, maïs) riches en acides aminés soufrés (Lecerf et Fressin, 1995; Terres Univia, 2018c; WWF, 2014). Aujourd'hui, environ 70 % de la quantité de soja produite est utilisée à destination de l'alimentation animale, 6 % pour l'alimentation humaine et le reste à destination des biocarburants et autres usages (USDA, 2018b).

1.1.3. **Brève histoire de la production mondiale de soja**

La culture du soja et son commerce ont débuté en Chine depuis l'Antiquité. Jusqu'aux années 1900, la Chine était le premier producteur avec près de 71.5 % du soja produit dans le monde, les autres pays producteurs étant la Mandchourie (16.5 %), le Japon (5.9 %) et la Corée (5.5 %) (Soyinfocenter). A partir des années 1930, les États-Unis ont commencé à produire beaucoup de soja et ont devancé le Japon en 1931. En 1942, les États-Unis sont devenus le premier producteur mondial après avoir doublé leur production pour répondre à des besoins intérieurs croissants en huile, couvrant 46.5 % de la production mondiale de soja. La production totale de soja en Asie est restée au même niveau de 1922 à 1979 alors que les États-Unis ont poursuivi leur croissance et sont devenus le premier exportateur mondial de soja. A partir des années 1970, l'Amérique du Sud (principalement le Brésil et l'Argentine) a commencé à produire du soja et à l'exporter. En 1979, le Brésil produisait 14% du soja mondial et l'Argentine 4.2 %.

Depuis les années 1960, la production de soja a été multipliée par 10 : elle est passée de 35 à 347 millions de tonnes sur une surface avoisinant les 131 millions d'hectares en 2017. Cette tendance devrait se confirmer puisque la FAO prévoit une augmentation de 45 % de la production mondiale de soja d'ici 2050 pour atteindre les 500 millions de tonnes (FAO, 2006).

Cette progression a été permise par une augmentation des rendements moyens progressant de 12 q/ha au début des années 60 à 27 q/ha en 2017 (FAOSTAT, 2018). A ce jour, l'essentiel de la production mondiale est assuré par les États-Unis, le Brésil, l'Argentine, l'Inde et la Chine. Ces cinq pays produisent à eux seuls 86 % du soja mondial (USDA, 2018a).

Ces cinq dernières années, la production de soja a progressé dans l'Union Européenne. La production totale a été de 2.8 Mt sur 950 000 ha en 2018 très loin derrière la production totale du continent américain avec près de 275 Mt sur 90 Mha. Le rendement moyen en 2017 était de 28.4 q/ha, légèrement supérieur à la moyenne mondiale (27 q/ha). Les principaux pays producteurs en 2018 étaient l'Italie (1 Mt), la France (0.41 Mt) et la Roumanie (0.32 Mt)(COCERAL, 2017; FAOSTAT, 2018a; Gosselet, 2018).

1.1.4. **Echanges de soja dans le Monde**

Le soja est la culture ayant montré la croissance la plus rapide de ses exportations entre 2007 et 2016 (FAC, 2016). Depuis 1996, lorsque les premières variétés de soja OGM (Organisme Génétiquement Modifié) ont été commercialisées, ces variétés se sont rapidement développées aux États-Unis et au Brésil puis enfin en Argentine. A ce jour, 77 % du soja est cultivé sous forme d'OGM, soient 92 millions d'hectares (Gosselet, 2018; ISAAA, 2016; Noisette, 2018). Les principaux pays exportateurs de soja dans le monde sont le Brésil (75 Mt), les Etats-Unis (55,5 Mt) et l'Argentine (8 Mt) qui produisent majoritairement du soja OGM. Ces trois pays exportent principalement vers la Chine, l'Union européenne (UE28) et le Mexique (USDA 2018a). En fonction de leur utilisation finale, les importations sont réalisées sous forme de graines comme en Chine par exemple qui stocke et transforme le soja directement sur place, ou sous forme de tourteaux, comme c'est majoritairement le cas dans l'UE28.

Depuis la fin de la Seconde Guerre Mondiale, l'Union européenne est devenue très dépendante vis-à-vis des importations de soja. L'UE28 a dû importer 45 Mt de soja en 2016. Cette situation est fortement liée à la mise en place du plan Marshall après la Seconde Guerre Mondiale qui a entraîné la spécialisation de ces deux continents, l'Europe produisant des céréales et l'Amérique des oléo-protéagineux (Magrini et al., 2016). Les importations proviennent majoritairement d'Argentine (tourteaux) et du Brésil (graines) et servent principalement à la nutrition animale (70 %). Les principaux importateurs européens sont les Pays-Bas (7.3 Mt), l'Allemagne (6.1 Mt) et l'Espagne (5.5 Mt). (FAOSTAT, 2018a; Solanet, 2011; USDA, 2018a).

1.1.5. **La culture du soja en France**

La France est le second producteur de soja de l'UE28 avec près de 392 000 tonnes récoltées en 2018 sur 153 000 ha. La culture du soja a démarré sur le territoire français suite à l'embargo sur les exportations décidé par les Américains dans les années 1970, la France se retrouvant alors en déficit important de protéines. Depuis les années 1980, où 10 000 ha étaient cultivés, la culture du soja a connu des augmentations et des baisses, au rythme des aides de la politique agricole commune (PAC) visant à valoriser la culture de protéagineux ou soutenir l'irrigation des cultures d'été (Magrini et al., 2016 ; Agreste, 2018). Depuis 2008, l'augmentation des surfaces de soja en France est en constante augmentation avec 22 000 ha en 2008 et 154 000 en 2018 (**Figure 3**).

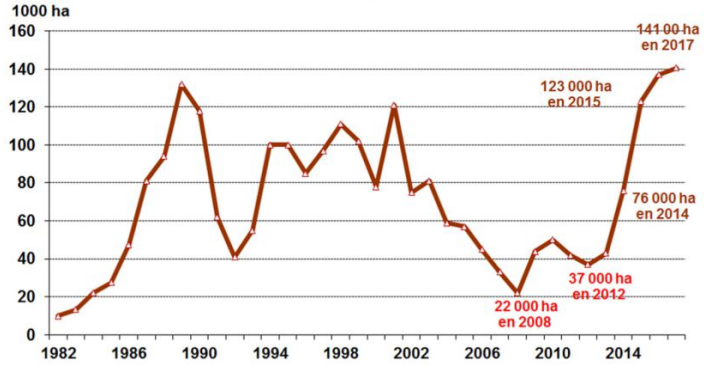


Figure 3 : Historique des surfaces de soja cultivées en France de 1982 à 2018 (Agreste, 2018).

En France, le soja est principalement cultivé dans deux régions historiques : la Bourgogne et le Sud-Ouest. De nouvelles zones de culture sont en train d'émerger en France en Poitou-Charente et Lorraine, Champagne-Ardennes. Les surfaces cultivées en soja sont présentées dans la **Figure 4**.

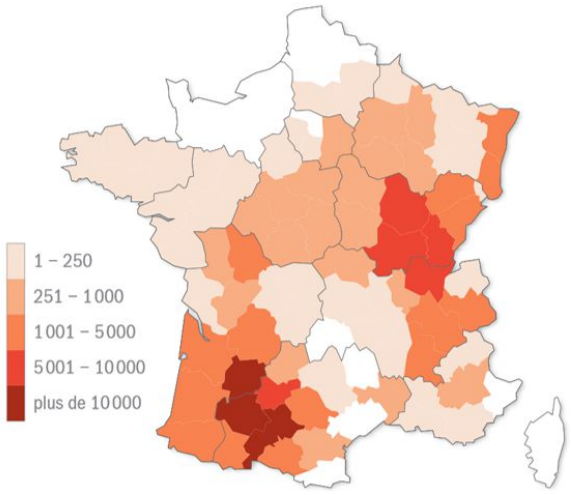


Figure 4 : Répartition des surfaces cultivées (ha) avec du soja en 2017 en France (Agreste, 2018).

Les zones de culture ont chacune leurs spécificités et potentiels de rendement. Ces différences sont présentées dans la **Figure 5**. En Bourgogne sont principalement cultivées des variétés précoces (groupe 0/I), sans irrigation et avec une proportion de 10 % en agriculture biologique. Dans le Sud-Ouest, les variétés cultivées (groupe I/II) sont tardives et principalement irriguées. La proportion de soja cultivé en agriculture biologique est d'environ 30 %. En Occitanie, le soja est la légumineuse à graine la plus importante avec 51 400 ha cultivés en 2018 pour une production totale de 383 000 tonnes (Enquêtes Cetiom, 2016 ; Agreste Conjoncture, 2018).

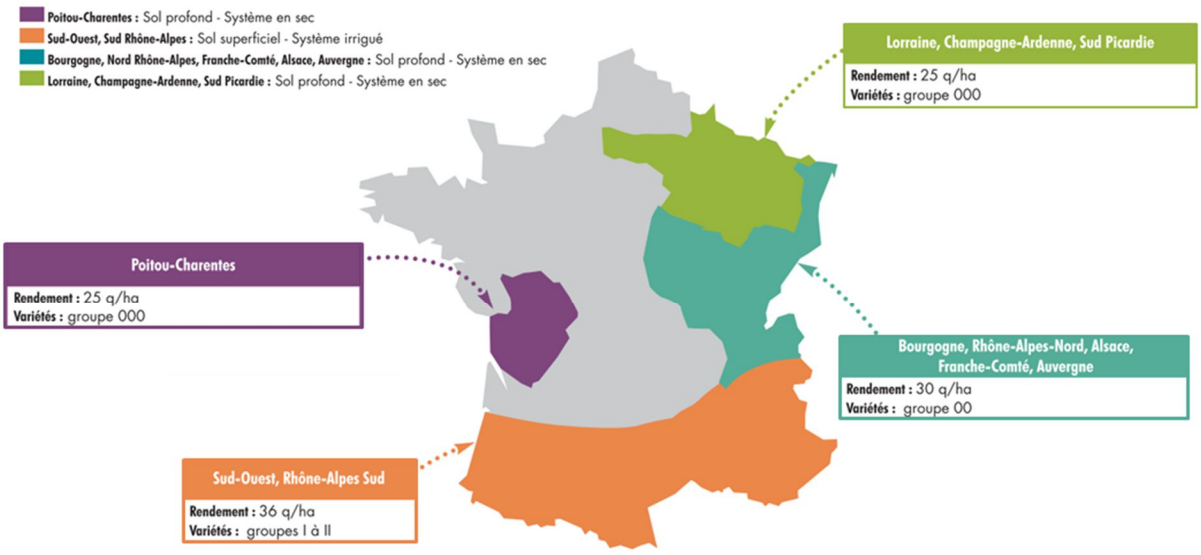


Figure 5 : Carte des différentes zones de culture du soja en France, des groupes de maturités cultivés, de conduites culturales les plus fréquemment rencontrées et des rendements moyens (Terres Inovia, 2017).

1.1.6. L'accompagnement du développement du soja par les filières

L'augmentation des productions de soja en Europe a entraîné la création de filières dédiées visant à tracer l'origine du soja produit. Ces filières peuvent comporter plusieurs pays, c'est le cas de Soja Danube qui officie sur le bassin du fleuve Danube, de la Suisse à l'Ukraine en passant par l'Allemagne et le Nord de l'Italie. Cette filière vise à soutenir la culture durable du soja en Europe, les activités de recherche qui soutiennent le développement de la culture, tout en garantissant une origine européenne des productions, des semences adaptées et une absence d'OGM (Donau Soja, 2019). La France ne fait pas partie de cette organisation mais l'interprofession des oléo-protéagineux a récemment mis en place une charte « Soja de France »

(Terre Univia, 2018a). Cette charte vise à produire un soja 100 % origine France, non OGM, de manière durable et tracée. Depuis 2010, le projet Sojamip regroupe les différents acteurs de la filière en Occitanie (instituts de recherche et technique, sélectionneurs) avec pour objectif de concevoir des itinéraires techniques innovants et des variétés de soja économe en eau et de qualité (Maury et al., 2015).

1.1.7. Intérêts agro-écologiques du soja

Le soja possède des qualités intrinsèques justifiant son intégration dans des systèmes agroécologiques. Cette plante légumineuse fixatrice d'azote ne nécessite pas d'engrais azoté, est conduite avec peu de traitements phytosanitaires, et présente un bilan de gaz à effet de serre très favorable (Preissel et al., 2015). Le soja présente de réels atouts agro-environnementaux dans le cadre d'une agriculture durable comme en atteste la forte proportion de soja cultivé en agriculture biologique en France (18 %) (Jouffret et al., 2015; Terres Univia, 2018b). De par son système racinaire profond et pivotant, sa capacité à fixer l'azote atmosphérique et la quantité de feuillage tombée au sol en fin de cycle, le soja peut contribuer à un recyclage d'azote bénéfique pour la culture suivante. Par exemple, il a été montré dans une séquence Blé-Soja-Blé que le blé succédant le soja produisait un rendement en grains supérieur à un blé semé après du coton (Kumbhar et al., 2007), ou encore dans le cas d'une succession de céréales (Badaruddin and Meyer, 1994). L'azote atmosphérique fixé par le soja grâce à la relation symbiotique avec *Bradyrhizobium* pouvant assurer plus de 60% des besoins en l'azote de la culture. La quantité d'azote disponible après la récolte du soja dépendra du niveau de prélèvement de l'azote minéral par la culture et des conditions environnementales. Cependant, le reliquat d'azote minéral dans le sol après la culture de soja est en général plus faible que celui correspondant au pois ou à la féverole (Mays et al., 1998; Preissel et al., 2015).

1.1.8. Conclusion partielle : des pistes pour augmenter les surfaces de soja en France

Une relance durable de la production de soja en France (objectif de la filière de doubler les surfaces d'ici 2025 avec 250 000 ha) nécessite à la fois d'améliorer les performances de la culture au sein de ses aires traditionnelles de production (Sud-Ouest et Est de la France) dans des systèmes de production diversifiés (avec irrigation plus ou moins restrictive ou en non irrigué ; en semis très précoce ou non), mais également de l'introduire différemment dans la succession (par exemple en « double culture ») et dans de nouvelles zones de production plus septentrionales à des fins de diversification et de rupture des rotations de type « hiver » (notamment pour répondre au plan Ecophyto2). Cependant, le principal frein à la culture du soja reste le manque d'eau (Merrien, 1994 ; Sojamip, 2012), en particulier pour les systèmes de culture du Sud de l'Europe confrontés à des sécheresses plus longues et plus fréquentes et à la pression grandissante sur l'utilisation des ressources en eau pour l'irrigation. Par contre, l'augmentation des températures pendant la saison de croissance du soja est une opportunité

pour le développement de cette culture dans les régions septentrionales de l'Europe (Allen et al., 2018).

1.2. Le soja

1.2.1. Origines et morphologie

Le soja ou *Glycine max* (L.) Merrill, est une légumineuse (*Fabaceae*) herbacée annuelle originaire de Chine où les premières traces de sa domestication datent de 1100 ans avant J.C. (Hymowitz, 2004). Cette plante érigée à ramification peut atteindre plus de 2 mètres de hauteur. Les fleurs auto-fertiles sont blanches ou violettes et les graines peuvent être jaunes, vertes, brunes, noires ou bicolores, avec une à cinq graines par gousse. Les feuilles, alternes à partir du deuxième nœud, possèdent trois folioles individuelles de forme ovale ou lancéolée, atteignant une longueur de 3 à 10 cm (**Figure 6**). Le soja possède un système racinaire diffus.

La racine principale, pivotante, est issue de la croissance de la radicule de la graine germée. Les racines secondaires ou latérales émergent ensuite de la racine principale et les racines tertiaires émergent à leur tour des racines latérales (Lersten & Carlson, 2004). La profondeur maximale d'enracinement du soja peut atteindre jusqu'à 1.80 m de profondeur. Comme toutes les légumineuses, le soja peut fixer l'azote atmosphérique grâce à une symbiose bactérienne se produisant au niveau de ses racines, les nodules. Plante de jours courts et thermophile, le soja présente une vitesse de développement réduite lorsque la photopériode est supérieure à une valeur seuil (~12 h) et nécessite des températures suffisamment élevées pour mener à terme son développement et réaliser sa croissance dans de bonnes conditions.

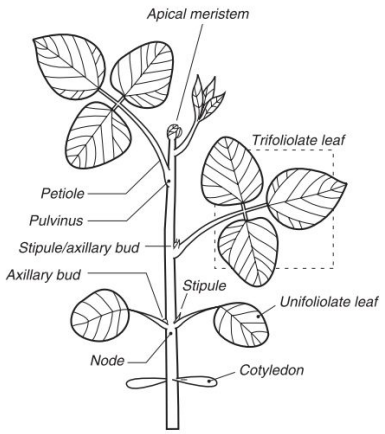


Figure 6 : Représentation graphique d'un plant de soja au stade végétatif (Singh, 2010).

1.2.2. **Types de croissance**

Selon son type de croissance, le soja peut voir son développement reproducteur consécutif (variétés déterminées) ou en synchrone du développement végétatif (variétés indéterminées). Les types déterminés ont tendance à produire moins de végétation, moins de ramifications et moins de nœuds que les types indéterminés. Ces deux principaux types de soja sont régulés par différents allèles à deux loci Dt (*Dt1* et *Dt2*) (Thompson et al., 1997). Le type déterminé présente une croissance végétative de la tige principale qui cesse après le début de la floraison (Bernard, 1972). L'arrêt de la croissance végétative a pour effet de diminuer l'accumulation de nœuds sur la tige principale, réduisant ainsi le nombre final de nœuds de la tige principale des génotypes déterminés. Les plantes de type indéterminé *Dt1 Dt1*, *dt2 dt2*) montrent une élongation de la tige et une production des nœuds de la tige principale qui se poursuivent après le début de la floraison. Ces plantes ont beaucoup plus de nœuds sur la tige principale à maturité que leurs homologues déterminés. Il en résulte une tige longue, effilée, avec des entre-nœuds plus minces près de l'apex de la plante (Bernard, 1972 ; Hartung et al., 1981). Certains types intermédiaires, dits semi-déterminés (*Dt1Dt1*, *Dt2Dt2*), existent également (Bernard, 1972 ; Thompson et al., 1997). Chez ces types, la production de nœuds sur la tige principale ne s'arrête pas à la floraison, mais l'accumulation de nœuds est un peu moindre.

Les stades phénologiques du soja ont été décrits par Fehr and Caviness (1977) qui ont développé une échelle encore largement utilisée à ce jour (**Figure 7**). Ainsi, le développement végétatif du soja est quantifié en fonction de l'accumulation des nœuds sur la tige principale. Les stades végétatifs suivant VE (Emergence) et VC (Cotylédon) sont désignés comme Vn, où n est le nombre de nœuds sur la tige principale, à partir du premier nœud comportant une feuille trifoliée. Dans leur classification, Fehr and Caviness (1977) ont utilisé l'apparition de la première fleur ouverte sur la tige principale (R1), pour définir le début de la phase reproductive. Les deux premiers stades – R1 et R2 – sont relatifs à la floraison. R3 et R4 concernent le début du développement des gousses. Le développement des graines commence lorsque la gousse approche de sa taille maximale au stade R5 et se poursuit au stade R6. Enfin, les stades R7 et R8 correspondent aux phases de maturation des grains. Le stade « maturité physiologique » est communément défini à R7 au champ, par simplification. En effet, il est atteint lorsqu'une gousse au moins sur la plante devient brune. La maturité physiologique réelle se situerait plutôt entre les stades R7 et R8 (TeKrony et al., 1979), lorsque l'accumulation de biomasse vers les graines est terminée. De manière usuelle, lorsque la maturité au champ doit être caractérisée, on parle de R7 pour la « maturité physiologique », et de R8 pour la « maturité récolte ».

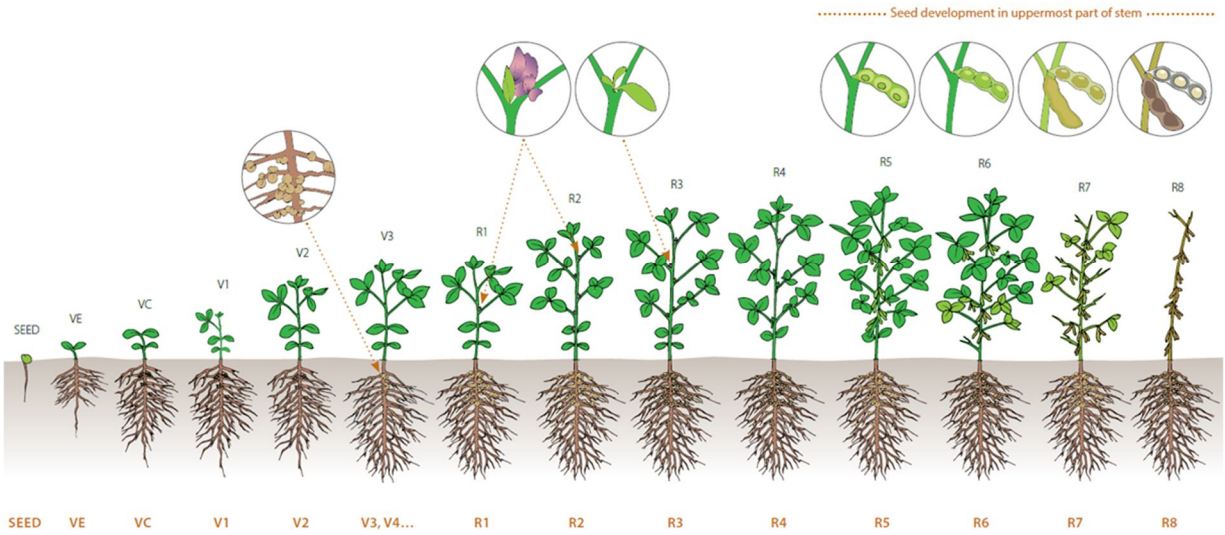


Figure 7 : Représentation graphique des stades phénologiques du soja du semis (seed) à la maturité récolte (R8) selon l'échelle de Fehr and Caviness (1977) – Source de l'image : Manitoba Pulse Soybean Growers : https://www.manitobapulse.ca/

1.2.3. **Fixation symbiotique**

Appartenant à la famille des légumineuses, le soja est capable de fixer l'azote atmosphérique grâce à la nodulation. Les nodules se forment sur les racines du soja à la suite d'une relation symbiotique entre la plante et la bactérie *Bradyrhizobium japonicum*, apportée par inoculation au cours du semis dans les conditions françaises. Cette bactérie se multiplie dans les nodules des racines de soja et réduit l'azote atmosphérique en ammoniac grâce à la nitrogénase, qui est ensuite utilisée par la plante en échange de composés énergétiques riches en carbone produits par la plante. La quantité d'azote fixée varie en fonction de la période de croissance (Zapata et al., 1987), de la nature et de la composition du sol, les sols argileux et argilo-limoneux étant généralement plus favorables qu'un sol sableux (Puiatti and Sodek, 1999). Les conditions climatiques, principalement les températures et les précipitations, affectent également la fixation symbiotique. Les températures très élevées ou très basses impactent la température du sol ce qui entraîne une diminution de l'efficacité des bactéries fixatrices d'azote (Shiraiwa et al., 2006). Les fortes pluies impactent négativement l'activité fixatrice en inondant les racines (Bacanamwo et al., 1999). La fixation symbiotique de l'azote est particulièrement sensible au dessèchement du sol, même si des génotypes de soja tolérants ont été identifiés (Sinclair et al., 2000). Un travail du sol limité contrairement à un labour sera plus bénéfique à la mise en place de nodules et à la fixation d'azote (Hughes and Herridge, 1989), plus particulièrement dans les parcelles qui sont souvent cultivées en soja. Enfin, le génotype est le dernier élément pouvant jouer sur la qualité de la nodulation et de la fixation symbiotique (Alves et al., 2003). La fixation par le soja est d'environ 175 kg $N.ha^{-1}$ pour les parties aériennes (environ 248 kg $N.ha^{-1}$ racines incluses). 50 à 60 % de la demande en azote des cultures de soja est satisfaite par la fixation symbiotique (Salvagiotti et al., 2008).

1.2.4. **Groupes de maturité**

En fonction de leur réponse à la température et à la photopériode, les cultivars de soja sont classés en différents groupes de maturité (GM). Aujourd'hui, treize groupes de maturité sont inclus dans le système international de classification du soja (Poehlman, 1987), classés de "000" pour les plus précoces à "X" (chiffre romain) pour les plus tardifs. Les cultivars communément cultivés en Europe appartiennent à des groupes de maturité de 000 à II (Kurasch et al., 2017) tandis que les cultivars aux Etats-Unis vont de 00 à IX (Scott and Aldrich, 1970; Zhang et al., 2007), au Brésil de V à IX (Alliprandini et al., 2009) et en Argentine de II à IX (Dardanelli et al., 2006). La répartition des GM dans ces régions dépend principalement de la latitude, c'est-à-dire que les cultivars précoces sont généralement semés dans les latitudes élevées de l'hémisphère Nord. Les GM varient de 000 à IX en Chine mais sont plus liés aux écorégions en fonction des conditions climatiques et géographiques qu'à la latitude. Les groupes de maturité sont dépendants de la durée du cycle total mais aussi de la durée du semis à la floraison (Yuesheng et al., 2006).

1.2.5. **Réponse du soja à la température**

Le soja est une plante thermophile dont la vitesse de développement est déterminée par trois températures cardinales : la température minimale (T0, également appelée température de base), au-dessous de laquelle le soja ne se développe pas ; la température optimale (Topt), à laquelle le soja se développe le plus rapidement ; la température maximale (Tmax), au-dessus de laquelle le développement est stoppé. Il est difficile de déterminer une température T0 définitive à partir de la littérature. Les valeurs de T0 rapportées diffèrent, allant de 2.5 à 13.2°C (Grimm et al., 1993; Salem et al., 2007; Setiyono et al., 2007; Sinclair et al., 2005) avec une variation potentielle de T0 durant le cycle (Setiyono et al., 2007). Ces variations s'expliquent par la diversité des cultivars étudiés et des méthodes utilisées. La température optimale a été rapportée entre 22 et 32°C selon les études (Boote, 2011; Boote et al., 1998a; Grimm et al., 1993; Parent and Tardieu, 2012; Setiyono et al., 2007) alors que la température maximale a été moins explorée, avec des valeurs rapportées entre 40 et 47°C (Salem et al., 2007; Setiyono et al., 2007). Une température moyenne de 39°C a été reportée comme létale pour le soja (Luo, 2011).

La précocification des dates de semis, principalement testée sur des groupes de maturité tardive de III à VII (Bowers, 1995; Hu and Wiatrak, 2012; Salmeron et al., 2014), peut placer les cultivars de soja dans des conditions thermiques sous-optimales. En effet, les semis précoces augmentent la probabilité d'exposer le soja à des températures inférieures à T0 pendant les premiers stades du développement (Maury et al., 2015; Meyer and Badaruddin, 2001), tandis que les semis très tardifs - cas d’une double culture de soja - entraîneront une exposition à des températures sous-optimales de développement à la fin du cycle et un risque de gel avant récolte dans certaines conditions (Mahieu and Brinkman, 1990; Shapiro et al., 1992).

1.2.6. **Réponse du soja à la photopériode**

La vitesse de développement du soja est également fortement influencée par la photopériode en raison du caractère « jours courts » de la plante. La photopériode régule le début de la floraison (Caffaro et al., 1988; Garner and Allard, 1920; Hadley et al., 1984) et la durée des phases phénologiques (Kantolic and Slafer, 2001; Nico et al., 2015; Raper and Thomas, 1978). Une augmentation de la longueur des jours au-dessus d'un seuil donné, principalement lié au groupe de maturité (Lu et al., 2017; Mcblain and Bernard, 1987; Xia et al., 2012), ralentira le processus de développement. Cette caractéristique a un impact particulier sur la phase post-floraison, qui est plus sensible à la photopériode chez les cultivars tardifs que chez les précoces (Kantolic and Slafer, 2001; Major et al., 1975). Le type de croissance (déterminé ou indéterminé) entraîne également des réponses différentes à la photopériode, en particulier entre les stades R1 et R5 où le nombre final de nœuds est fixé pour les cultivars indéterminés. Pour ces cultivars, de longues photopériodes augmentent la durée en jours de la phase R1 à R5 (Han et al., 2006; Kantolic et al., 2013; Piper et al., 1996).

Cette réponse à la photopériode impactera le développement du soja dans le cas d'une modification des dates de semis. Un semis précoce aura tendance à initier une floraison précoce, à un stade végétatif moins avancé, car la longueur du jour sera assez courte pour la déclencher. La phase R1-R5, qui a lieu au moment où les jours sont les plus longs, sera allongée, ce qui permettra au soja de produire plus de gousses et de graines (Kantolic et al., 2013; Kantolic and Slafer, 2001, 2007; Nico et al., 2015). D'autre part, une date de semis tardive aura l'effet inverse, en limitant souvent le potentiel de rendement par rapport aux dates de semis conventionnelles (Clovis et al., 2015; Hu, 2013; Zhang et al., 2010). Le type de croissance, déterminée ou indéterminée, joue également un rôle important. Un cultivar à croissance indéterminée devra être semé plus tôt, ce qui lui permettra de maximiser son nombre de nœuds avant le stade R5 (Piper et al., 1996).

1.2.7. **Réponse du soja au stress hydrique**

L'excès d'eau a des effets néfastes sur le soja. L'ennoiement de la culture, pouvant être causé par des pluies excessives dans des sols de texture fine, un mauvais drainage, ou une topographie empêchant l'évacuation de l'eau, impacte particulièrement l'émergence de la culture mais également la nodulation (Thomas et al., 2005).

Le manque d'eau peut affecter plusieurs processus physiologiques et morphologiques qui auront ensuite un impact sur la nodulation, la fixation de l'azote, la croissance et le rendement en grains du soja. L'excès d'eau a aussi des effets néfastes sur le soja. L'ennoiement de la culture, pouvant être causé par des pluies excessives dans des sols de texture fine, un mauvais drainage, ou une topographie empêchant l'évacuation de l'eau, impacte particulièrement l'émergence de la culture mais également la nodulation (Thomas et al., 2005).

Un épisode de sécheresse aura pour effet de diminuer la transpiration et la photosynthèse, via la régulation stomatique des échanges gazeux ; cette régulation pouvant conduire à une augmentation de l'efficience d'utilisation de l'eau (WUE) (Ghosh et al., 2006). L'expansion foliaire apparait plus sensible à une altération de l'état hydrique de la plante comparativement à la photosynthèse (Boyer, 1970) ; cette réduction de croissance contribuant à réduire le besoin en eau de la plante. L'effet du déficit hydrique dépend du stade auquel il survient, de sa durée et de son intensité (Singh, 2010), éventuellement de sa fréquence. Le stade de la floraison (R1) constitue, avec la phase de remplissage des gousses (R5-R7), une période critique dans l'alimentation en eau du soja (Mingeau, 1975; Montoya et al., 2017), comme pour les principales légumineuses à graines (Farooq et al., 2017). Le stress hydrique, même s'il survient pendant des périodes brèves (de 3 à 13 jours) pendant la phase de remplissage des grains (R5-R6) entraîne une maturité plus précoce, des graines de petite taille et donc des rendements réduits (Brevedan and Egli, 2003). Par ailleurs, une sécheresse aura pour effet d'augmenter la proportion de gousses avortées (Desclaux et al., 2000). La nodulation est également affectée par un stress hydrique, même faible. Le déficit hydrique diminue le nombre, la taille et le poids des nodules. La fixation de l'azote, définie par le pourcentage de fixation et par la quantité d'azote fixée, diminue à mesure que le stress hydrique augmente (Gil-Quintana et al., 2013). Certains génotypes de soja sont capables de tolérer la sécheresse en termes de fixation de l'azote (Sinclair et al., 2007). Cela peut être lié à une taille plus élevée des nodules (King and Purcell, 2001). Enfin, le déficit hydrique a pour effet de diminuer la production de biomasse (Ohashi et al., 2006), le rendement en graines (Purcell et al., 2004), la densité et la longueur des racines (Benjamin and Nielsen, 2006), la hauteur des plantes, ou encore la surface des feuilles.

Les génotypes de soja présentent des différences de WUE (Al-Assily and Mohamed, 2002; Hufstetler et al., 2007). Certains génotypes sont plus tolérants au stress hydrique que d'autres du fait de leur système racinaire plus développé (Battisti and Sentelhas, 2017) mais aussi de leur type de croissance, les génotypes à croissance indéterminée étant capables de mieux « récupérer » après un stress hydrique (Villalobos-Rodriquez and Shibles, 1985). Le semis très précoce et l'utilisation de variétés adaptées pourraient représenter des approches prometteuses pour la culture du soja dans des systèmes présentant un déficit hydrique structurel. Il est attendu de cette pratique une esquive partielle des périodes les plus contraignantes sur le plan thermique et hydrique autorisant ainsi des économies d'eau d'irrigation (Maury et al., 2015).

1.2.8. **Conclusion partielle : caractériser les réponses du soja aux facteurs environnementaux métropolitains**

Le développement et la croissance du soja sont soumis à des interactions complexes entre des facteurs environnementaux (i.e. température, photopériode, disponibilité hydrique) et génotypiques. Comprendre les mécanismes qui impactent les processus contribuant à la mise en place du rendement ainsi que la réponse aux conditions environnementales permettra d'adapter cette culture à de nouvelles aires géographiques. Un phénotypage de ces réponses dans diverses conditions de températures, photopériodes et contraintes hydriques sera nécessaire pour y parvenir.

1.3. La modélisation comme outil d'intégration des connaissances agronomiques

1.3.1. Principe général

La modélisation est une représentation simplifiée de la réalité, traduite en équations mathématiques (formalismes) qui a pour objectif de maîtriser sa complexité (Penning de Vries, 1989). Modéliser des processus peut servir dans un premier temps à comprendre ces processus et leurs interactions dans un système. Différents niveaux de complexité peuvent exister dans les modèles, selon le nombre d'interactions représentées. En agronomie deux types de modèles sont souvent utilisés : 1- les modèles statistiques ou empiriques ; 2 - les modèles mécanistes. Les modèles statistiques sont des modèles très simplifiés qui représentent la réponse d'une variable donnée à des variables explicatives (Wallach et al., 2018). Dans ce type de modèle, on ne cherche pas à représenter le fonctionnement du système mais à trouver une relation mathématique entre variables expliquée et explicative. Ces modèles sont souvent utilisés pour leur simplicité dans les études d'impact du changement climatique (Lobell and Burke, 2010), pour étudier la réponse d'une culture à un niveau de fertilisation (Makowski et al., 2001) ou l'efficacité d'un produit phytosanitaire (Schabenberger et al., 1999). Ils nécessitent peu de paramètres et peuvent être utilisés dans le cas où aucun modèle mécaniste n'existe pour une culture donnée (Lobell and Asseng, 2017). Cependant, ils présentent des failles, comme par exemple la colinéarité entre variables (i.e. température et précipitation) ou les hypothèses de maintien du processus dans le temps. Les modèles mécanistes, aussi appelés agronomiques, ou de culture, sont des modèles plus complexes qui cherchent à représenter le fonctionnement du système. Ils vont ainsi modéliser les différents éléments du système, leurs interactions et leur dynamique sous l'effet de l'environnement extérieur. Ils peuvent par exemple simuler l'effet de la disponibilité en eau sur la croissance foliaire, puis le processus de photosynthèse pour aboutir finalement à une prédiction de la quantité de biomasse, à un pas de temps journalier. Ces modèles sont utilisés notamment pour comprendre le fonctionnement du système, tester des hypothèses sur le système ou faire du diagnostic sur une situation donnée. Ces modèles peuvent avoir un nombre important de paramètres dont il n'est pas toujours évident de fixer la valeur.

Avant d'être utilisé, un modèle doit être calibré et évalué sur des données expérimentales de terrain pour s'assurer de sa capacité à estimer correctement les variables d'intérêt selon les variations du milieu, comme l'effet de la disponibilité en eau sur le rendement par exemple. Cette phase de calibration va conditionner le domaine de validité du modèle, c'est-à-dire la gamme de situations agro-pédoclimatiques pour lesquelles les performances du modèle seront correctes/satisfaisantes. Depuis quelques années, une tendance à la simplification du mode de représentation des processus (moins de formalismes donc moins de paramètres) a fait émerger des modèles de type agro-climatiques, nécessitant la calibration d'un nombre de paramètres restreints (Zhao et al., 2019).

1.3.2. **Critères de choix d'un modèle**

Plusieurs critères permettent de déterminer le modèle à choisir pour une étude donnée. Ce choix dépend notamment de l'objectif de modélisation et de la pertinence du modèle vis-à-vis de ce but ainsi que son domaine de validité. Il faut que le modèle représente les processus majeurs qui vont impacter les variables d'intérêt. Ensuite, la facilité d'utilisation d'un modèle existant est un point important dont il faut tenir compte. Plus l'utilisateur final sera en mesure de comprendre les formalismes du modèle et leur agencement, mieux il pourra s'en servir. La capacité du modèle à prédire une valeur en fonction des modifications de paramètres, de données pédoclimatiques ou de pratiques agricoles est primordiale si l'objectif final est de représenter la variabilité observée dans les conditions réelles. La robustesse, ou la capacité à conserver des performances satisfaisantes dans de nouvelles conditions n'ayant pas servi à sa calibration, est également à prendre en compte. Les performances d'un modèle sont généralement évaluées par le biais d'indicateurs tels que les RMSE, RRMSE (Root Mean Square Error et Relative RMSE), l'efficience et le biais. Ces indicateurs sont utilisés pour évaluer les performances du modèle au cours des phases de calibration et d'évaluation. L'indicateur RMSEP (RMSE of Prediction) est, lui, spécifique de la phase d'évaluation, son objectif étant d'évaluer la performance de prédiction du modèle dans de nouvelles conditions. Enfin, le choix du modèle à utiliser peut être dicté par les données disponibles ou la capacité à en produire grâce à des expérimentations. En effet, l'étape de calibration ou d'apprentissage sera plus ou moins complexe et longue en fonction du type de modèle, l'apprentissage d'un modèle statistique étant souvent plus simple que le paramétrage d'un modèle mécaniste complexe. Certains paramètres de modèles agronomiques, correspondant à des coefficients d'équation et n'ayant pas de signification biologique, ne sont pas disponibles sous forme d'observations produites en expérimentations et doivent être ajustés par des outils mathématiques (Wallach et al., 2011). Ce type d'ajustement devra également être utilisé dans le cas d'une carence en observations expérimentales pour représenter un processus donné. Dans ce cadre, l'utilisation de modèle gagne à être couplée à des expérimentations dédiées qui permettront de produire les observations nécessaires à sa calibration.

1.3.3. **Modèles agro-climatiques**

Les modèles agro-climatiques, présentés pour la première fois par Baier (1979) sont des modèles souvent simples, qui peuvent être statistiques uniquement. Ils peuvent parfois nécessiter des données d'entrée conséquentes (quotidiennes et/ou sur de larges échelles spatiales) mais pas systématiquement. Ils sont souvent utilisés pour étudier des phénomènes à des échelles spatiales larges (i.e. régionales) puisqu'ils nécessitent moins de paramétrage et de données d'entrée que les modèles mécanistes complexes (Falasca et al., 2012). Les variables calculées par ces modèles à partir des données climatiques peuvent concerner la phénologie, par le biais de sommes de temps thermiques ou photo-thermiques s'il y a un impact de la photopériode (Mechlia and Carroll, 1989). Des indices de croissance peuvent également être calculés en fonction du climat (Hundal et al., 2003). Ces modèles sont bien adaptés au couplage avec des données satellites (Kogan et al., 2013), permettant ainsi l'exploration

d'environnements potentiellement inconnus. Cependant, les modèles agro-climatiques ne tiennent pas compte d'éventuelles contraintes nutritionnelles ou biotiques, mais peuvent intégrer des caractéristiques permettant de calculer des stress hydriques en tenant compte de l'évapotranspiration potentielle (Woli et al., 2012). Par ailleurs, ces modèles ne représentent généralement pas les pratiques agricoles, de fertilisation ou d'irrigation par exemple, qui vont avoir des effets importants sur le développement de la culture.

1.3.4. **Modèles agronomiques**

Les modèles agronomiques, nommés aussi modèles de culture, mécanistes ou fonctionnels sont les modèles les plus complexes utilisés en agronomie. Ils sont capables de représenter les processus écophysiologiques permettant l'élaboration du rendement et de la qualité des graines (Boote et al., 1996). Ces modèles ont l'avantage de représenter explicitement et en dynamique les effets de pratiques agricoles, et l'évolution de l'état du sol et du climat qui vont impacter le fonctionnement de la culture. Cela permet de diagnostiquer les contraintes hydriques, thermiques ou nutritionnelles qui peuvent affecter le développement de la surface foliaire, le fonctionnement photosynthétique et *in fine* la production de biomasse (Thornley et Johnson, 1990). Ce type de modèle peut également permettre la modification de traits variétaux (i.e. densité racinaire) pour tester la réponse de « nouvelles » variétés dans des environnements choisis. Cette méthode a déjà été utilisée dans différentes études (Battisti et al., 2017; Sinclair et Muchow, 2001). Les modèles agronomiques sont très utiles pour comprendre la réponse des cultures à une gamme de situations culturales, pour explorer de nouvelles situations non expérimentées, ou pour aider à la décision notamment pour les choix variété-environnement-conduite (Hammer et al., 2006 ; 2002). Pour fonctionner, le modèle aura besoin d'être renseigné par des données édaphiques, climatiques, génotypiques et de conduite culturale (**Figure 8**).

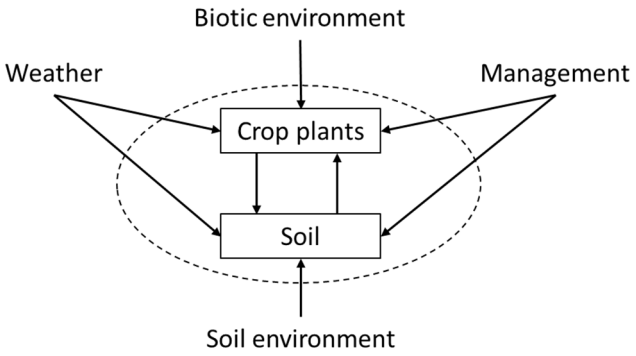


Figure 8 : Schéma simplifié d'un modèle de culture montrant les interactions entre les parties « sol » et « culture » dans le système (ovale en pointillés) et l'influence des variables explicatives de l'environnement. D'après Wallach et al., (2018).

Les modèles mécanistes présentent néanmoins l'inconvénient de devoir être calibrés avec un nombre important d'observations, tout au long du cycle cultural, afin d'être performants. La production de ces observations passe par la mise en place d'expérimentations au champ ou en conditions contrôlées. Par ailleurs, la robustesse du modèle dépendra de la base de données de calibration, l'interaction du sol et du climat influençant beaucoup les réponses des cultures dans ces modèles.

1.3.5. **Application à la culture de soja**

Le soja étant une culture d'intérêt au niveau mondial, de nombreux modèles ont été développés et paramétrés pour cette culture, chacun avec ses formalismes et besoins en paramétrage propres. Le **Tableau 1** recense les principaux modèles utilisés pour la simulation de la culture de soja à travers le Monde ainsi que leurs caractéristiques.

Tableau 1 : Principaux modèles de culture utilisés pour le soja, leur type et leur origine (pays – université/centre de recherches).

Model	Type	Origin (reference)
STICS	Generic	FRA-INRA (Brisson et al., 2003)
Monica	Generic	DEU-ZALF (Nendel et al., 2011)
Azodyn / Syst'N	Generic	FRA-INRA (Jeuffroy and Recous, 1999)
APSIM	Generic	AUS-CSIRO (Keating et al., 2003)
CropSyst	Generic	USA-Washington State Univ. (Stockle et al., 2003)
SIMPLE	Generic	USA – Univ. of Florida (Zhao et al., 2019)
FAO / Aquacrop	Generic	ITA-FAO (Steduto et al., 2009)
AqYield	Generic	FRA-INRA (Constantin et al., 2015)
CROPGRO-Soybean	Soybean-specific	USA- Univ. of Florida (Boote et al., 1998b)
SOYDEV / SOYSIM	Soybean-specific	USA-Univ. Neb.-Lincoln (Setiyono et al., 2007, 2010)
Soyphen	Soybean-specific	USA - (Hodges and French, 1985)
GLYCIM	Soybean-specific	USA - Oregon State Univ. (Acock et al., 1985)
SOYPOD/SOYPODP	Soybean-specific, plant level	USA - Univ. of Kentucky (Egli, 2015)

Deux types de modèles sont présentés dans ce tableau, les modèles « générique », et « spécifique » à la culture de soja. Tous les modèles spécifiques de la culture du soja (CROPGRO-Soybean, SOYSIM, Soyphen, GLYCIM, SOYPOD) ont été développés aux États-Unis. Cette caractéristique fait que les calibrations et évaluations ont également été réalisées dans des conditions rencontrées sur le continent américain, avec des groupes de maturités supérieurs à I (Hodges and French, 1985; Setiyono et al., 2007; Zhang et al., 2007), des cultivars majoritairement transgéniques (Bonny, 2008) et des conduites culturales pouvant intégrer de la fertilisation azotée (Cafaro La Menza et al., 2017). La complexité de ces modèles est variable. Ainsi, le modèle Soysim nécessitera des températures de développement et des valeurs de

sensibilité à la photopériode différentes en fonction des phases phénologiques du cycle (Setiyono et al., 2007) alors que des températures cardinales constantes sur le cycle seront nécessaires pour Soyphen (Hodges and French, 1985). L'utilisation de ces modèles varie également du niveau plante (i.e. SOYPOD) au niveau des systèmes de cultures (i.e. CROPGRO-Soybean intégré dans DSSAT). D'autres modèles, dits « génériques », possèdent des formalismes transversaux permettant de simuler de nombreuses cultures. Ils doivent alors être adaptés à une nouvelle culture en choisissant les formalismes adéquats et en les calibrant avec des données locales (Colson et al., 1995).

Les modèles « génériques » peuvent être utilisés pour plusieurs cultures, suite à un paramétrage adapté. Les modèles AqYield et Aquacrop ont été développés pour répondre à des objectifs très opérationnels. Ces modèles ne représentent que peu de variables comme le rendement ou la biomasse, à la manière des modèles statistiques, mais le font en dynamique. Ils nécessitent peu de paramètres culturaux (i.e. coefficient cultural, températures cardinales) (Constantin et al., 2015; Steduto et al., 2009). Les origines de modèles génériques plus complexes sont variées et représentent l'Amérique (Cropsyst), l'Australie (APSIM) et l'Europe (STICS, Azodyn, MONICA). Certains de ces modèles ont déjà été paramétrés et utilisés avec succès pour la culture du soja : CropSyst (Gunadi et al., 2018), APSIM (Archontoulis et al., 2014), STICS (Brisson et al., 2003; Burger, 2001; Debaeke et al., 2001) et MONICA (Battisti et al., 2017a, 2018a).

Le modèle de culture STICS a déjà montré son intérêt dans le diagnostic de conditions environnementales (Launay et Guerif, 2005), le test d'hypothèses théoriques (Brisson et al., 2004; Strullu et al., 2014), l'aide à la décision (Bergez et al., 2012) ou le test de nouveaux systèmes de culture (Tribouillois et al., 2018). Il est cependant nécessaire d'actualiser son paramétrage « soja », celui-ci datant des années 2000.

1.3.6. **Conclusion partielle : quels modèles pour quels usages ?**

Les modèles de culture sont des outils pertinents d'aide à la compréhension des systèmes complexes et d'exploration de nouvelles conditions. Ils permettent d'intégrer des informations issues d'expérimentations variées (champ, conditions contrôlées) afin de diagnostiquer *a posteriori* les évènements subis par une culture. Par ailleurs, les modèles agronomiques sont également indiqués pour tester de nouvelles conduites culturales, telles que des modifications de dates de semis (i.e. semis précoce, double-culture), de conduites hydriques (i.e. irrigation déficitaire ou satisfaisant les besoins) ou de mise en culture d'autres variétés que celles habituellement semées dans une région donnée. Les modèles agro-climatiques auront plutôt un rôle d'exploration de nouveaux environnements pour tester par exemple la capacité d'un type variétal de soja à être mené à maturité, pour différents climats sur une échelle spatiale large.

1.4. **Objectifs de la thèse**

Les différents éléments à prendre en compte pour accompagner le développement de la culture du soja dans des environnements qui seront à l'avenir de plus en plus contraints par l'eau ont été présentés dans les parties précédentes. Pour comprendre le fonctionnement du soja dans ces conditions, il importe de mieux évaluer, comprendre et modéliser les interactions génotype-environnement (eau) chez le soja. Trois stratégies d'adaptation de la culture au changement climatique ont été envisagées et certaines ont été explorées dans le cadre du projet Sojamip 2020 : (i) le semis précoce pour esquiver la sécheresse ; (ii) l'exploration de nouvelles zones de culture plus au Nord ; (iii) la double culture imposant un semis plus tardif du soja suite à la récolte d'une céréale d'hiver. La démarche mise en œuvre (**Figure 9**) dans la thèse repose sur trois approches interconnectées : **1- l'analyse de processus écophysiologiques clés en conditions contrôlées et le phénotypage variétal** (i.e. la réponse de la phénologie à la température et à la photopériode pour une large gamme variétale) qui permettra d'actualiser les connaissances sur le fonctionnement de cultivars cultivés en France mais aussi de développer et de calibrer des modèles de phénologie et de culture ; **2-l'évaluation des interactions** génotype-environnement-conduite culturale (IGEC) pour des variétés de référence au champ avec différentes dates de semis et conduites hydriques. Cette approche, principalement statistique, servira à mettre en évidence des situations favorables ou non au semis précoce, à des cultivars ou à des conduites hydriques données. Les données produites au champ serviront de bases de calibration et d'évaluation pour le modèle de culture (troisième approche) ; **3- la modélisation dynamique des IGEC**. Grâce à la modélisation dynamique, il sera possible de comprendre *a posteriori* les différents facteurs agronomiques et environnementaux qui ont impacté les performances des cultivars de soja par le calcul d'indices de stress. Les variables issues du modèle étant pour la plupart calculées en fonction de la phénologie des cultivars, nous les utiliserons pour calculer des indicateurs agronomiques et agro-climatiques qui nous permettront de classer puis caractériser des environnements. Enfin le modèle de culture sera paramétré à partir des données produites au cours des deux premières approches, l'analyse des processus permettant de caractériser des réponses à la photopériode, à la température et au stress hydrique, et les expérimentations au champ permettant de paramétrer les processus de croissance (i.e. biomasse, LAI), d'utilisation de l'azote (i.e. fixation symbiotique) et les performances finales (i.e. rendement en grains).

Cinq étapes seront développées dans la thèse pour répondre aux questions posées par cette démarche. Elle se répartissent en trois questions de recherche principales :

1- ***Qu'est-ce qui différencie les génotypes dans leurs réponses aux contraintes abiotiques (i.e. température et photopériode sous-optimales et déficit hydrique) ?***

   Cette question nécessitera deux étapes. La première pour comprendre la réponse de la phénologie du soja à diverses conditions de photopériodes et de températures (**Chapitre 2**). Nous étudierons des cultivars de soja de groupes de maturités et types de croissances contrastés afin d'explorer une gamme de variation la plus importante possible. La seconde étape sera axée sur la réponse du soja à la contrainte hydrique (**Chapitre 3**).

Nous y étudierons la réponse des processus de transpiration, expansion foliaire, sénescence et de photosynthèse. Ces deux premières parties, relevant de l'analyse écophysiologique, feront écho à une analyse des interactions génotype-environnement-conduite (IGEC) sur des expérimentations multisites au champ pour comprendre la réponse du soja au semis précoce et à différents régimes hydriques (**Chapitre 5**).

2- Les modèles sont-ils performants pour simuler la culture de soja ?

Dans la thèse, deux parties chercheront à répondre à cette question, avec des modèles de nature différente. Le **Chapitre 2**, traitera du développement, de la calibration et de l'évaluation d'un algorithme simplifié de phénologie, s'apparentant à un modèle agro-climatique. Dans le **Chapitre 4**, nous présenterons une méthode de paramétrage du modèle STICS (Brisson et al., 1998 ; 2003) pour le soja. Ce modèle sera calibré puis évalué à partir d'une base de données historique complétant les données produites au cours de la thèse. Un diagnostic des formalismes sera effectué pour proposer des améliorations de ces deux modèles. Le modèle STICS sera mobilisé comme outil de diagnostic *a posteriori* des conditions environnementales et des stress subis par le soja dans le réseau multisites (**Chapitre 5**).

3- Est-il possible d'utiliser les connaissances et compétences acquises pour simuler l'aire de culture potentielle du soja en France ?

L'intégration des données produites au cours des expérimentations et l'utilisation des modèles calibrés permettra de caractériser les environnements testés dans le cadre de cette thèse (**Chapitre 5**) mais aussi d'explorer de nouvelles aires de culture potentielles en France sous les climats actuel et futur (**§2.3**).

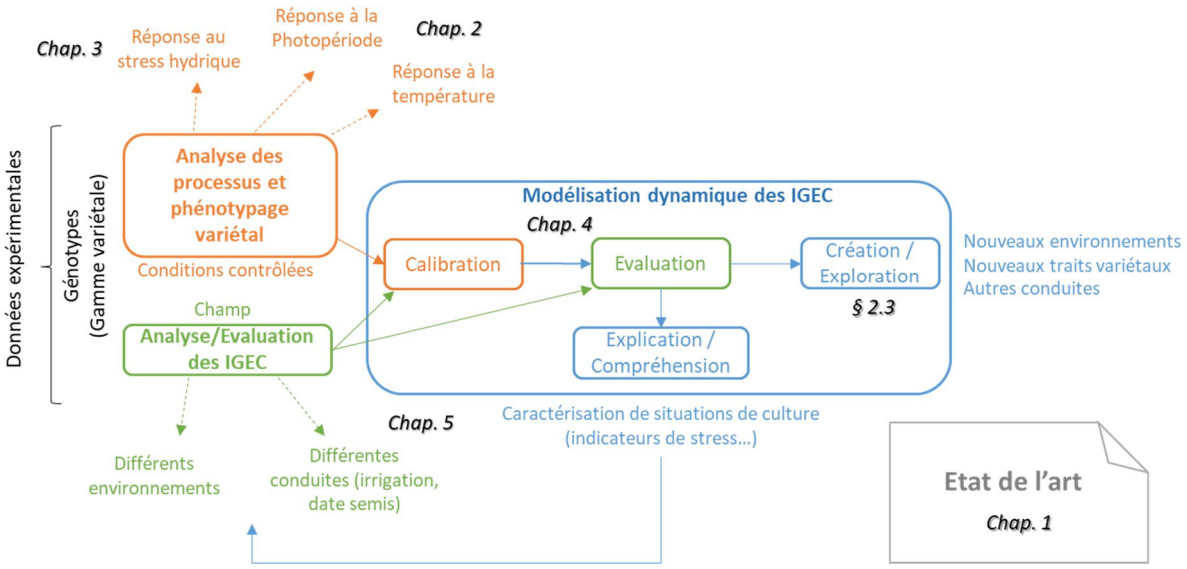


Figure 9 : Schéma de la démarche générale de la thèse. Les objectifs sont représentés par des cases de couleurs différentes en fonction de la méthode utilisée pour produire des données : orange – conditions contrôlées, vert – expérimentations au champ, bleu – données simulées. Les numéros de chapitres sont reportés à proximité des objectifs correspondants.

Chapitre 2. Comprendre et modéliser la réponse des variétés de soja à la photopériode et à la température

2.1. Objectifs et démarche

Afin de caractériser la réponse des cultivars de soja communément cultivés en Europe, d'explorer de nouvelles zones de cultures (§2.3) et de calibrer le modèle de culture STICS (Chapitre 5), il faut tester ces cultivars dans des conditions de photopériodes et températures variées (**Figure 10**).

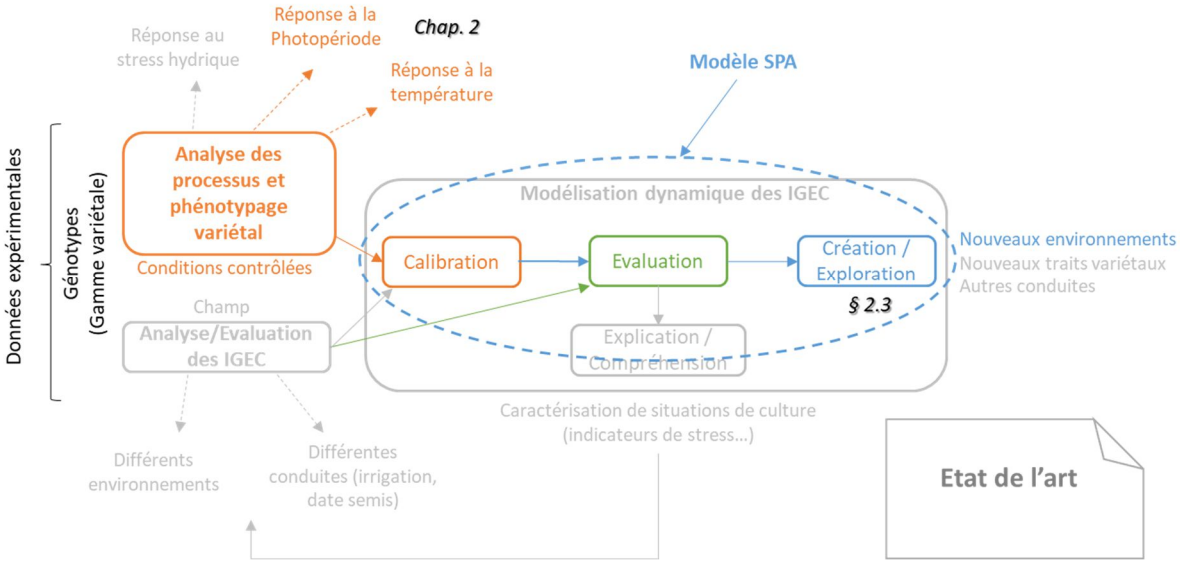


Figure 10 : Objectifs et démarche du chapitre 2 dans le cadre de la thèse

Le Chapitre 1 nous a permis d'établir un état de l'art succinct des connaissances actuelles sur le soja. Les références, largement disponibles en Asie et en Amérique, font état de différents types de croissance (déterminé à indéterminé) et de groupes de maturité (très précoces à très tardifs), qui présentent des réponses phénologiques différenciées à la température et à la photopériode. Cependant, ces références doivent être actualisées pour les cultivars et conditions françaises puisque les gammes de groupes de maturité sont restreintes (de 000 à II) et que les latitudes sont particulièrement élevées (entre 43 et 50°, contre 25 à 50° pour les USA).

L'objectif de ce chapitre est de caractériser la réponse de la phénologie de cultivars contrastés (type de croissance, groupes de maturité) à différentes conditions de températures et photopériodes rencontrées en France. Pour y arriver, nous combinerons des expérimentations en conditions semi-contrôlées (réponse de la germination à la température, réponse de différentes phases phénologiques à la température et à la photopériode sur une plateforme en

extérieur) à la création d'un algorithme de phénologie (SPA) qui nous permettra par la suite d'explorer de nouvelles zones de cultures.

Les résultats présentés dans ce chapitre ont fait l'objet d'un manuscrit récemment accepté pour publication dans *Frontiers in Plant Science.* Ils ont par ailleurs été communiqués lors d'une conférence internationale (ESA Genève, 2018) et lors de plusieurs séminaires nationaux (RFL2, Toulouse - 2018) et internationaux (Innisoy Network, Hokkaido – 2018 ; Toulouse – 2019). Les références sont présentées dans la partie « Liste des publications et communications » en fin de thèse.

2.2. Combining simple phenotyping and photothermal algorithm for the prediction of soybean phenology: application to a range of common cultivars grown in Europe

Schoving Céline[1*], Stöckle Claudio Osvaldo[2], Colombet Céline[1], Champolivier Luc[3], Debaeke Philippe[1], Maury Pierre[1]

[1]AGIR, Université de Toulouse, INRA, Castanet-Tolosan, France

[2]Biological Systems Engineering, Washington State University, Pullman, WA, United States

[3]Terres Inovia – Institut technique des oléagineux, des protéagineux et du chanvre, Paris, France

Received 24 may 2019

Revised version accepted 16 Dec 2019

Associate Editor: Luis A. N. Aguirrezabal

Correspondence:
Céline Schoving
celine.schoving@inrae.fr

Keywords: Planting date, Glycine max, Varietal phenotyping, Photoperiod, Temperature.

2.2.1. **Abstract**

Developing new cropping strategies (very early sowing, crop expansion at higher latitudes, double cropping) to improve soybean production in Europe under climate change needs a good prediction of phenology under different temperature and photoperiod conditions. For that purpose, a simple phenology algorithm (SPA) was developed and parameterized for 10 contrasting soybean cultivars (maturity group 000 to II). Two experiments were carried out at INRA Toulouse (France) for parameterization: 1- Phenological monitoring of plants in pots on an outdoor platform with 6 planting dates. 2- Response of seed germination to temperature in controlled conditions. Multi-location field trials including 5 sites, 4 years, 2 sowing dates, and 10 cultivars were used to evaluate the SPA phenology predictions. Mean cardinal temperatures (minimum, optimum and maximum) for germination were ca. 2, 30 and 40°C, respectively with significant differences among cultivars. The photoperiod sensitivity coefficient varied among cultivars when fixing Popt and Pcrt, optimal and critical photoperiods respectively, by maturity group. The parameterized algorithm showed an RMSE of less than 6 days for the prediction of crop cycle duration (i.e. cotyledons stage to physiological maturity) in the field trials including 75 data points. Flowering (R1 stage), and beginning of grain filling (R5 stage) dates were satisfactorily predicted with RMSEs of 8.2 and 9.4 days respectively. Because SPA can be also parameterized using data from field experiments, it can be useful as a plant selection tool across environments. The algorithm can be readily applied to species other than soybean, and its incorporation into cropping systems models would enhance the assessment of the performance of crop cultivars under climate change scenarios.

2.2.2. **Introduction**

EU-28 needs to import about 40 million tons of soybean (seed equivalent) for feeding livestock, and humans to a lesser extent. In recent years, soybean production in Europe has largely increased reaching 2.7 million tons in 2018 (USDA, 2019), but remains insufficient for the increasing demand of conventional and organic grains and soyfoods. In the context of climate change, southern areas in Europe are expected to experience more frequent and severe drought and heat waves while northern areas may benefit from higher temperatures in late season (IPCC, 2014). Three cropping strategies could be proposed to grow soybean under these conditions: (i) early sowing to use less irrigation water in summer as escaping strategy (Maury et al., 2015); (ii) northward cultivation of the crop to extend its cropping area towards regions becoming more suitable with increasing temperatures (Olesen et al., 2011); or (iii) double cropping after cereals under late sowing to fully use the thermal time window (Seifert and Lobell, 2015). These new crop management systems using either early or late sowing and new cultivation areas will expose the crop to a wider range of thermal and photoperiodic conditions under higher latitudes (from 43° to 52° N).

Soybean is a thermophilic plant whose development rate is governed by three cardinal temperatures: minimum temperature (T0, also referred to as base temperature), below which soybean does not develop; optimum temperature (Topt), at which soybean develops at the highest rate; and maximum temperature (Tmax), above which development is stopped. It is

difficult to determine a definitive T0 temperature from the literature. Reported T0 values differ greatly, ranging from 2.5 to 13.2°C (Grimm et al., 1993; Salem et al., 2007; Setiyono et al., 2007; Sinclair et al., 2005) with a potential variation of T0 during the cycle (Setiyono et al., 2007). These variations are explained by the diversity of studied cultivars and methods used. Optimum temperature has been reported between 22 and 32°C depending on the studies (Boote, 2011; Boote et al., 1998a; Grimm et al., 1993; Parent and Tardieu, 2012; Setiyono et al., 2007) while maximum temperature has been less explored, with reported values between 40 and 47°C (Salem et al., 2007; Setiyono et al., 2007).

The change in sowing dates, mostly tested on late maturity groups from III to VII (Bowers, 1995; Hu and Wiatrak, 2012; Salmeron et al., 2014), can place the early maturing soybean cultivars of interest in this study under suboptimal temperature conditions. Indeed, early planting increases the likelihood of exposing soybean to temperatures lower than T0 during early developmental stages (Maury et al., 2015; Meyer and Badaruddin, 2001), whereas late sowings for double cropping will lead to exposure to suboptimal temperatures for development at the end of the cycle and a risk of frost before harvest (Mahieu and Brinkman, 1990; Shapiro et al., 1992). The accumulation of thermal time for development can be calculated in different ways: (i) a linear equation, where daily thermal time is calculated by subtracting T0 from daily average temperature and then accumulated over the period of interest; (ii) a bilinear equation, which takes into account both T0 and Topt to obtain an upper bound temperature above which thermal time is not accumulated (Brisson et al., 2003); another bilinear triangular equation adds Tmax to impact the temperature accumulation between Topt and Tmax (Jones et al., 2003; Keating et al., 2003), and finally (iii) a nonlinear equation that uses the three cardinal temperatures and more closely represents temperature effect on biological functioning (Wang and Engel, 1998).

The characterization of cardinal temperatures is a basic step to parameterize thermal time equations, and the use of fast and reproducible methods for their determination is desirable. Parent et al. (2010) have shown that all the development processes respond in the same way to temperature. Therefore, it is convenient to choose a simple process for subsequent application to the whole plant. Salem et al. (2007) have chosen to characterize cardinal temperatures using pollen germination percentage and tube length, but it is also possible to use the germination process (Andreucci et al., 2016), which has the advantage of requiring only an incubator.

Soybean development rate is also strongly impacted by photoperiod due to its short-day plant behavior. Photoperiod regulates the onset of flowering (Caffaro et al., 1988; Garner and Allard, 1920; Hadley et al., 1984) and the duration of the phenological phases (Kantolic and Slafer, 2001; Nico et al., 2015; Raper and Thomas, 1978). An increase in day length above a given threshold, mainly related to the maturity group (Lu et al., 2017; Mcblain and Bernard, 1987; Xia et al., 2012), will slow down the development process. This characteristic has a particular impact on the post-flowering phase, which is more sensitive to photoperiod in late cultivars than in early ones (Kantolic and Slafer, 2001; Major et al., 1975). The type of growth (determinate vs. indeterminate) also results in different responses to photoperiod, especially between the onset of flowering (R1) and beginning seed fill (R5) stages where the final number

of nodes is fixed for indeterminate cultivars. For these cultivars, long photoperiods will increase the length of R1 to R5 phase (Han et al., 2006; Kantolic et al., 2013; Piper et al., 1996).

Due to this response to photoperiod, a change in sowing dates will lead to development differences in soybean. Earlier planting will tend to initiate an early flowering, at a less advanced vegetative stage, since day length will be short enough to trigger it. The R1-R5 phase, which takes place when the day lengths are the longest, will be lengthened, allowing soybean to produce more pods and seeds (Kantolic et al., 2013; Kantolic and Slafer, 2001, 2007; Nico et al., 2015). On the other hand, a late planting date will have the opposite effect, often with limitations of yield potential compared to conventional planting dates (Clovis et al., 2015; Hu, 2013; Zhang et al., 2010). Growth type, determinate or indeterminate, also plays a significant role. An indeterminate cultivar will have to be sown sooner, since the final number of nodes is reached at R5 (Piper et al., 1996).

In this study, we used a simple phenology algorithm accounting for temperature and photoperiod along with a protocol to determine the necessary parameters from controlled or field experiments. Models with different requirements of parameterization have been proposed that consider: (i) the total cycle (Piper et al., 1996), (ii) two phases - before and after a given stage, either R1 (Keating et al., 2003; Sinclair et al., 2005) or R5 (Brisson et al., 2003), (iii) a finer differentiation within phases (Salmerón and Purcell, 2016; Setiyono et al., 2007). Phenotyping these parameters is tedious, and mainly involves experimentation in pots inside culture chambers or greenhouses (Cober et al., 2014; Cregan and Hartwig, 1984; Ellis et al., 1992; Wang et al., 1998) or by extension or shortening of the photoperiod in the field through lights or shading systems (Kantolic et al., 2013; Kantolic and Slafer, 2001; Nico et al., 2015; Xu et al., 2013). It is also possible to use the natural variation of day length by testing several planting dates.

Depending on their responses to temperature and photoperiod, soybean cultivars are classified into different maturity groups (MGs). Today, thirteen maturity groups are included in the international classification system for soybean (Poehlman, 1987), classified from "000" for the very early to "X" (Roman numeral) for very late ones. Commonly cropped cultivars in Europe belong to maturity groups from 000 to II (Kurasch et al., 2017) while cultivars in the USA range from 00 to IX (Scott and Aldrich, 1970; Zhang et al., 2007), in Brazil from V to IX (Alliprandini et al., 2009) and in Argentina from II to IX (Dardanelli et al., 2006). The distribution of MGs for these regions depends mainly on the latitude, i.e. early cultivars are usually sown in high latitudes in northern hemisphere. MGs range from 000 to IX in China but are more related to eco-regions based on climatic and geographical conditions, cropping systems and season sowing types than to latitude (Yuesheng et al., 2006). The main difficulty encountered for extending soybean cropping to northern Europe and/or for modifying the sowing period is relative to the short-day behavior of the plant. As long photoperiods are usual in Europe, it is important to understand the temperature-photoperiod interactions of current and future cultivars.

The aim of this study was three-fold: (i) Develop a simplified phenotyping method for phenology in (semi-)controlled conditions (EXP1, EXP2), (ii) parameterize a simple phenology algorithm (SPA) using EXP1 and EXP2, and (iii) evaluate SPA using field experiments (EXP3).

2.2.3. Material and methods

2.2.3.1. Experimental design and measurements

2.2.3.1.1. Cultivars characteristics

Ten soybean cultivars representing diverse maturity groups and growth "types" (more or less indeterminate) used in Western Europe cropping systems were selected for this study,. CVs Isidor, Santana, Blancas and Ecudor, respectively from maturity groups I, I/II and II, are usually grown under irrigation in South-West of France, which is the main French soybean production area. CVs Klaxon, Sultana, RGT_Shouna, ES_Mentor and Sigalia are considered as "very early" cultivars belonging to maturity groups from 000 to 00. They are usually grown as rainfed crops in the North-East of France, and in the North of Europe (Netherlands, Germany, Poland). Despite their small number, these cultivars have been chosen in order to represent the widest range of phenological characteristics (MG, growth type) among elite cultivars cultivated in Europe (**Table 1**). For example, ES_Pallador, which belongs to the same MG as Isidor, has a totally different type of growth, being very indeterminate. CV Blancas has variable classification depending on location, being classified as MG I/II in Italy and II in South-West of France.

Table 1: Characteristics of the 10 cultivars used in this study. They are ordered by maturity group (MG), from the earliest (Klaxon – MG 000) to the latest maturing one (Ecudor – MG II). Klaxon was registered as MG 000 but according to the breeder's expertise it was classified in this study as MG 0000. The studied germplasm comes only from French breeders. At least two contrasted cultivars by MG in terms of growth type and leaf type were kept in order to maximize the difference regarding photoperiod-temperature interactions.

Cultivar	Breeder	Maturity Group	Growth type	Leaf type
KLAXON	RAGT 2N	000(0)	indeterminate	pointed-oval
RGT_SHOUNA	RAGT 2N	000	semi-indeterminate	pointed-oval
SULTANA	RAGT 2N	000	indeterminate	pointed-oval
ES_MENTOR	EURALIS SEMENCES	00	semi-indeterminate	rounded-oval
SIGALIA	RAGT 2N	00	semi-indeterminate to indeterminate	rounded-oval
ES_PALLADOR	EURALIS SEMENCES	I	indeterminate	lanceolate
ISIDOR	EURALIS SEMENCES	I	semi-determinate	big round leaves
SANTANA	RAGT 2N	I/II	indeterminate	rounded-oval
BLANCAS	CAUSSADE SEMENCES	II	indeterminate	rounded-oval
ECUDOR	EURALIS SEMENCES	II	indeterminate	big round leaves

2.2.3.1.2. Germination rate experiment to determine cardinal temperatures - EXP1

This experimentation was conducted in 2018. Seeds of the ten cultivars were incubated under eleven temperatures (3, 6.5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 37.5, 40 and 43°C). To do this, hundred seeds of each cultivar were placed in four 90 mm diameter Petri dishes, resulting in a total of twenty-five seeds by plate. To maintain sufficient moisture inside the plate, the seeds were placed between two filter papers and kept moist with 8 mL of purified (osmosis) water. Petri dishes were arranged on four trays (one for each replicate) in the incubator or the cold chamber depending on the temperature tested. Temperature was monitored using a sensor (THERMOCHRON DS1922T, Embedded Data Systems). Germinated seeds were counted and removed two or three times a day. One seed was considered as germinated when it presented a radicle, outside of the tegument, of at least 3 mm long (McDonald et al., 1988). To determine the cardinal temperatures for each cultivar from EXP1, we followed the method presented by Tribouillois et al. (2016). This method consists of using the Beta function described by Yin et al. (1995), which is fitted to experimental data to obtain the three cardinal temperatures (**Equation 1**). The Beta function adjustment was performed by simultaneously optimizing the three function parameters (mu, alpha, beta) with the Excel solver tool. A constraint was imposed on the T0 parameter so that it must be greater than or equal to 0 and Tmax were fixed according observations. The method used was the non-linear GRG with the goal of minimizing the RMSE between the simulated and the observed germination rate values.

Equation 1:

$$\frac{\mathbf{1}}{\boldsymbol{t(G)}} = \boldsymbol{exp(\mu)} \times (\boldsymbol{T} - \boldsymbol{T0})^{\boldsymbol{\alpha}} \times (\boldsymbol{Tmax} - \boldsymbol{T})^{\boldsymbol{\beta}}$$

Where μ, α and β are the model parameters; 1/t(G), the germination rate ; T0, T and Tmax, the minimum, actual and maximum temperatures respectively.

2.2.3.1.3. Response of phenology to temperature and photoperiod in an outdoor pot platform - EXP2

The ten cultivars were grown on an automated outdoor pot platform (Heliaphen) designed for high-throughput plant phenotyping as previously described in Gosseau et al. (2018). As this experiment was set up to understand and model the temperature by photoperiod interactions, six planting dates were used: 17th March (D1), 6th April (D2), 16th May (D3), 26th June (D4), 24th July (D5) and 1st September 2017 (D6). These dates were chosen to cover the whole soybean growing season and to exhibit contrasting photoperiods and temperatures. Earlier (D1) and late (D6) planting dates experienced damaging cold stress and were not included for further analysis. In southwestern France, field planting dates generally occur between April 10th and May 20th, corresponding to the planting dates D2 and D3 of this experiment. D1 and D5 represent new management practices. D1 begins to be tested in areas in order to escape water deficit around flowering and seed filling time (Maury et al., 2015). D5 is typical of double

cropping systems, where soybean is planted after an early harvested crop (winter barley, pea) (Quinsac et al., 2014).

Seeds were sown in a greenhouse at a mean temperature of 20°C with natural day length to standardize the initial growth of seedlings. The most vigorous seedlings were transplanted in pots and transferred to the platform. This was also a way to prevent emergence losses on the platform due to possible poor seed quality. Before transferring the seedlings, an acclimation regime at a temperature around 10°C during 7 days was applied for the two first planting dates to prevent a risk of thermal shock. Seedlings which reached VC stage (first unifoliate leaf) were transplanted in individual pots filled with 15 L of P.A.M.2 potting substrate (Proveen, distributed by Soprimex, Chateaurenard, Bouches-du-Rhône, France) and 125 grams of extended released fertilizer (Osmocote Exact High K 5-6M, ICL Specialty Fertilizers, distributed by Agri Garonne, Castelginest, Haute-Garonne, France). For each cultivar and planting date, three pots of five plants were prepared. The experiment consisted of a split-plot design with three blocks. The main plot consisted of planting date treatments and subplots of cultivars. The pots were organized by planting date to avoid shading effects on the youngest plants (cf. experimental design in Figure B – Supplementary Material). The 10 cultivars were randomized within each treatment-block combination. Pots were well-watered using drips. Hourly temperatures were recorded by an automatic weather station located within 150 m from the platform.

Plant phenology was recorded two times a week using Fehr and Caviness (1977) scale for vegetative and reproductive stages (description in Table A – Supplementary Material). Records began around VC stage and ended at R7 stage, which is the beginning of maturity (Setiyono et al., 2007). In total, the phenology of 900 plants was recorded and the day of appearance of each stage was calculated using the five plants in a pot (mean, standard deviation).

2.2.3.1.4. Field experiments - EXP3

Eight field experiments were conducted in 2013, 2014, 2017 and 2018 in different experimental sites in the Toulouse region (43°N 1°E), namely Mondonville (2013, 2014), Rivières (2013, 2014), En Crambade (2013, 2014) and Auzeville (2017, 2018). The cultivars (CVs Ecudor, Isidor, Santana) were tested during the four seasons, but three more were added in 2017 (CVs RGT_Shouna, Sultana, Blancas), and three more in 2018 (CVs Sigalia, ES_Mentor, ES_Pallador). Two sowing dates (early and early + 1 to 1,5 month) were tested, except in 2018 where normal and late sowings were tested because of the wet spring. All the experiments were optimally irrigated using a decision tool (Terres Inovia, 2019), resulting in water applications from 65 to 161 mm. Daily temperatures were recorded by an automatic weather station located on each experimental site. At least four phenological stages were recorded when 50 percent of the plants in one plot had reached the stage: VE (emergence), R1 (first flower), R5 (beginning seed filling), R7 (beginning maturity). This information is summarized in **Table 2**.

Table 2: Summary of field experiments used for the validation of the simple phenology algorithm. The four sites (En Crambade, Mondonville, Rivières, Auzeville) were located in the South-West of France, around Toulouse. All experiments were irrigated and had two planting dates, except Mondonville in 2014. The same three cultivars (Ecudor, Santana, Isidor) were tested in 2013, 2014, 2017 and 2018. Respectively 3 and 6 cultivars were added in 2017 and 2018. Mean phenological stages needed for the study are reported for each experiment.

Year	Site	Planting type	Irrigation (mm)	Cultivars	Planting date	VE date	R1 date	R5 date	R7 date	Harvest date
2013	En Crambade	Conventionnal	145	Ecudor, Isidor, Santana	25-Apr	10-May	9-Jul	6-Aug	21-Sep	7-Oct
2013	En Crambade	Very Early	143	Ecudor, Isidor, Santana	15-Mar	13-Apr	29-Jun	23-Jul	12-Sep	7-Oct
2013	Mondonville	Conventionnal	86	Ecudor, Isidor, Santana	27-May	13-Jun	22-Jul	21-Aug	27-Sep	17-Oct
2013	Mondonville	Very Early	65	Ecudor, Isidor, Santana	22-Mar	16-Apr	17-Jun	12-Aug	15-Sep	14-Oct
2013	Rivieres	Conventionnal	125	Ecudor, Isidor, Santana	6-May	29-May	9-Jul	15-Aug	27-Sep	19-Oct
2013	Rivieres	Very Early	161	Ecudor, Isidor, Santana	22-Mar	17-Apr	15-Jun	5-Aug	8-Sep	2-Oct
2014	En Crambade	Conventionnal	120	Ecudor, Isidor, Santana	30-Apr	11-May	27-Jun	29-Jul	10-Sep	22-Sep
2014	En Crambade	Very Early	129	Ecudor, Isidor, Santana	14-Mar	7-Apr	11-Jun	14-Jul	30-Aug	13-Sep
2014	Mondonville	Conventionnal	0	Ecudor, Isidor, Santana	6-May	23-May	29-Jun	3-Aug	6-Sep	6-Oct
2014	Rivieres	Conventionnal	140	Ecudor, Isidor, Santana	6-May	16-May	1-Jul	1-Aug	16-Sep	9-Oct
2014	Rivieres	Very Early	100	Ecudor, Isidor, Santana	18-Mar	9-Apr	13-Jun	9-Jul	30-Aug	26-Sep
2017	Auzeville	Conventionnal	112	Ecudor, Isidor, Santana, Blancas, RGT_Shouna, Sultana	10-May	17-May	21-Jun	29-Jul	1-Sep	15-Sep
2017	Auzeville	Very Early	76	Ecudor, Isidor, Santana, Blancas, RGT_Shouna, Sultana	21-Mar	7-Apr	2-Jun	4-Jul	13-Aug	5-Sep
2018	Auzeville	Conventionnal	76	Ecudor, Isidor, Santana, Blancas, RGT_Shouna, Sultana, ES_Pallador, Sigalia, ES_Mentor	24-Apr	10-May	22-Jun	24-Jul	26-Aug	10-Sep
2018	Auzeville	Late	111	Ecudor, Isidor, Santana, Blancas, RGT_Shouna, Sultana, ES_Pallador, Sigalia, ES_Mentor	4-Jun	11-Jun	19-Jul	13-Aug	10-Sep	21-Sep

2.2.3.2. Simple phenology algorithm

2.2.3.2.1. Description

A simple phenology algorithm (SPA) was developed to predict the occurrence of soybean development stages, accounting for diverse photoperiod and temperatures conditions based on concepts introduced by Robertson (1968), and expanded by Wang and Engel (1998). Under non-limiting conditions of photoperiod and temperature, the optimal physiological development days ($PDDopt_{c,p}$) to complete a given phenological phase and the number of calendar days are the same (Wang and Engel, 1998). When the conditions are limiting, the actual physiological development day (PDD) accumulated each day is less than 1, and the number of calendar days to complete the phase is larger. The accumulation of PDD required to complete a phenological phase for each cultivar ($PDD_{c,p}$) is calculated using **Equation 2** (detailed in Supplementary Material). $PDD_{c,p}$ was calculated for four development phases: VC-R7, VC-R1, R1-R5 and R5-R7.

Equation 2:

$$\boldsymbol{PDD_{c,p} = PDDopt_{c,p} / \sum_{i=1}^{PDD_{c,p}} (f(Ti) \times f(Pi) / PDD_{c,p})}$$

Where :

$PDD_{c,p}$: Physiological Development Days of cultivar c and phase p (in calendar day)

f(T) and f(P) are the temperature and photoperiod functions, respectively.

c : cultivar

p : phase

i : day number

2.2.3.2.2. Temperature function

The temperature function (**Equation 3**) was described by Wang and Engel (1998).

Equation 3: $$f(T) = \frac{2(T-T0)^{\alpha}\,(Topt-T0)^{\alpha}-(T-T0)^{2\alpha}}{(Topt-T0)^{2\alpha}}$$ if T0 ≤ T ≤ Tmax

$$f(T) = 0$$ if T < T0 or T > Tmax

Where:

T: average temperature of the day (°C)

T0, Topt, Tmax: cultivar-specific cardinal temperatures (°C)

The parameter α is calculated using **Equation 4**:

Equation 4: $$\alpha = log(2)/log[(Tmax - T0)/(Topt - T0)]$$

2.2.3.2.3. Photoperiod function

The photoperiod function f(P) was calculated as shown in **Equation 5**.

Equation 5: $$f(P) = 1 - [(P - Popt)/(Pcrt - Popt)]^{S}$$ if Popt ≤ P ≤ Pcrt

$$f(P) = 1$$ if P < Popt

$$f(P) = 0$$ if P > Pcrt

Where Pcrt is the day length above which development rate is zero , Popt is the day length below which development rate is not limited, P is the day length including civil twilight, all in hours, and S is the sensitivity coefficient of the cultivar to photoperiod (S=0 for highest sensitivity; >100 for no sensitivity).

2.2.3.3. Parameterization

Plant parameters needed in SPA are presented in **Table 3**, obtained from three methods of acquisition: experimental data, literature, and optimization.

Table 3: Parameters used in Simple Phenology Algorithm (SPA). Plant parameters are divided into three types depending on their method of acquisition. Cardinal temperatures (T0, Topt, Tmax) were directly produced in EXP1 at a cultivar level. Popt and Pcrt have been adopted from (Setiyono et al., 2007), based on the cultivar's MG. $PDDopt_{c,p}$ and Sensitivity coefficient to the photoperiod were optimized during the parameterization phase.

Name	Unit	Abbreviation	Origin of data
Minimum temperature of developpment	(ºC)	T0	EXP1
Optimal temperature of developpment	(ºC)	Topt	EXP1
Maximum temperature of developpment	(ºC)	Tmax	EXP1
Optimal daylength for maximum development	(h)	Popt	Literature
Critical daylength for zero development	(h)	Pcrt	Literature
Physiological development days in optimum conditions of temperature and photoperiod	d	$PDDopt_{c,p}$	Optimization
Sensitivity coefficient to the photoperiod	unitless	S	Optimization

Once all other parameters were determined (i.e. cardinal temperatures, Popt and Pcrt – **Table 3**), $PDDopt_{c,p}$ and S were set by simultaneous optimization over the entire life cycle VC-R7. The optimization was performed with the Excel solver using the non-linear GRG method (Newton Global). It was carried out in two steps: 1- simultaneous optimization of the minimum number of days for the VC-R7 phase ($PDDopt_{c,p}$) and of the sensitivity to the photoperiod (S); 2- optimization of the minimum number of days for the R1-R5 and R5-R7 phases while maintaining the value of S as determined in (1). The objective of the optimization was to minimize the RMSE between predicted and actual day of appearance of R7 for all planting dates of a given cultivar.

2.2.3.4. Evaluation of SPA

SPA was evaluated based on a set of field data corresponding to 75 cases including 5 sites, 4 years, 2 sowing dates, and 10 cultivars (cf Table 3). The parameterized SPA was used to predict the phenology in these independent conditions. As we did not have a VC rating in 2013 and 2014, we estimated it by considering that it was reached at $50°C.day^{-1}$ after VE (as observed in 2017 and 2018). Indeed, only thermal effects play a role at this stage of development (Hodges and French, 1985).

2.2.3.5. Statistical analysis

The effects of cultivars, planting dates and their interactions were identified by analysis of variance using a two-way ANOVA performed with R software (version 3.2.2; [R Core Team (2015) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna]). Comparison of means was done with post-hoc Student-Newman-Keuls (SNK) tests with a significance level of $p<0.05$.

2.2.3.6. Indicators of algorithm performance

The performance of SPA was evaluated with several indicators including RMSE (Root Mean Square Error), MBE (Mean Bias Error), RRMSE (Relative Root Mean Square Error) and EF (Efficiency). Equations of performance indicators are presented in **Table 4**.

Table 4: Performance indicators used for the evaluation of SPA. Equations and units are reported.

Performance Indicator	Equation	Unit
Root Mean Square Error (RMSE)	$RMSE = \sqrt{\frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n}(\hat{y}_i - y_i)^2}$	days
Mean Bias Error (MBE)	$MBE = \frac{\sum_{i=1}^{n}(\hat{y}_i - y_i)}{n}$	days
Relative RMSE (RRMSE)	$RRMSE = RMSE/\bar{y}$	unitless
Efficiency (EF)	$EF = \left(1 - \frac{\sum(y_i - \hat{y}_i)^2}{\sum(y_i - \bar{y})^2}\right) x100$	%

Whereyi y_i is the observed value for the i observation, yi$\hat{y}_i$ is the predicted value and $\bar{y}$ is the average of observations.

2.2.4. **Results**

2.2.4.1. Cardinal temperatures of germination

The Yin model fitted well the observation data. Determination coefficients R^2 ranked from 0.95 to 1. The germination rate progressively increased from the minimum temperature to the optimum temperature and then decreased. The maximum germination rates varied according to the cultivars (**Figure 1**).

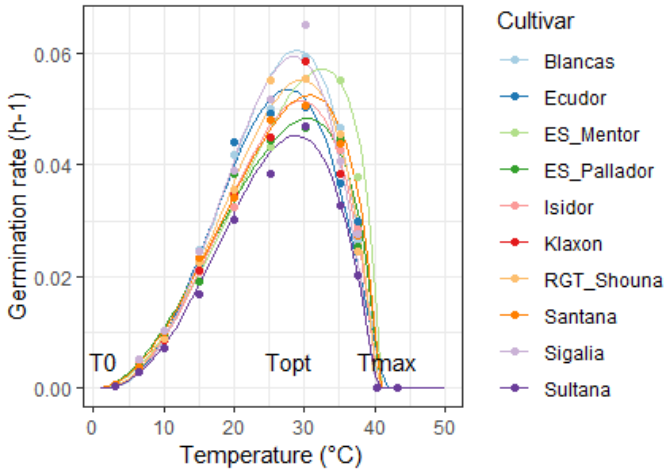


Figure 1: Graphical display of the Yin adjustments for all cultivars at 50 % of germination. Dots represent mean observed data and lines the adjusted Yin function. Position of cardinal temperatures (T0, Topt, Tmax) are illustrated on the graph.

The average T0, Topt, Tmax of all the 10 cultivars were 2, 28.1, 40.6 °C respectively. The lowest temperature tested was 3°C and having no point of reference we chose to set T0 to 2 °C. The final germination percentage was not significantly affected in the 6.5 to 40 °C temperature range under these experimental conditions (Table B - Supplementary Material).

Table 5: Estimates (and standard errors (±)) of optimum (Topt) and maximum (Tmax) temperatures obtained by the Yin function for the germination of the 10 soybean cultivars studied. T0 was set to 2°C. In a column, means followed by common letter(s) are not significantly different at p<0.05 level by Student-Newman-Keuls test.

MG	Cultivars	Topt (°C)		Tmax (°C)	
000(0)	Klaxon	29.8 ± 0.11	c	40.4 ± 0.31	c
000	RGT_Shouna	29.8 ± 0.23	c	40.7 ± 0.38	bc
000	Sultana	29.6 ± 0.48	c	40.4 ± 0.31	c
00	ES_Mentor	32.1 ± 0.76	a	40.4 ± 0.31	c
00	Sigalia	29.2 ± 0.50	c	40.4 ± 0.31	c
I	ES_Pallador	30.7 ± 0.21	b	40.3 ± 0.00	c
I	Isidor	29.8 ± 0.46	c	40.3 ± 0.00	c
I/II	Santana	30.5 ± 0.40	b	40.3 ± 0.00	c
II	Blancas	29.7 ± 0.54	c	41.0 ± 0.00	b
II	Ecudor	28.1 ± 0.64	d	42.0 ± 0.00	a
Average		29.9 ± 0.43		40.6 ± 0.16	

Cultivar differences were significant for optimum and maximum temperatures (**Table 5**). The optimum temperature was the most discriminating, and allowed to separate four significantly different groups at the p<0.05 threshold. ES_Mentor is the cultivar which takes the best advantage of high temperatures (Topt = 32.1°C) while Ecudor requires a lower temperature (28.1°C). In contrast to Topt, Tmax for Ecudor was the highest of the cultivar group tested (42°C), with a majority of cultivars being between 40.3 and 41°C.

2.2.4.2. Temperature and photoperiod effects on plant phenology in the outdoor platform

2.2.4.2.1. Temperature and photoperiod conditions

The different planting dates did not experience the same photoperiod and temperature conditions. For example, D1, D2 and D3 met a varying photoperiod, increasing at the beginning and decreasing at the end of the cycle. D4, D5 and D6 only met a decreasing photoperiod. The temperature and photoperiod conditions encountered during EXP2 are presented in Figure A (Supplementary Material).

2.2.4.2.2. Impact of planting date and cultivars on the duration of phenological phases

The variance analysis of cycle duration (from VC to R7 stage) in calendar days (CD VC-R7) showed a highly significant effect ($p<0.001$) of planting date, cultivar and the interaction of these two factors (**Table 6**). Block effect and Block X Cultivar interaction were not significant. Total cycle duration showed an amplitude from 100 to 155 days across planting dates, all cultivars combined.

Table 6: Analysis of variance of cycle duration from VC to R7 stage in calendar days (CD VC-R7) of 10 cultivars of soybean for 5 planting dates in outdoor pot experiment (EXP2). Planting dates analyzed were D1 to D5, as D6 did not reach R7 stage.

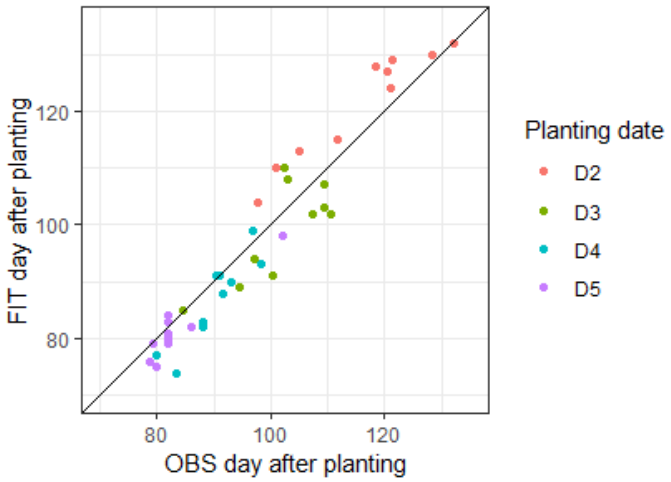
	CD VC-R7		
Source of variation	Df	MS	
Planting date	4	5118	***
Block	2	48	.
Cultivar	9	900	***
Planting date X Cultivar	36	59	***
Planting date X Block	8	58	**
Block X Cultivar	18	20	
Residuals	66	17	

(.), (*), (**) and (***) significant at 0.1, 0.05, 0.01,0.001 levels, respectively
Df : Degree of freedom ; MS : Mean Square

2.2.4.3. Simple Phenology Algorithm

2.2.4.3.1. Parameterization of SPA

The parameterization led to satisfactory prediction of the dates of stages. **Figure 2** shows predicted and observed occurrence (day of year) of R7 stage for planting dates D2 to D5. Despite a slight overestimation for D2, predicted values were close to those observed, and the quality of adjustment was satisfactory with an efficiency of 81% and an RMSE of 6.42 days for the appearance of R7 stage since the day of planting. Parameter values are presented in Tables 5-7.



MBE (d)	RMSE (d)	RRMSE	EF (%)
1,49	6,42	0,06	0,81

Figure 2: Comparison of fitted (FIT) and observed (OBS) day of appearance of R7 stage, for algorithm parameterization on outdoor pot experiment data (EXP2). Colors represent the four planting dates D2 to D5.

Table 7: Parameters used for each phase. The temperatures T0, Topt and Tmax were those determined during EXP2 (Table 5). Pcrt and Popt were calculated from the bibliography depending on the maturity group of the cultivars. S and $PDDopt_{c,p}$ have been optimized for the VC-R7 phase. For the three intermediate phases (VC-R1, R1-R5, R5-R7), only $PDDopt_{c,p}$ changed.

Cultivar	GM	Pcrt (h)	Popt (h)	S	PDDopt $_{cp}$ (d)			
					VC-R7	VC-R1	R1-R5	R5-R7
Klaxon	000(0)	20,5	13,0	1,29	41,9	11,4	12,7	19,2
RGT_Shouna	000	20,0	13,0	1,16	42,8	10,4	13,2	19,9
Sultana	000	20,0	13,0	1,18	41,9	10,5	11,9	20,4
ES_Mentor	00	19,50	12,50	1,47	31,3	7,1	9,8	15,3
Sigalia	00	19,50	12,50	1,06	42,8	10,0	11,6	21,9
ES_Pallador	I	19,00	12,50	1,00	32,7	8,3	11,3	13,6
Isidor	I	19,00	12,50	1,23	41,9	10,6	12,8	19,0
Santana	I/II	19,0	12,5	1,32	42,9	10,2	16,4	17,2
Blancas	II	18,3	12,0	1,50	42,1	10,3	15,7	16,7
Ecudor	II	18,3	12,0	1,35	46,3	10,1	16,6	18,9

2.2.4.3.2. When does photoperiod and temperature affect soybean phenology?

The parameterization of SPA made it possible to highlight the phases impacted by limiting temperatures or photoperiods for each cultivar. As an example, **Figure 3** shows individually the effects of f(T) and f(P) and their multiplicative effects on the development of CV Ecudor for planting date D3 on the outdoor platform. The photoperiod acts on development at a time when the temperature would not be limiting (f(T) ~ 1) around DOY 170, the value of f(P) being at its minimum at ~0.4. For earlier planting around DOY 80, soybean development would be more impacted by temperature with a value of f(T) close to 0.4 and a f(P) of 0.8.

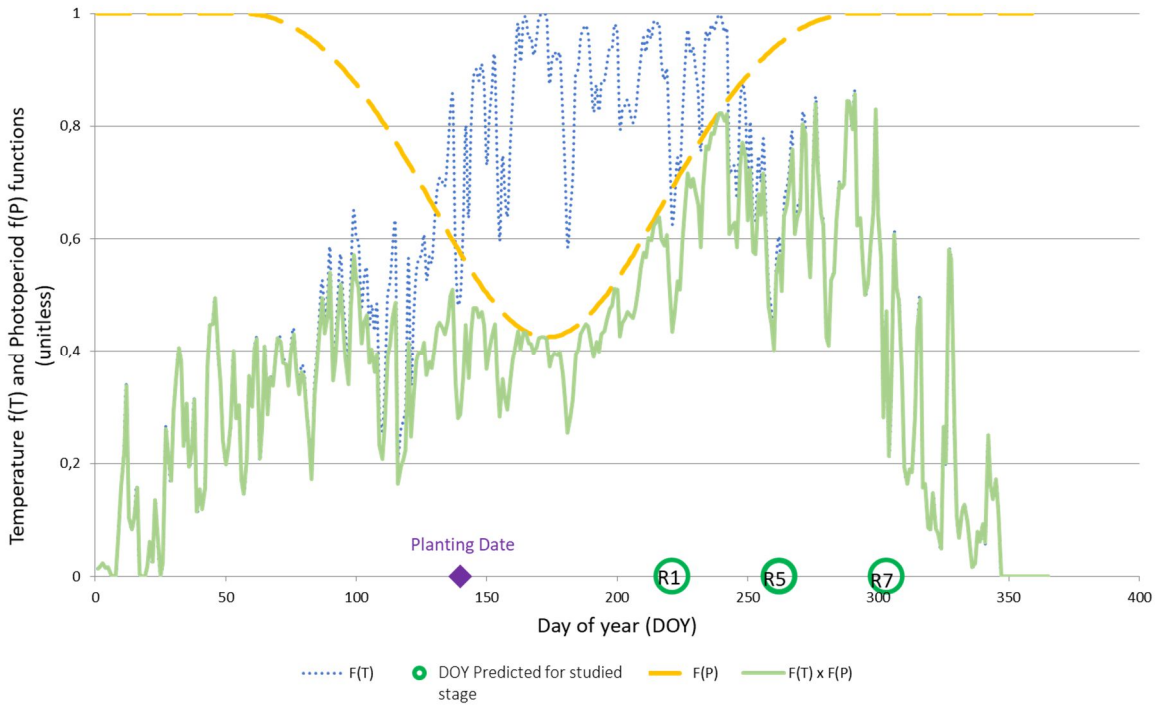


Figure 3: Graphical representation of the temperature function f(T) - dotted blue line, photoperiod function f(P) - dashed yellow line and their multiplicative effect f(T) x f(P) - solid green line, with parameterization parameters of Ecudor cultivar for planting date D3 (10^{th} may). The planting date as well as the stages R1, R5 and R7 are reported on the abscissa axis.

Sensitivity coefficient (S – **Table 7**) ranged from 1 for ES_Pallador to 1.50 for Blancas. However, this sensitivity was also impacted by Popt and Pcrt, which were determined according to the maturity group. **Figure 4** shows the photoperiod function for all cultivars with this calibration. Overall, there is a trend for the response to photoperiod to decrease from late to early cultivars.

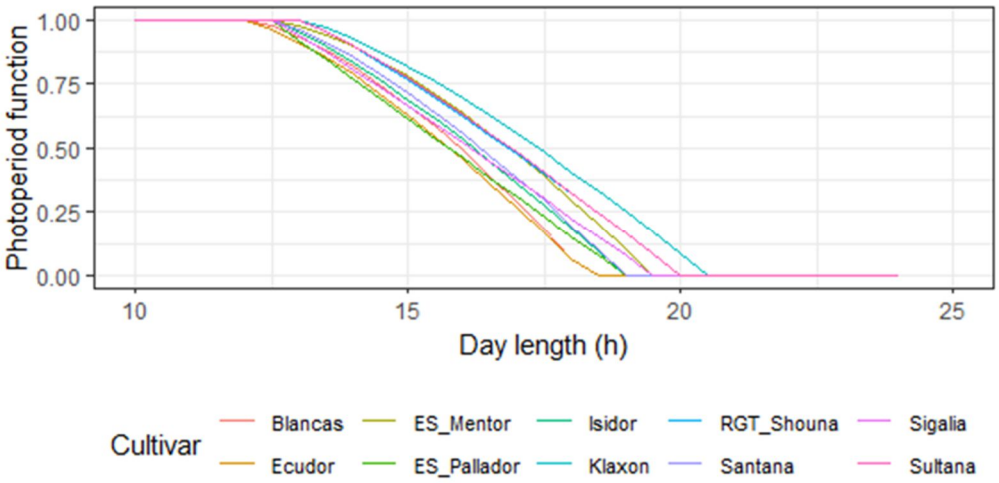
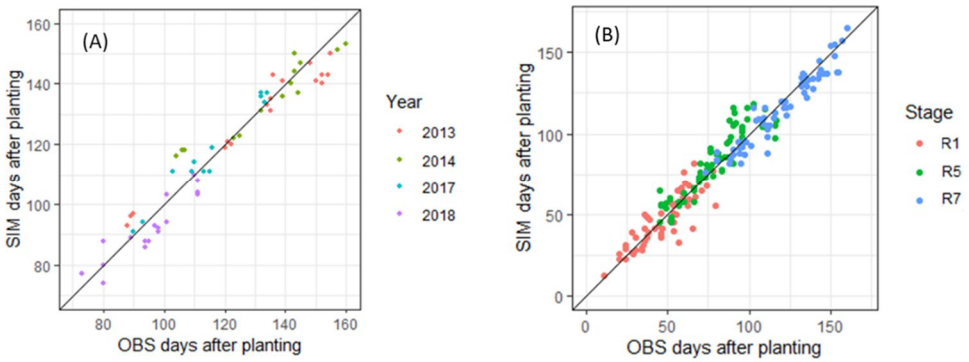


Figure 4: Photoperiod function representation for all cultivars using the calibration parameters. Maturity groups of the cultivars are the following: 000: Klaxon, Sultana, RGT_Shouna; 00: Sigalia, ES_Mentor; I: ES_Pallador, Isidor; I/II: Santana; II: Blancas, Ecudor.

2.2.4.3.3. Evaluation of SPA with independent field data

Figure 5A shows the evaluation results for VE-R7 phase and all years combined. The algorithm predicted the occurrence of the R7 stage with 5.6 days of error on average and a prediction efficiency of 94%. The prediction was satisfactory, even for early planting resulting in a date of appearance of stage R7 outside the conventional range, here before calendar day 210. Data were a little more scattered during 2014 testing year. The same analysis was performed by phases, and the results are shown in **Figure 5B**. Predictions by phases gave variable levels of performance, but always lower than for the entire cycle. Performance indicators for each phase are reported in the table below the two graphs. VE-R1 phase tended to be underestimated for short phase length (before calendar day 160) while R1-R5 phase was the only stage overestimated by SPA, with a MBE of 4.02 days.



Phase	MBE (d)	RMSE (d)	RRMSE	EF (%)
VE-R7	-0,70	5,61	0,05	94
VE-R1	-0,71	8,22	0,17	75
R1-R5	4,02	9,40	0,13	80
R5-R7	-3,54	7,37	0,06	90

Figure 5: Observed (OBS) and predicted (SIM) days after planting for maturity (R7), all cultivars combined (A) and for 3 successive phenological phases (B). In graph A, colors indicates years from 2013 to 2018 on data produced at INRA Auzeville, En Crambade, Rivières and Mondonville. In graph B, colors indicate dates appearance of R1, R5 and R7 with simulations beginning respectively at VE, R1 and R5. Line 1:1 is reported on both graphs A and B. Table below shows the indicators of performance of SPA during its field evaluation.

2.2.5. **Discussion**

The aim of this study was to develop and apply a phenology phenotyping method coupled with a simple phenology algorithm for soybean cultivars. Phenotyping was divided into two complementary protocols to determine a) cardinal temperatures (EXP1) and b) development response to temperature and photoperiod (EXP2). Data produced in these experiments were used to parameterize SPA (Simple Phenology Algorithm), which was evaluated with independent data from field experiments.

2.2.5.1. Is the maturity group sufficient to characterize the phenology of a cultivar?

The 10 cultivars tested showed differences in phenology in response to the planting dates tested in EXP2. To compare cultivar cycle lengths in a way familiar to breeders, we also calculated cumulative thermal times based on cardinal temperatures and f(T). The analysis of variance showed a significant effect of planting date, cultivars and interaction of both on thermal time accumulation for $p < 0.001$. Table 8 lists the cumulative thermal time to reach R7 for each planting date and cultivar. Differences in thermal time accumulation across cultivars (cultivar amplitude) decreased when delaying planting date; it reached its maximum at date D2 and its lowest at D5. The MG classification of cultivars in Europe is usually performed using D3 planting date (10^{th} may). As the cultivars are normally not tested for late planting (D5), which would be useful in double cropping decisions, breeders may choose to recommend an early and less productive cultivar while a later one could take advantage of the effect of the photoperiod to reach maturity. We showed in this study that with a planting date around 20^{th} July (D5), a cultivar from MG I could reach beginning maturity (R7) at the same cumulative thermal time than a cultivar from MG 000 (**Table 8**). This behavior was neither expected nor yet studied in our area. It would be interesting to characterize the cultivars not by their cycle length in days for a given planting date, but by their $PDDopt_{c,p}$, which would allow breeders to have another criteria for selection. Subsequently, cultivar suitability maps could be developed and characterized, as described by Kurasch et al. (2017). In addition, photoperiod sensitivity of cultivars appear variable among maturity groups. Indeed, two cultivars of the same maturity group can be classified into two different groups according to the SNK test when considering the cumulative thermal time needed to complete the cycle.

Table 8: Thermal time accumulation from VC – unifoliate leaves to R7 – beginning maturity stage, by cultivar and planting date. Values followed by common letter(s) are not significantly different at $p<0.001$ level by SNK test. Planting date and genotypic amplitude are the calculation of maximum minus minimum values from each line and each column, respectively.

Maturity group	Cultivar	D1	D2	D3	D4	D5	Mean	Planting date amplitude
000(0)	Klaxon	1691	1717	1881	1794	1513	1719 d	367
000	RGT_Shouna	1787	1891	2174	1845	1518	1843 cd	656
000	Sultana	1769	1818	2143	1735	1514	1796 d	630
00	ES_Mentor	1311	1412	1705	1280	1063	1354 e	642
00	Sigalia	2360	2544	2609	2088	1767	2274 a	842
I	ES_Pallador	1993	2007	2294	1729	1407	1886 c	886
I	Isidor	2265	2210	2414	1831	1537	2051 b	877
I/II	Santana	2134	2346	2296	1829	1598	2041 b	748
II	Blancas	2415	2670	2487	2193	1801	2313 a	869
II	Ecudor	2503	2591	2525	2153	1798	2314 a	793
Mean		2023 c	2121 b	2253 a	1848 d	1552 e		
Cultivar amplitude		1192	1258	904	913	737		

2.2.5.2. Simple phenotyping method

EXP1 was used to determine the cardinal temperatures of cultivars. As presented earlier, fitting the non-linear function described by Yin et al. (1995) led to setting T0 = 0°C for all cultivars tested. However, by fitting a linear function on our data, we found T0 values between 4.5 and 6.1°C (data not shown), which agree with Covell et al. (1986), who also used a linear model. During EXP1 all cultivars germinated at 3°C, indicating that soybean can develop at lower temperature than reported T0 values based on linear fitting. It also illustrates that T0 is not truly a physiological parameter but rather influenced by the fitting method used. Taking into account the observed values, we therefore decided to set T0 at 2°C to get closer to biological reality. Topt, which exhibited a significant difference among cultivars, did not follow any MG-related order. A cultivar-dependent value of Topt has not been reported to our knowledge for soybean. According to Parent and Tardieu (2012), Topt would depend only on the cultivated species, these authors finding no differences within maize, wheat and rice cultivars and lines. In order to confirm this finding, it would be interesting to study the response to temperature for a different process, for example the development phase VC-V3, as used by Parent and Tardieu (2012) in their study. The determined Tmax are in the range of what has already been published (Salem et al., 2007; Setiyono et al., 2007). We carried out a supplementary analysis with an nls model performed with R software, with or without genotypic effect in order to test the genotypic effect of cardinal temperatures. The values obtained according to Aikake's information criterion were -3417 and -3323 respectively, indicating the interest in keeping the information at the cultivar level. In addition, genotypic differences for the different parameters were highly significant ($p < 0.001$, **Table 5**). The calculation of Topt and Tmax by germination percentage and their comparison by a post-hoc test gave the same rankings as the method initially used. The method we used (fitting a model per cultivar) has the advantage of determining the cardinal temperatures of a cultivar independently of the other cultivars, which can be useful for phenotyping a new cultivar. Using the cardinal temperatures determined during the germination experiment for the entire cycle was preferred for the sake of simplification (experimentation, modeling). However, it was theoretically justified by the work of Parent and Tardieu (2012); these authors showed that the cardinal temperatures remained essentially the same regardless of the development process (at least until flowering). By extension, we have applied it to the different phases of the cycle, including the post-flowering period. This assumption was not refuted when applying the model to the different phases then comparing the resulting simulations to field observations. However, other models (e.g. Soysim - Setiyono et al., 2007) use different cardinal temperatures depending on the phases of the cycle. It may be possible to improve phase prediction by doing this with SPA but this would need specific experiments in controlled conditions or very wide experimental field network to determine them.

Using EXP2, we have phenotyped the response to photoperiod of contrasting cultivars grown in Europe for the developmental phase VC-R7. Phenotyping phenology in a pot experiment over the complete life cycle and including several planting dates is not common. In most cases, under these conditions, experiments are limited to a maximum of R1 stage (Sinclair et al., 2005; Wang et al., 1998). This experiment made it possible to position the soybean cycle over day

length ranging from 9 h (D5) to 16.5 h (D2 and D3). Pot cultivation simplified stage ratings, which could have been laborious in the field. The tested density of 5 plants per pot of 28 cm diameter corresponds to a density of 83 plants.m^{-2} uniformly distributed on the platform. For comparison, in the field, the sowing rate is close to 50 plants.m^{-2} spaced 50 cm apart and therefore arranged tighter on the same row. We increased the density of plants in the pots mainly to increase the number of repetitions per cultivar while maintaining a density that does not have a known negative impact on the agronomic performance of the crop in the field (Edwards and Purcell, 2005). Certainly, EXP2 did not allow soybean to be exposed to continuous optimal photoperiod and temperature conditions throughout the cycle, which would have made it possible to directly determine PDDopt$_{c,p}$ of each phase, therefore not requiring optimization. Experiments in a growth chamber would allow collecting this information, but this requires the necessary equipment and such a long cycle (VC-R7) has never been tested in this type of experiments to our knowledge.

2.2.5.3. Simple algorithm of phenology

The parameterization of the algorithm gave satisfactory results, even if the early planting date D2 cycle length was overestimated by 5.5 days on average (data not shown). The performance during evaluation was satisfactory for VE-R7 phase, with an efficiency of 94% and a RMSE of 5.61 days. This compares well with the performance of the more detailed and harder to parameterize approach of Setiyono et al. (2007) (RMSE of 3 days) and soil-crop models like STICS and CropGro (RMSE ~10 days) (K. J. Boote et al., 1998; Sojamip project, 2014). These results show that it is possible to use a semi-controlled phenotyping method such as an automated outdoor platform to parameterize an algorithm that can be used to predict phenological stages in the field. This could be useful as a plant breeding tool. Because the algorithm has been developed based on a limited range of MGs, it is not possible to check its suitability for later MGs with our data. Nevertheless, maturity groups tested correspond to most MGs grown in Europe. A sensitivity analysis was performed on Topt and Tmax parameters. The prediction quality of the R7 stage in the field trials (including 75 data points) was tested for Topt and Tmax plus or minus 2°C, without modifying the other SPA parameters (**Table 7**). The results obtained (Table C - Supplementary Material) showed a high sensitivity of Topt parameter: the RMSE was around 44 days for Topt +2°C, versus 5.61 for the cultivar calibrated Topt. Tmax showed a higher sensitivity for lower values (Tmax -2°C) due to the temperature range encountered by soybean in this field trial database and the shape of the function f(T). In this case, the RMSE was 39 days with a positive bias of 18 days. The construction of the model justifies the cultivar approach, which is more precise in this case than an approach by species (average soybean) or maturity group.

The duration of R1-R5 phase was overestimated for early plantings by 4 days on average. Longer photoperiods were met during this stage, the summer solstice taking place on DOY 172 with 16.5 hours a day at a latitude of 43°N. This means that the photoperiod function f(P) applied had a strong impact on the development rate (f(P) values around 0.4) on this phase. In SPA, we chose to use a non-linear photoperiod function, unlike other models such as STICS (Brisson et al., 2003). The effect of f(P) in SPA is therefore greater for photoperiods close to

Pcrt for long photoperiods compared to a linear formalism. Popt and Pcrt have been adopted from Setiyono et al. (2007), but it would be desirable to re-evaluate these thresholds with experiments such as the one presented by Daba et al. (2016). The optimization of the photoperiod sensitivity coefficient (S) made it possible to highlight differences in sensitivity within the same maturity group, which have the same Popt and Pcrt. This element must be taken into consideration by breeders when adapting cultivars to new management practices or new latitudes.

One important goal of this study was to develop and evaluate a simple algorithm of phenology. Its simplicity comes from the low number (5) of parameters (photoperiodic thresholds and cardinal temperatures), observed or adopted from literature, plus two additional parameters obtained by optimization ($PDDopt_{c,p}$ and S) based on observed phenology data. Other models can predict phenology well, but they are more difficult to parameterize (Setiyono et al., 2007) or they reach up to R1 only although with more detailed analysis (Sinclair et al., 2005).

2.2.6. **Conclusion**

In this study we provide a path for soybean cultivar phenology x environment x crop management (sowing date) advice by: (1) developing a simple algorithm of phenology; and (2) proposing a simple method in semi-controlled conditions for phenotyping cultivar phenology and determining parameters for the algorithm. SPA allows users to quantify the effects of temperature and photoperiod on soybean phenology that impact the possible extension of the crop to northern Europe. It will also help to define new cultivation areas and management practices (i.e. early or late sowing) according to cultivar characteristics in the context of climate change. Because SPA is based on observations, it is possible to parameterize SPA directly from phenology data produced in field experiments, enhancing the value of these experiments and assisting plant selection efforts. For the same reason, SPA can be parameterized for other crop species without modification. Finally, integration of SPA into cropping system models can enhance the performance of these models for assessing the adaptation of cultivars to climate change scenarios and changing management options.

2.2.7. **Acknowledgements**

The works presented are part of the "Sojamip" research project (http://www6.inra.fr/sojamip) involving various partners (Euralis Semences, RAGT2n, Caussade Semences, Terres Inovia, Terres Univia, EIP Purpan, Toulouse INP, ENSAT, INRA). We thank Toulouse INP for the invitation of Prof. C.O. Stöckle as "Visiting Professor" at UMR AGIR. We would like to thank Nicolas Capoul, Michel Labarrère, Damien Marchand, and Hugo Quintana for their technical assistance in carrying out the agronomic tests and Elie Maza for his expert advice in statistical analysis.

2.3. Application du modèle phénologique SPA à l'évaluation des zones potentielles de culture du soja en France sous climats actuel et futur

2.3.1. Introduction

Augmenter l'autonomie protéique en France et en Europe passera par le mise en place de cultures riches en protéines (légumineuses, oléo-protéagineux) telles que le soja dans des zones où elles ne sont pas encore cultivées actuellement mais aussi par une augmentation du rendement de ces dernières. L'interprofession française des oléo-protéagineux a d'ores et déjà mis en place une « Charte Soja de France » (Terres Univia, 2018a) pour accompagner le développement de cette culture d'intérêt. Les bassins de culture historiques du soja en France comprennent le Sud-Ouest, caractérisé par le semis de cultivars tardifs de groupes de maturité (GM) I à II, conduits avec irrigation et l'Est où des cultivars précoces (GM000) sont cultivés principalement sans irrigation (Terres Inovia, 2017). Le caractère thermophile du soja pourrait lui permettre de profiter du réchauffement climatique déjà engagé mais qui devrait se renforcer (Allen et al., 2018) en ayant accès à des régions plus septentrionales aujourd'hui trop froides pour mener sa culture à terme. Le déplacement de cette espèce de jours courts vers le Nord de la France pourrait cependant avoir un impact sur sa durée de développement, puisque la photopériode dépend de la latitude. Il est donc important de tester la faisabilité de la culture du soja pour des groupes de maturité et dates de semis contrastés sur le territoire français.

Dans cet objectif, nous avons utilisé le modèle phénologique SPA, calibré sur 10 cultivars de soja de groupes de maturité compris entre 000 et II, pour simuler le cycle de la culture sur la totalité du territoire français pour le climat actuel et sur 12 stations climatiques INRA pour les climats futurs 2020-2050 et 2050-2100. Ce modèle s'apparente aux modèles de niche écoclimatiques car il permet de tester la faisabilité d'un cycle de végétation dans une région donnée. Ce cycle a été simulé pour trois dates de semis : 1- la plus précoce possible à partir du 15 mars (précoce), 2-à partir du 5 mai (conventionnelle), 3-à partir du 1er juillet (double culture ou culture dérobée), pour couvrir une grande gamme photopériodique.

2.3.2. Matériel et méthodes

2.3.2.1. Matériel génétique

Les 10 cultivars utilisés pour la calibration du modèle SPA précédemment ont servi dans cette étude. Il s'agit de cultivars de groupes de maturités compris entre 000 et II ayant des types de croissance allant de déterminé à indéterminé. Leurs caractéristiques sont rappelées dans le **Tableau 2**.

Tableau 2 : Caractéristiques des cultivars étudiés.

Cultivar	Breeder	Maturity Group	Growth type	Leaf type
KLAXON	RAGT 2N	000(0)	indeterminate	pointed-oval
RGT SHOUNA	RAGT 2N	000	semi-indeterminate	pointed-oval
SULTANA	RAGT 2N	000	indeterminate	pointed-oval
ES MENTOR	EURALIS SEMENCES	00	semi-indeterminate	rounded-oval
SIGALIA	RAGT 2N	00	semi-indeterminate to indeterminate	rounded-oval
ES PALLADOR	EURALIS SEMENCES	I	indeterminate	lanceolate
ISIDOR	EURALIS SEMENCES	I	semi-determinate	big round leaves
SANTANA	RAGT 2N	I/II	indeterminate	rounded-oval
BLANCAS	CAUSSADE SEMENCES	II	indeterminate	rounded-oval
ECUDOR	EURALIS SEMENCES	II	indeterminate	big round leaves

2.3.2.2. Simulations

Le semis précoce a été décidé lorsque la température de l'air était supérieure à 10 °C pendant 5 jours consécutifs. La date de semis conventionnelle a été fixée en fonction des régions à partir des recommandations de Terres Inovia (2017). La calibration ayant été réalisée sur la phase VC-R7, un nombre de jours (Nj) nécessaires pour cumuler 200°C.j^{-1} a été ajouté selon un modèle linéaire (**Equation 1**) pour représenter les phases VE-VC et R7-R8. Cette étape a permis d'aboutir à un cycle total allant du semis au stade R8 (stade à partir duquel la récolte devient possible).

Equation 1 :

$$\boldsymbol{Nj = \sum_{i=1}^{Nj} (Tm - Tb)}$$

Avec : Nj: Nombre de jours nécessaire pour atteindre 200°C.j^{-1}

Tm : Température journalière moyenne

Tb : température de base, fixée à 2°C

2.3.2.3. Données climatiques

Les simulations ont été réalisées à l'aide de données climatiques couvrant la période 1990-2017 pour tout le territoire français. Ces données, issues de la base SAFRAN (Météo-France) se présentaient sous une résolution de 8x8 km sur une projection Lambert-II étendue. La totalité des données climatiques actuelles représentait un total de 9892 mailles (Vidal et al., 2010). 8602 mailles ont été retenues après suppression des altitudes supérieures à 600 m, jugées trop froides pour le soja. Le climat futur a été étudié en utilisant le scénario RCP 8.5, qui prévoit la plus forte augmentation de températures d'ici 2100 (Riahi et al., 2011). Les données étaient issues d'une base de données DRIAS pour 12 sites issus de stations INRA : Avignon (84), Bordeaux (33), Clermont-Theix (63), Colmar (68), Dijon (21), Lusignan (86), Mirecourt (88), Mons (80), Rennes (35), Saint-Etienne (42), Toulouse (31), Versailles (78), choisies précédemment dans le projet CLIMATOR pour leur représentativité (Brisson et Levrault, 2010). Seules les informations de latitudes, longitudes, altitudes et températures des bases de données SAFRAN et DRIAS ont été utilisées dans cette étude pour permettre le calcul de la photopériode et des températures efficaces.

2.3.2.4. Indicateurs agro-climatiques

A l'aide de ces informations journalières, des indicateurs ont été calculés pour 3 phases climatiques (1990-2017, 2020-2050 et 2050-2100), pour tous les cultivars et pour un cultivar moyen :

- Date de semis la plus précoce possible 8 années sur 10
- Date de récolte avant le 10 octobre possible 8 années sur 10 en semis précoce
- Date de récolte avant le 10 octobre possible 8 années sur 10 en semis conventionnel
- Date de récolte avant le 10 octobre possible 8 années sur 10 en semis dérobé (double culture)

La date butoir du 10 octobre a été appliquée selon les préconisations de Terres Inovia (2017), une date de récolte plus tardive entraînant souvent des conditions plus humides au champ ou des taux d'humidité du grain qui ne diminuent plus. Cette date permet également une libération de la parcelle suffisamment précoce pour l'implantation d'une culture d'hiver.

2.3.2.5. Cartographie

La représentation graphique des résultats sous forme de cartes pixélisées a été possible pour les simulations sous le climat actuel. Elle a été réalisée avec le logiciel R with R software (version 3.2.2; [R Core Team (2015) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna]) grâce au package *maptools*.

2.3.3. **Résultats**

2.3.3.1. Positionnement du cycle du soja dans le climat actuel

2.3.3.1.1. Date de semis la plus précoce

La date de semis la plus précoce possible a été représentée par maille dans la **Figure 11**. Un gradient Sud-Nord est facilement identifiable avec des dates de semis autour des jours 84 à 102 (25 mars au 12 avril) dans les bassins méditerranéen et aquitain et des jours 120 à 138 (30 avril au 18 mai) sur la façade Nord-Ouest et les reliefs de l'Est. Aucune date n'a été simulée pour les reliefs montagneux supérieurs à 600 m d'altitude mais un impact de ces climats montagnards est visible sur le pourtour des zones blanches de la carte avec des dates de semis plus tardives autour des Pyrénées, du Massif Central et du Jura (zones de piémont).

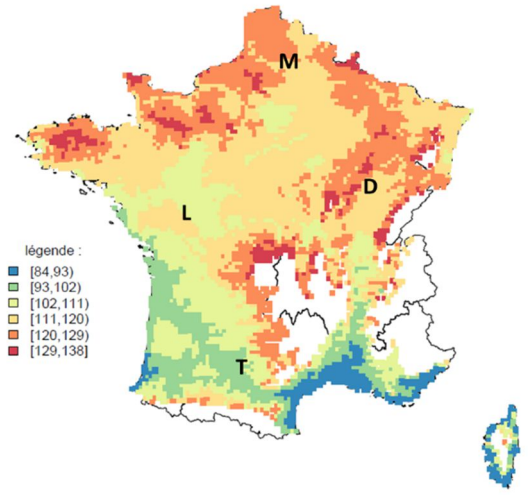


Figure 11 : Représentation cartographique des dates de semis les plus précoces possibles à partir du 15 mars, 8 années sur 10, tous cultivars confondus. Les dates de semis ont été classées en 6 classes de la plus précoce (bleu) à la plus tardive (rouge). 4 stations climatiques INRA ont été reportées sur la carte : M : Mons, L : Lusignan, D : Dijon, T : Toulouse.

2.3.3.1.2. Dates de récolte pour différentes dates de semis et cultivars

La **Figure 12** présente les dates de récolte simulées par SPA pour 3 cultivars (Sultana, ES Pallador et Santana) et 3 dates de semis (précoce, conventionnel, dérobé). Le cultivar précoce Sultana, de groupe de maturité 000, présente la plus grande zone de culture possible, quelle que soit la date de semis testée. Ce cultivar arrive à maturité dans les délais (avant le 10 octobre) sur quasiment toute la surface métropolitaine excepté le pourtour de la Manche, les Hauts de France et la Lorraine. En semis précoce, ce cultivar pourra néanmoins être récolté dans les bassins céréaliers de Moselle et de Meuse. Le profil de ce cultivar est sensiblement similaire dans le cas d'un semis en dérobé du 1er juillet malgré une perte de surfaces au Nord-Est. Dans le climat actuel, ES Pallador, de groupe de maturité I, peut être cultivé et récolté avant la date butoir sur les deux tiers Sud de la France et en Alsace, que ce soit en semis précoce ou conventionnel. Dans le cas d'un semis en dérobé, le caractère plus tardif de ce cultivar le confine

au sillon Rhodanien, au pourtour méditerranéen et à la région toulousaine. Le cultivar Santana, de groupe de maturité I/II présente plus de différenciation entre les trois dates de semis testées. Il peut être cultivé sur une surface plus grande qu'ES Pallador en semis précoce, dans la Région Parisienne plus précisément, mais par contre il perd des surfaces en semis conventionnel et ne peut être cultivé et récolté que sur la moitié Sud du pays. Ce cultivar pourrait être adapté à un semis en dérobé uniquement sur le pourtour méditerranéen.

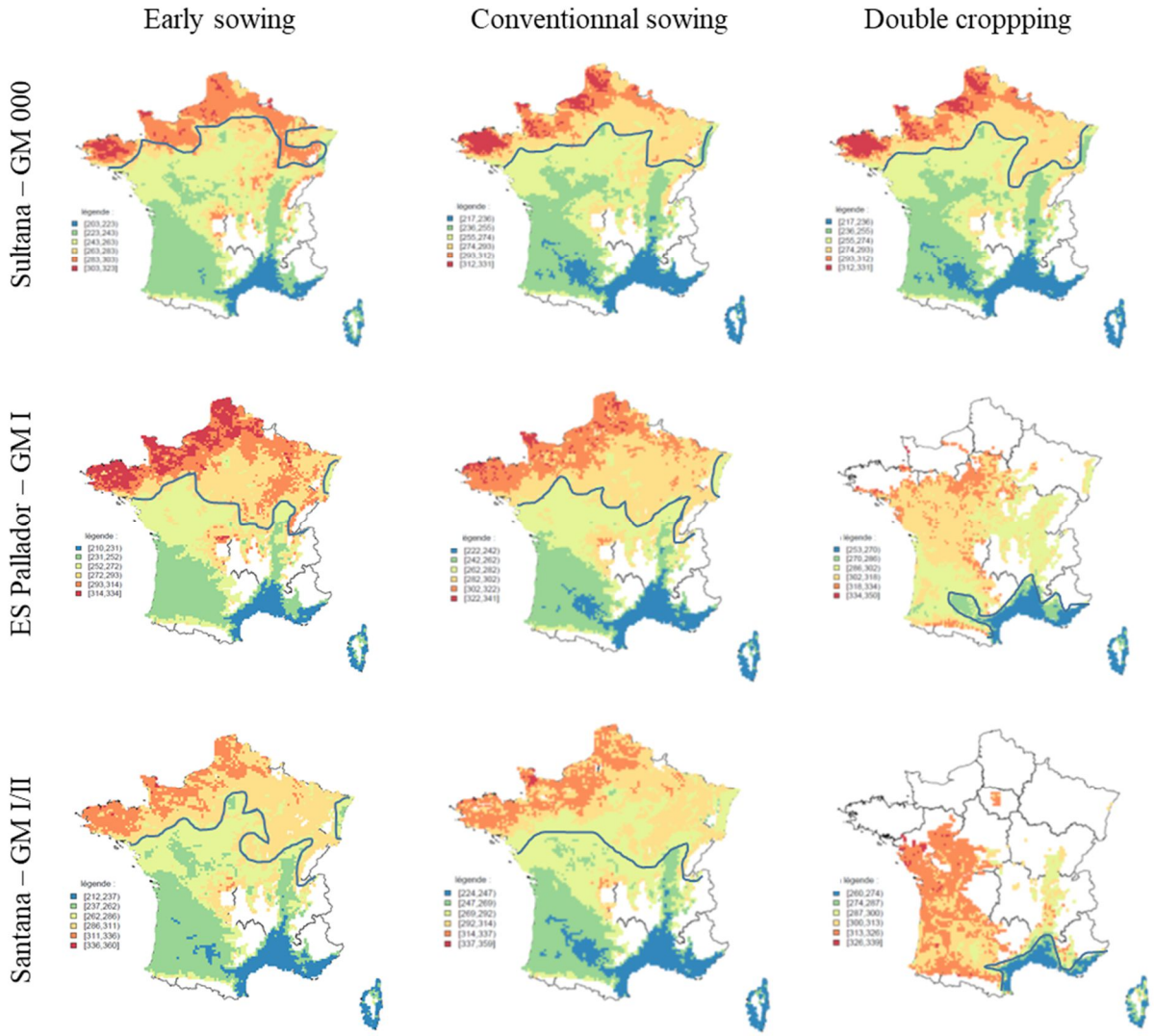


Figure 12 : Représentation graphique des dates de récolte possibles 8 années sur 10 pour 3 dates de semis (dès que possible à partir du 15/03, du 05/05, et du 01/07) et 3 cultivars de groupes de maturités différents (Sultana – GM000, ES Pallador – GMI, Santana GMI/II). Les dates de récoltes ont été divisées en 6 classes de taille égale correspondant aux couleurs du graphique, les dates les plus précoces sont en bleu et les plus tardives en rouge. La ligne bleue représente la limite de faisabilité correspondant à une date limite de récolte au jour julien 283 (10 octobre).

2.3.3.1.3. Positionnement du cycle du soja dans les climats futurs (2020-2050 et 2050-2011)

Les intervalles de dates de semis pour le climat actuel et les climats futurs ont été reportés dans le **Tableau 3**. Sur la période 2020-2050, les semis seront repoussés de 2 jours par rapport au climat actuel, mais la borne supérieure, correspondant ici à un semis dans la station de Mons, au Nord de la France, interviendra bien plus tôt au jour 120 (30 avril). Sur la période suivante (2050-2100), les semis seront plus précoces de 2 jours par rapport au climat actuel et l'intervalle réduit à 27 jours, ce qui entraînerait un semis au jour 109 (19 avril) à Mons.

Les intervalles de dates de récoltes simulés à partir des dates de semis précoces définies précédemment, des dates de semis conventionnelles et des dates de semis en dérobé ont également été reportés dans le **Tableau 3**. Une anticipation de la récolte de 6 jours pour la période 2020-2050 et de 10 jours pour la période 2050-2100 et un raccourcissement de l'intervalle en semis précoce permettra de récolter du soja partout en France avant la date limite du 10 octobre. Dans le climat actuel, la date limite de récolte pour un semis précoce apparaît sur une ligne allant de Saint-Etienne à Lusignan tous cultivars confondus. Dans le cas d'une date de semis conventionnelle, une « précocification » de la date de récolte est également observée, et plus particulièrement sur la période 2050-2100 avec -24 jours contre -5 jours en 2020-2050. L'intervalle sera fortement réduit à 85 jours, permettant de récolter du soja sur toute la France pour cette période. En revanche, en 2020-2050, les régions au Nord d'une ligne Rennes-Mirecourt ne permettront pas de mener la culture de cultivars tardifs à terme. Le semis en dérobé montre la plus grande variation de dates de récolte avec -40 jours pour la période 2020-2050 et -45 jours pour 2050-2100. L'intervalle reste quant à lui élevé avec 140 jours pour la première période et 100 pour la seconde. Cet intervalle traduit la disparité entre les régions Nord et Sud. En effet, la majorité des cultivars pourra être récoltée en 2020-2050 au Sud d'une ligne Bordeaux-Avignon, quelques cultivars comme Sultana pourront être menés à terme jusqu'à Dijon. En 2050-2100, cette limite de faisabilité se déplacera vers le Nord pour atteindre une ligne Rennes-Colmar, même pour les cultivars les plus tardifs.

Tableau 3 : Résumé des dates de semis les plus précoces possibles par période de climat étudiée (1997-2017, 2020-2050, 2050-2100) et des dates de récoltes simulées pour trois dates de semis (ES : semis le plus précoce, CS : date conventionnelle, DC : semis en dérobé). Les intervalles sont reportés pour chaque condition et les différentiels en nombre de jours par rapport à la date la plus précoce observée dans le climat actuel sont notés en *italique*. Les situations permettant une récolte dans de bonnes conditions (avant le 10 octobre) sont signalées en **gras**.

	1997-2017	**2020-2050**		**2050-2100**	
Early planting date	84-138	86-120	*+2*	82-109	*-2*
Harvest date (ES)	200-337	**194-283**	*-6*	**190-280**	*-10*
Harvest date (CS)	214-362	209-309	*-5*	**190-275**	*-24*
Harvest date (DC)	254-365	214-354	*-40*	209-309	*-45*

Le **Tableau 4** illustre les différences de probabilité de récolter les 3 cultivars de soja pour les trois dates de semis étudiées, dans 4 stations climatiques réparties sur le territoire français pour les climats futurs. On y retrouve la zone historique de culture du soja de Toulouse qui conserve sa probabilité de culture pour un semis précoce ou conventionnel. La probabilité de récolter un cultivar dans de bonnes conditions en semis dérobé dépend de son groupe de maturité. Ainsi, Sultana et ES Pallador pourront être récoltés *a minima* dans 97 % des situations alors que Santana ne sera récoltée que 8 fois sur 10 sur la période 2020-2050. Cette proportion augmentera à 98 % dans le climat futur lointain de 2050-2100. Pour les stations de Lusignan et de Dijon, la principale différence se situera également au niveau du semis en dérobé, les 3 cultivars étudiés pouvant être récoltés dans les temps 9 fois sur 10 en semis précoce et conventionnel. Le changement climatique observé sur la période 2050-2100 permettra de récolter les cultivars Sultana et ES Pallador en semis dérobé. Le cultivar Santana ne pourra être récolté qu'à Dijon en semis dérobé pour le climat futur lointain, le pourcentage de réussite n'étant que de 75 % à Lusignan. La station de Mons, qui se situe au Nord de la France, verra ses chances de réussite de la culture du soja augmenter avec les années. En 2020-2050 il sera possible au moins 8 années sur 10 de récolter le cultivar Sultana avec une date de semis précoce ou conventionnelle (avec un avantage pour le semis précoce) et des cultivars plus tardifs (ES Pallador et Santana) pourront faire leur apparition en 2050-2100. Le semis dérobé ne pourra pas être mis en place sur cette station, quel que soit le cultivar et la période climatique, puisque les chances maximales de réussite seront de 25 %.

Tableau 4 : Pourcentage de réussite d'un cycle complet de culture avant la date butoir du 10 octobre pour les trois dates de semis testées. ES : date de semis la plus précoce possible à partir du 15 mars, CS : date de semis conventionnelle, DC : semis en dérobé au 1er juillet. Ces pourcentages ont été calculés pour 3 cultivars, 4 sites et deux périodes climatiques (2020-2050, 2050-2100). Les conditions présentant moins de 80 % de réussite ont été surlignées en rouge. Le positionnement des stations est reporté sur la **Figure 11**.

	Toulouse		**Lusignan**		**Dijon**		**Mons**	
	2020-50	2050-100	2020-50	2050-100	2020-50	2050-100	2020-50	2050-100
Sultana - GM 000								
ES	100	100	100	100	100	100	90	100
CS	100	100	100	100	100	100	81	100
DC	97	100	19	94	61	100	0	25
ES Pallador - GM I								
ES	100	100	100	100	100	100	48	98
CS	100	100	97	100	100	100	42	94
DC	97	100	19	92	61	100	0	24
Santana - GM I/II								
ES	100	100	97	100	100	100	45	98
CS	100	100	90	100	100	100	29	92
DC	81	98	3	75	26	98	0	6

2.3.4. **Discussion**

Dans cette étude nous avons montré que le changement climatique pouvait se présenter comme une opportunité d'augmentation de l'aire de culture du soja en France, que ce soit par une extension vers les régions septentrionales ou par un positionnement du cycle en double culture. Globalement, pour tous les cultivars, stations climatiques et périodes climatiques, nous avons observé une précocification des dates de semis et des dates de récolte. Le cycle des cultivars de groupes de maturité inférieurs ou égaux à I sera possible en semis précoce en en semis conventionnel sur tout le territoire français d'ici 2050. La surprise de cette étude est l'augmentation non négligeable des possibilités de semis en dérobé pour les climats futurs. Cette possibilité a également été observée aux USA (Seifert and Lobell, 2015). Il faut néanmoins tenir compte de la date choisie pour simuler les semis en dérobé dans cette étude, le 1er juillet. Cette date, cohérente après la récolte d'espèces précoces dans le Sud de la France, l'est peut-être un peu moins dans le Nord où la fin de cycle des premières cultures (i.e. colza, céréales, pois) peut être décalée par de mauvaises conditions climatiques. Il serait intéressant de simuler des dates de récoltes pour la culture précédente selon ce gradient Sud-Nord à l'aide d'un modèle de culture au préalable pour affiner l'analyse. Le semis précoce, testé en France par Maury et al. (2015), s'est avéré intéressant pour augmenter la probabilité de mener le cycle du soja à son terme, particulièrement pour les cultivars plus tardifs comme Santana qui a montré un pourcentage de réussite de 97 % contre 90 % à Lusignan ou 45 % contre 29 % à Mons pour la période 2020-2050.

Cette étude préliminaire ne tient pas compte du type de sol qui impacte largement la faisabilité de la culture du soja de par sa concentration en calcaire pouvant induire des chloroses ferriques, limiter le fonctionnement des nodosités et entraîner des problèmes de croissance (Terres Inovia, 2017), ou encore de sa teneur en cailloux, et de sa réserve hydrique. Un premier tri des mailles utilisées dans cette étude pourrait être réalisé en utilisant des cartes de sol et en éliminant toutes les mailles dont le sol a une proportion de calcaire supérieure à 10 %. Par ailleurs, l'impact sur l'implantation et la récolte de la teneur en eau du sol n'a pas été évalué dans cette étude. Ainsi, le semis en dérobé ne sera possible qu'en cas de conditions hydriques satisfaisantes permettant l'émergence des plantules (Lamichhane et al., 2019). L'humidité du sol devrait être prise en compte pour développer des règles de décision concernant la date de semis mais aussi pour éviter la compaction à la récolte. Dans notre étude, nous avons décidé de fixer la date de récolte butoir au 10 octobre, quels que soient le type de sol, le climat et le système de culture de la région considérée. Une règle de décision basée sur l'humidité du sol permettrait de tenir compte du risque de compaction et éliminerait certainement des conditions considérées comme satisfaisantes dans cette étude.

Le modèle SPA ne simule que la phénologie du soja en fonction de la température et de la photopériode. Pour accompagner le développement de cette culture sur le territoire français, il sera nécessaire d'ajouter un formalisme de calcul du rendement, en conditions irriguées ou sèches. Dans un premier temps ces variables peuvent être simulées par le modèle de culture STICS (Brisson et al., 2003). Par ailleurs, la calibration du modèle a été réalisée sur la phase VC-R7 (stade cotylédons à maturité physiologique), mais dans cette étude nous avons simulé un cycle complet allant du semis à la récolte (R8). L'ajout de temps thermiques pour approcher

ces dates n'a été qu'une approximation, et il serait plus précis de calibrer SPA sur un cycle total. Cette étape de validation pourrait être réalisée à partir de données nationales telles que les évaluations menées par le GEVES (Groupe d'Etude et de contrôle des Variétés Et des Semences) ou Terres Inovia pour les épreuves d'inscription ou les essais de post-inscription. En effet le modèle SPA n'a été évalué à ce jour qu'avec des données du Sud de la France. Enfin, nous avons choisi comme climats futurs ceux simulés par le scénario RCP8.5, qui présente l'augmentation de températures la plus élevée. Si nous avions choisi d'autres modèles, jugés cependant moins réalistes actuellement, cela aurait très certainement réduit les aires de culture potentielles en limitant la précocification attendue des dates de semis et de récolte.

2.3.5. **Conclusion**

Le développement du soja en France sera facilité par un réchauffement climatique prononcé tel qu'embarqué dans le scénario RCP8.5 du GIEC. Les dates de semis pourront être plus précoces et les cycles plus courts, permettant ainsi une extension de l'aire de culture de cette espèce. Le semis en dérobé à partir du 1er juillet sera une stratégie additionnelle qui ne peut être mise en place aujourd'hui que pour des cultivars précoces, principalement dans la moitié Sud de la France et avec l'assurance de pouvoir irriguer dès la levée. L'utilisation de SPA, modèle simple de phénologie, a permis un premier test des opportunités futures, en ne prenant pas en compte les caractéristiques de sol, les ressources hydriques et le rendement du soja (potentiel, accessible). Ce travail permettra cependant d'actualiser les connaissances sur le soja au niveau France en renouvelant l'Atlas agro-météorologique produit par Terres Inovia (anciennement CETIOM) en 1987 à partir des données climatiques de 1951-1980 qui n'intègrent pas le réchauffement climatique à l'œuvre depuis 30 ans. Le développement de SPA se poursuivra par un couplage avec STICS ou par l'adjonction de modules de stress hydrique et de rendement accessible afin de valider l'intérêt de la culture du soja dans de nouveaux environnements et de mieux chiffrer les zones nouvelles de culture et les productions accessibles dans le cadre de la recherche d'une autonomie protéique.

2.4. **Conclusion du chapitre et perspectives**

Dans ce chapitre, nous avons caractérisé la réponse de la phénologie à la photopériode et à la température pour des cultivars de soja représentatifs de la gamme de maturité de référence en Europe. Pour y parvenir, nous avons combiné deux expérimentations en conditions contrôlées (germination en étuve – 2017-18) et semi-contrôlées (plateforme extérieure Heliaphen - 2017) pour paramétrer un algorithme simplifié de phénologie (SPA). Cet algorithme a été évalué avec succès sur des observations produites au cours d'expérimentations au champ de 2013 à 2018. Nous avons enfin utilisé l'algorithme paramétré pour explorer les zones de cultures potentielles des variétés étudiées en France sous les climats actuels et futurs.

Cette première étape nous a permis de montrer qu'il était possible d'utiliser une méthode de phénotypage simplifiée des cultivars pour réussir à représenter la réponse de la phénologie aux interactions température x photopériode. Nous avons ainsi pu mettre en évidence des interactions significatives entre le groupe de maturité du cultivar et la date de semis, comme par exemple la capacité de cultivars tardifs (GM II) à boucler leur cycle en même temps que des cultivars précoces (GM 000) dans le cas d'un semis tardif. Cette caractéristique a été explorée à l'échelle France en utilisant l'algorithme SPA pour simuler des dates de semis tardives correspondant à la double culture. Ce point est à prendre en compte pour la classification d'un cultivar dans un groupe de maturité chez le soja, puisque le classement des cultivars pouvait changer en fonction de la date de semis. Un outil de classification pourrait être le temps photo-thermique des cultivars, correspondant au nombre de jours nécessaires pour atteindre la maturité physiologique en conditions optimales de photopériode et températures. Pour être complété, SPA mériterait l'adjonction d'un module intégrant l'effet du stress hydrique sur la phénologie.

Les données produites dans ce chapitre ont servi à paramétrer SPA mais serviront également à la calibration du modèle STICS (Chapitre 4). Nous utiliserons alors les températures cardinales et les seuils de photopériode. L'exploration des zones de culture par SPA pourra être complétée par STICS en apportant des informations concernant les stress hydriques et en calculant un rendement potentiel là où le cycle de culture s'avère possible. Ceci permettra de choisir *in fine* le type variétal le plus adapté à une région donnée.

A retenir

- ✓ La température optimale de développement du soja varie selon les cultivars.
- ✓ La sensibilité des cultivars à la photopériode varie d'un groupe de maturité à l'autre.
- ✓ Simple Phenology Algorithm (SPA) prédit bien la durée des stades phénologiques.
- ✓ SPA peut être paramétré à l'aide d'expériences contrôlées ou de données de terrain.
- ✓ L'algorithme mis au point peut être appliqué à des espèces autres que le soja.

Chapitre 3. Phénotyper la réponse à la contrainte hydrique de processus écophysiologiques chez le soja

3.1. Objectifs

Dans le Chapitre 1, nous avons identifié, à partir d'une analyse de la littérature, les contraintes abiotiques majeures qui impactent le développement, la croissance et le rendement du soja. La sécheresse à partir de la floraison et durant le remplissage des gousses étant le facteur limitant majeur du rendement du soja, en particulier dans le sud de l'Europe. Le Chapitre 2 nous a permis de caractériser et prévoir la phénologie de différents cultivars dans des conditions photopériodiques et thermiques variées. Afin de prévoir la performance de la culture dans des situations hydriques variés, il s'avère nécessaire de caractériser la réponse au déficit hydrique de cultivars actuellement cultivés en Europe. Ce chapitre traitera tout particulièrement du phénotypage de processus majeurs que sont l'expansion foliaire, la transpiration, l'activité photosynthétique et la sénescence foliaire en réponse à un dessèchement progressif du sol (**Figure 13**).

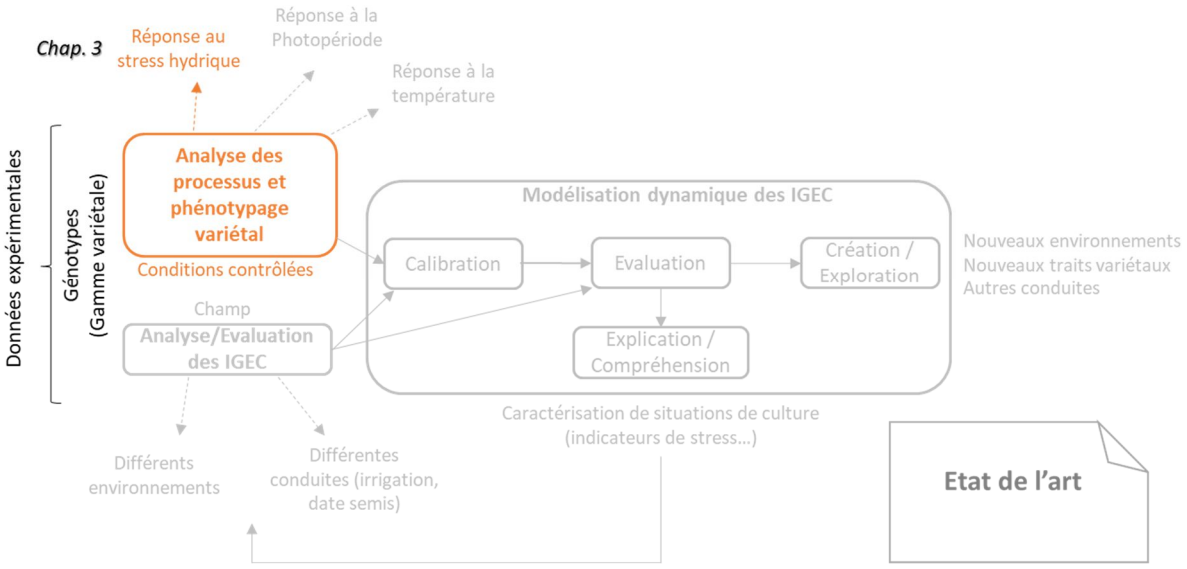


Figure 13 : Objectifs et démarche du Chapitre 3 dans le cadre de la thèse.

L'objectif de ce chapitre est de caractériser les seuils de réponse de ces processus à la fraction d'eau transpirable du sol (FTSW) pour des plantes en pot cultivées sur une plateforme extérieure ; le suivi gravimétrique et l'irrigation des pots étant assurés par un robot (Heliaphen – INRA Toulouse). Ce phénotypage vise également à mettre en évidence des différences de fonctionnement entre les cultivars communément cultivés en Europe, avec des « types » plus tolérants que d'autres au stress hydrique. Nous chercherons aussi à tester des méthodes de phénotypage simplifiées de ces seuils de réponses qui pourraient par la suite être utiles aux sélectionneurs et autres acteurs de la filière. Un autre intérêt de la caractérisation de la réponse

de ces processus au déficit hydrique est de renseigner le modèle de culture STICS pour faciliter sa calibration, ainsi que pour mieux rendre compte de différences variétales.

3.2. Seuils de régulation de processus écophysiologiques à un déficit hydrique du sol chez le soja : différences variétales et indicateurs pour le phénotypage

3.2.1. Introduction

La sécheresse est un facteur majeur de limitation du rendement du soja dans le Monde (Souza et al., 2013) et également dans le Sud de l'Europe (Merrien, 1994). Cette limitation du rendement du soja par l'eau est d'autant plus accentuée aujourd'hui avec les effets du changement climatique sur les précipitations et la demande climatique dans de nombreuses régions (Battisti et al., 2017b; Pardo et al., 2015; Sentelhas et al., 2015; Zipper et al., 2016). Les projections de changement des conditions climatiques en Europe dépendent principalement de la latitude. Ainsi, le Nord rencontrera une augmentation générale des températures et des précipitations. La partie Sud et plus particulièrement la zone méditerranéenne fera face à des vagues de chaleurs plus fréquentes, une augmentation générale des températures et une diminution des précipitations, en particulier sur la période de culture du soja entre avril et septembre (Masson-Delmotte et al., 2018; Rojas et al., 2019). En France, les deux principaux bassins de production du soja se trouvent dans le Sud-Ouest de la France, où des variétés de GM I à II sont cultivées en irrigué et dans l'Est où des variétés précoces de GM 000 à 00 sont cultivées sans irrigation.

Différentes stratégies culturales peuvent être mises en place pour limiter l'impact du déficit hydrique sur les performances du soja (Fang and Xiong, 2015). La période de la floraison constituant, avec la phase de remplissage des gousses, une période critique dans l'alimentation en eau du soja (Mingeau, 1975; Montoya et al., 2017), comme pour les principales légumineuses à graines (Farooq et al., 2017). Maury et al. (2015) ont testé des dates de semis plus précoces avec pour objectif de décaler le cycle de la culture par rapport aux épisodes de stress hydriques de fin de cycle. Cette stratégie « d'esquive » de la sècheresse peut reposer également sur le choix de génotypes de groupes de maturité plus précoces comme cela est envisagé pour de nombreuses cultures à graines. Certains génotypes de soja peuvent aussi « éviter » - ou être plus « tolérants » à - une altération de l'état hydrique de la plante (King et al., 2009; Mutava et al., 2015) grâce à des densités racinaires plus importantes (Battisti and Sentelhas, 2017) ou encore des réponses stomatiques variées (Chowdhury et al., 2016). La conduite de l'irrigation contribue à l'évitement du stress hydrique aux périodes les plus sensibles du cycle cultural. Les modèles dynamiques de cultures sont des outils aujourd'hui incontournables pour comprendre et prévoir le comportement de cultivars de soja dans des environnements diversement contraints par l'eau, par ailleurs fluctuants et incertains. A partir d'une modélisation physiologique du développement, de la croissance et du rendement des cultures, ces derniers permettent de calculer des facteurs de stress affectant les différents processus physiologiques à un pas de temps journalier en fonction des caractéristiques de ces mêmes cultivars. Le « stress hydrique » est souvent formalisé sous forme de facteurs variant entre 0 (stress maximal) et 1 (absence de stress) qui s'appliquent de façon multiplicative au processus physiologique considéré pour en diminuer l'efficacité (Brisson et al., 2003).

Le stress hydrique impacte les principaux processus physiologiques associés à la croissance de la plante, comme l'expansion et division cellulaire, l'ouverture stomatique et la photosynthèse (Hsiao, 1973). Chez le soja, l'impact du déficit hydrique sur les principaux processus physiologiques a été largement étudié outre Atlantique, à partir de méthodologies basées sur un dessèchement progressif du sol et/ou une augmentation de la demande évaporative. La caractérisation de la contrainte hydrique repose généralement sur deux méthodes : 1- quantifier la quantité d'eau disponible dans le sol, en calculant la FTSW (Fraction of Transpirable Soil Water) (Sinclair, 2005; Sinclair and Ludlow, 1986) ; 2- quantifier la demande évaporative, en calculant le déficit de pression de vapeur de l'air (VPD, Vapour Pressure Deficit) (Sadok and Sinclair, 2009). Dans les modèles dynamiques de cultures (i.e. STICS), le concept de FTSW est utilisé pour représenter l'eau disponible pour la plante et ainsi calculer la valeur du facteur de stress hydrique sur le processus considéré (Sadras, 1996). Les seuils de réponse des processus à la FTSW (FTSWt) sont déterminés à partir d'un contrôle gravimétrique de la teneur en eau du sol pour des plantes en pots cultivées en conditions contrôlées. Le principe est de comparer la réponse du processus physiologique mesuré sur une plante soumise à un dessèchement du sol à une plante témoin qui est irriguée chaque jour pour maintenir l'état hydrique du sol proche de la capacité au champ (FTSW ~ 80%). Ces expérimentations peuvent être conduites en serre (Earl, 2003; Sinclair, 1986) et en chambre de culture (King and Purcell, 2017), ce qui nécessite beaucoup de manutention et limite généralement le nombre de plantes étudiées. Une plate-forme extérieure spécifique à ce type d'expérimentation, Heliaphen, a été développée à l'INRA de Toulouse (Gosseau et al., 2018). Cette plate-forme bénéficie d'un suivi automatisé par robot qui pèse et irrigue les pots plusieurs fois par jour, permettant ainsi un meilleur suivi de la FTSW.

Une diminution de la FTSW impacte différents processus physiologiques, le seuil de sensibilité du processus à la contrainte hydrique (FTSWt) étant aussi dépendant du processus considéré. Chez la majorité des espèces, l'expansion tissulaire est impactée en premier (FTSWt ~ 0.56) suivie par les échanges gazeux (FTSWt ~ 0.40) via la réduction de conductance stomatique (Andrianasolo et al., 2016; Sadras and Milroy, 1996). Chez le soja, la transpiration semble être le premier processus impacté par le dessèchement du sol avec des valeurs de seuils de FTSWt variant en fonction des études et du type de design expérimental utilisé. La gamme de seuils pour des génotypes cultivés aux Etats-Unis s'étend donc de 0.33 à 0.53 pour la transpiration (Devi et al., 2014; King et al., 2009; Ray and Sinclair, 1998). Le second processus impacté serait la photosynthèse avec des valeurs FTSWt comprises entre 0.3 et 0.4. (R Serraj et al. (1999)). La fixation symbiotique a été plus étudiée et les seuils obtenus varient entre 0.1 et 0.5 (Devi et al., 2014; Serraj et al., 1999b; Sinclair et al., 2000). La fixation symbiotique de l'azote est le processus le plus sensible au dessèchement du sol (FTSWt ~0.5) comparativement à l'expansion foliaire et la photosynthèse (Sinclair, 1986), mais l'existence d'une large variabilité génétique a permis de sélectionner des génotypes tolérants (FTSWt ~0.11) (Sinclair et al., 2000). Vient ensuite l'expansion foliaire avec une valeur de seuil décrite par Liu et al. (2003) de 0.29. D'autres travaux suggèrent au contraire une sensibilité plus marquée de l'expansion foliaire du soja au déficit hydrique, comparativement à la photosynthèse (Boyer, 1970). La sénescence est le dernier processus affecté avec des seuils de réponse compris entre 0.18 et 0.26 (King et al., 2009). Les conditions expérimentales étant différentes selon les études avec

différents dispositifs (serre, chambre de culture) et différents cultivars, il s'avère difficile de comparer les seuils FTSWt pour ces différents processus chez le soja à partir de ces études disparates. Par ailleurs, les cultivars étudiés appartiennent à des groupes de maturité très tardifs (GM V à VIII, (Sinclair et al., 2000); GM de IV à IX, (Hufstetler et al., 2007) ; GM V, (King et al., 2009); GM V à VIII, (Devi et al., 2014)) par rapport à la gamme de maturité des cultivars européens. A notre connaissance, l'étude de la réponse de variétés de soja à ces quatre processus (expansion foliaire, transpiration, photosynthèse et sénescence) au dessèchement progressif du sol au cours d'une même expérimentation n'a pas été reportée dans la littérature.

La détermination de ces seuils de réponse au dessèchement du sol est capitale dans le cadre du paramétrage des cultivars de soja dans les modèles dynamiques de culture. En effet, un modèle sol-plante comme STICS (Brisson et al., 2003) calcule des fonctions de stress hydrique en fonction du volume d'eau transpirable du sol et de caractéristiques spécifiques telles que la densité racinaire et des valeurs de potentiel foliaire affectant la turgescence, la sénescence des feuilles ou l'ouverture stomatique. La calibration de ces seuils dans les modèles est nécessaire pour prédire le comportement des cultivars dans leur environnement en utilisant par ailleurs des données climatiques et édaphiques (Casadebaig et al., 2011).

Certains indicateurs ont également été utilisés pour caractériser la réponse des processus au déficit hydrique, et ainsi faciliter le phénotypage pour la tolérance à la sécheresse. La discrimination isotopique du carbone durant la photosynthèse de type C3 (CID, Carbon Isotope Discrimination) a été largement utilisée pour estimer l'efficience de la transpiration à l'échelle de la feuille (TE Transpiration efficiency = photosynthesis/transpiration) et ainsi améliorer l'efficience d'utilisation de l'eau (WUE) de diverses espèces cultivées (Barbour et al., 2010; Richards et al., 2002). En revanche, cet indicateur n'a pas permis de révéler des différences génotypiques de TE à l'échelle foliaire chez le soja, en raison de différences de conductance du mésophylle pour le CO2 au sein des lignées analysées (Bunce, 2016). Même si l'efficience de la transpiration à l'échelle de la plante entière (biomasse/transpiration) est un trait fortement corrélé à la tolérance à la sècheresse chez le soja, d'autres recherches devraient être effectuées pour déterminer si la CID peut être utilisée comme indicateur de la TE pour le soja (Peirone et al., 2018). La surface foliaire spécifique (SLA) est également un bon indicateur des effets du déficit hydrique sur les processus de croissance. Ainsi, un déficit hydrique réduisant la vitesse d'expansion de manière plus marquée que la photosynthèse conduit à une réduction du SLA (Tardieu et al., 1999b). La SLA, corrélée à l'expansion foliaire, a tendance à rester élevée pour les plantes tolérantes au stress alors qu'elle diminue pour les plantes stressées (Chowdhury et al., 2016; Tardieu et al., 1999a). Une corrélation négative est par ailleurs reportée entre SLA et efficience de la transpiration (Wright et al., 1994)(Farooq et al., 2010) et permet de mettre en évidence des différences génotypiques (Liu and Stützel, 2004). A notre connaissance, l'utilisation de la SLA et du CID comme indicateurs du seuil de régulation (FTSWt) de l'expansion foliaire et/ou de la photosynthèse n'a pas été reportée dans la littérature pour le soja.

Dans cette étude nous avons choisi d'étudier la réponse de quatre processus physiologiques à un dessèchement progressif du sol pour des cultivars de soja appartenant à des groupes de maturité « précoces » (000 à II) au regard de la diversité mondiale. L'objectif est double : (i) caractériser les seuils de réponse de l'élongation foliaire, de la transpiration, de l'activité photosynthétique et de la sénescence pour calibrer des types variétaux précoces dans les modèles dynamiques de culture ; (ii) évaluer les traits CID et SLA en tant qu'indicateurs de ces seuils de réponse afin de faciliter le phénotypage variétal ultérieurement. Pour ce faire, deux années d'expérimentations ont été conduites en 2017 et 2018 sur la plateforme extérieure de phénotypage de plantes en pots Heliaphen de l'INRA de Toulouse (Gosseau et al., 2018) avec 6 cultivars représentatifs de la gamme de maturité des cultivars européens. La contrainte hydrique ayant été appliquée à partir de la floraison (R1), cette période constitue, avec la phase de remplissage des gousses (R5-R7), une période critique dans l'alimentation en eau du soja (Mingeau, 1975; Montoya et al., 2017).

3.2.2. **Matériel et méthodes**

3.2.2.1. Matériel végétal et conditions de croissance

Deux expériences en pots ont été réalisées sur la plate-forme de phénotypage extérieure Heliaphen à la station INRA d'Auzeville (43°31'41.8 "N, 1°29'58.6 "E) en 2017 (EXP1) et 2018 (EXP2). Ces expériences ont porté sur 6 cultivars de soja cultivés en Europe appartenant à des groupes de maturité plus ou moins précoces (000 à II). Leurs caractéristiques sont présentées dans le **Tableau 5**. Les graines ont été mises à germer dans des boîtes de Pétri puis ont été semées dans une serre à une température moyenne de 20°C. Ensuite, les plantules les plus vigoureuses ont été transplantées au stade VC (1ère feuilles unifoliées déployées) sur la plate-forme Heliaphen dans des pots individuels remplis de 15 L de substrat de rempotage P.A.M.2 (Proveen distribué par Soprimex, Chateaurenard, Bouches-du-Rhône, France) et 125 g d'engrais à libération prolongée (Osmocote Exact High K 5-6M, ICL Specialty fertilizers, distribué par Agri Garonne, Castelginest, Haute-Garonne, France). Les graines ont été semées à trois dates dans l'EXP1 : 27 mars (CVs Santana, Ecudor, Blancas), 31 mars (CVs ES Pallador, Isidor) et 4 avril (CV Sultana) et deux dates dans l'EXP2 : 9 et 19 mars pour les 6 cultivars. Cette procédure de transplantation a été décidée afin de synchroniser l'apparition du stade R1 pour tous les cultivars. Tous les pots ont été recouverts d'une couche de 3 mm de silicone au niveau du collet pour limiter l'évaporation du sol et les ramifications des plantes ont été taillées afin de ne conserver que la tige principale. Les plantes ont été irriguées au niveau de leurs besoins dans les deux expériences avant l'initialisation du déficit hydrique.

La température maximale et minimale, l'humidité relative et le rayonnement global ont été enregistrés sur la plate-forme pour EXP1 et EXP2 et la demande évaporative a été estimée en calculant le déficit de pression de vapeur (VPD) selon Tetens (1930).

Tableau 5 : Caractéristiques des cultivars étudiés.

Cultivar	Breeder	Maturity Group	Growth type	Leaf type
SULTANA	RAGT 2N	000	indeterminate	pointed-oval
ES PALLADOR	EURALIS SEMENCES	I	indeterminate	lanceolate
ISIDOR	EURALIS SEMENCES	I	semi-determinate	big round leaves
SANTANA	RAGT 2N	I/II	indeterminate	rounded-oval
BLANCAS	CAUSSADE SEMENCES	II	indeterminate	rounded-oval
ECUDOR	EURALIS SEMENCES	II	indeterminate	big round leaves

3.2.2.2. Gestion du déficit en eau

Après avoir atteint le début de la floraison (stade R1, selon Fehr and Caviness, 1977), c'est à dire environ 30 jours après la transplantation (stade VC) dans les EXP1 et EXP2, les pots ont été appariés en traitements non irrigués/irrigués. Les couples irrigués/non irrigués ont été répartis au hasard sur la plate-forme, et les répétitions ont été regroupées en cinq blocs, correspondant au final à 60 pots pour chacune des deux expérimentations. La **Figure 14** présente un couple en fin d'expérimentation, pour les deux conduites hydriques (CV Santana).



Figure 14 : Photographie d'un couple du cultivar Santana en fin d'expérimentation sur la plate-forme Heliaphen en 2018 (EXP2). Le pot irrigué se trouve à gauche et le non-irrigué à droite.

Tous les pots ont été irrigués jusqu'à saturation du sol la veille de l'initialisation de l'expérimentation. Les plantes irriguées et non irriguées ont été pesées trois à quatre fois par jour par le robot Heliaphen (**Figure 15**) pour estimer la transpiration quotidienne.



Figure 15: Photographie du robot de la plateforme Heliaphen en train de peser et d'irriguer un pot de tournesol.

Les plantes irriguées ont été arrosées à chaque pesée par le robot jusqu'à la capacité de rétention d'eau du sol (0 à 1300 mL, selon la demande évaporative quotidienne et la consommation d'eau). L'évaporation du sol a été prise en compte et estimée selon Marchand et al. (2013). Les plantes ont été protégées des précipitations à l'aide d'un système de bâches étanches amovibles. Les couples de plantes irriguées/non irriguées ont été récoltés lorsque la fraction d'eau transpirable du sol (FTSW) de la plante stressée atteignait 0,1 entre 44 et 65 jours après transplantation selon l'expérimentation.

3.2.2.3. Mesures et calculs

Certaines mesures et calculs ont été effectués sur tous les cultivars alors que d'autres n'ont été effectués que sur 2 cultivars pour limiter le temps de travail nécessaire à ces mesures. Les cultivars retenus l'ont été en fonction de leur réponse au stress hydrique au champ en 2017. Les détails sont présentés dans le **Tableau 6**.

Tableau 6 : Résumé des mesures effectuées par cultivar, leur fréquence et leurs méthodes.

	Plant level			**Leaf level**			**Mature leaf**
Processus and traits	Daily transpiration	Specific Leaf Area (SLA)	Total leaf area	Leaf area, Expansion, Senescence	Ponctual transpiration	Net photosynthesis	^{13}C discrimination (CID)
Frequency	3 x / day	End of experiment	Every 2 days	Every 2 days	2 x / week	2 x / week	End of experiment
Method	Weighting by robot	Planimeter & scale	L x l[1], counting	L x l, counting	Gaz exchange - Li-cor 6400		Isotopic analysis
Cultivars	ES Pallador, Santana						
	Isidor, Blancas, Ecudor, Sultana			-			

(1) Longueur et largeur de la foliole principale de la feuille

3.2.2.3.1. Surface foliaire, expansion foliaire, sénescence et surface spécifique foliaire (SLA)

3.2.2.3.1.1. Surface foliaire

La largeur (l) et la longueur (L) de chaque foliole principale des feuilles trifoliées ont été mesurées tous les deux jours. La surface foliaire individuelle (SFi) a été estimée à partir de :

$$SFi = li \times Li \times Cc$$

Avec C_c le coefficient de forme de la feuille pour le cultivar c.

A la fin de l'expérience, le coefficient de forme des feuilles du cultivar a été estimé en régressant linéairement les surfaces totales des feuilles (trifoliées et unifoliées) mesurée avec un planimètre (LiCor LI-3100) aux valeurs l x L de la foliole principale (Bakhshandeh et al., 2010). Les données obtenues ainsi que la qualité d'ajustement sont présentées dans le **Tableau 7**. La surface foliaire de la plante SF a été calculée en cumulant les surfaces foliaires individuelles (SFi) de cette plante selon l'équation suivante :

$$SF = \sum_{i=1}^{n} SFi$$

Avec n le nombre total de feuilles de la plante.

Tableau 7 : Coefficients de forme (Cc) des feuilles pour EXP1 et EXP2

	EXP1		**EXP2**	
Cultivar	Cc	R^2	Cc	R^2
Blancas	2.03	0.97	1.94	0.98
Ecudor	2.02	0.91	1.93	0.98
ES Pallador	2.04	0.96	2.00	0.97
Isidor	1.91	0.79	1.90	0.91
Santana	1.91	0.96	1.86	0.98
Sultana	1.81	0.96	1.77	0.95

3.2.2.3.1.2. Expansion foliaire

L'expansion des feuilles au niveau de la plante entière (LE) a été calculée comme la différence de la surface foliaire verte (SFv) entre deux jours consécutifs. L'expansion foliaire normalisée au niveau de la plante entière (NLE) a été calculée comme le rapport entre les valeurs non irriguées (stress) et irriguées (control). Une feuille a été classée comme sénescente lorsqu'au moins 50 % de sa surface était jaune ou brune.

$$LE = SF_{vj} - SF_{vj-1}$$

$$NLE = \frac{LE_{stress}}{LE_{control}}$$

3.2.2.3.1.3. Sénescence

Une feuille a été considérée comme sénescente lorsque plus de 50 % de sa surface était jaune ou brune (plus d'activité photosynthétique). La surface sénescente de la plante a donc été calculée en sommant les surfaces foliaires individuelles SFi (calculées précédemment) des feuilles concernées selon l'équation suivante.

$$SS = \sum_{i=1}^{ns} SFi$$

Avec ns le nombre de feuilles sénescentes de la plante.

Un pourcentage de sénescence de la plante a été calculé de manière dynamique afin de permettre le calcul de la sénescence normalisée (NSP) par le rapport entre les valeurs non irriguées et irriguées. Cette valeur a été soustraite à 1 pour permettre l'application ultérieure du modèle présenté dans l'Equation 1.

$$\%S = \frac{SS}{SF}$$

$$NSP = 1 - \frac{\%S_{stress}}{\%S_{control}}$$

3.2.2.3.1.4. Surface foliaire spécifique

La surface foliaire spécifique (SLA, en $cm^2.g^{-1}$) a été déterminée à l'échelle de la plante entière ainsi que pour les feuilles matures après la récolte en divisant la surface foliaire par sa masse sèche déterminée après 48 heures de séchage dans une étuve à 80°C. Les feuilles matures étaient les plus jeunes feuilles de chaque plante ayant arrêté leur croissance depuis 3 mesures successives de L x l.

3.2.2.3.2. Transpiration – échelle feuille

La transpiration ponctuelle au niveau d'une seule feuille (TL mmol $H_2O.m^{-2}.s^{-1}$) a été mesurée pendant 2-3 minutes en utilisant un système portable d'échange gazeux (Li-Cor 6400, Li-Cor Inc, Lincoln, NE, USA) sur deux cultivars (CVs Santana et ES Pallador) tous les deux ou trois jours. Les mesures ont été effectuées sur une feuille de référence complètement déployée considérée comme "mature", c'est-à-dire la plus jeune feuille ayant atteint sa taille maximale. Les mesures ont été effectuées de 12h00 à 14h00 dans les EXP1 et EXP2 jusqu'à la fin de l'expérimentation. Pour mieux comparer la réponse de la transpiration au déficit hydrique entre les cultivars, nous avons calculé un indicateur normalisé de la transpiration foliaire (taux de transpiration normalisé au niveau de la feuille unique - NTL) qui correspond au ratio des valeurs de transpiration des feuilles (TL) entre plantes non irriguées et irriguées.

$$NTL = \frac{TL_{stress}}{TL_{control}}$$

3.2.2.3.3. Photosynthèse nette – échelle feuille

La photosynthèse nette foliaire (PA, mmol $CO_2.m^{-2}.s^{-1}$) de la feuille "mature" a été mesurée avec le dispositif Li-Cor 6400. Les mesures ont été effectuées sous éclairement saturant (PPFD ~1500 $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$). La concentration de dioxyde de carbone était de 400 $\mu mol.mol^{-1}$. Comme pour la transpiration foliaire, la photosynthèse foliaire nette a été convertie en un rapport normalisé entre l'activité photosynthétique nette des plantes non irriguées et irriguées (activité photosynthétique normalisée au niveau feuilles, NPA).

$$NPA = \frac{PA_{sstress}}{PA_{control}}$$

3.2.2.3.4. Transpiration journalière de la plante entière

La transpiration de la plante entière a été estimée à partir de mesures quotidiennes de la masse des pots et de la surface foliaire, selon la méthode de Casadebaig et al. (2008) développée pour le tournesol. Lorsqu'une feuille présentait une sénescence supérieure à 50 % (jaunissement ou brunissement), sa surface était soustraite de la mesure quotidienne de la surface foliaire. La transpiration de l'ensemble de la plante (TP, $kg.m^{-2}.jour^{-1}$) a été obtenue en divisant la perte journalière d'eau (WL) par la surface foliaire de la plante (SF). Les valeurs de transpiration des plantes ont été normalisées (taux de transpiration normalisé au niveau de la plante entière, NTP) par le rapport entre les valeurs non irriguées et irriguées

$$TP_j = \frac{WL_j}{SF_j}$$

$$NTP = \frac{TP_{stress}}{TP_{irr}}$$

3.2.2.3.5. Déficit hydrique du sol imposé à la plante

La FTSW (fraction de l'eau transpirable du sol) a été utilisée comme indicateur du déficit en eau du sol imposé à la plante (Sinclair, 2005). La FTSW a été calculée à partir de la masse quotidienne du pot non irrigué (masse pot j), de la masse du pot à saturation en eau (masse pot sc) et de la masse du pot lorsque la transpiration au niveau de la feuille du pot non irrigué était inférieure à 10% du témoin du même couple (NTL < 10% ; masse du pot 10%), de telle sorte que :

$$FTSWj = \frac{masse\ pot\ j - masse\ pot\ 10\%}{masse\ pot\ sc - masse\ pot\ 10\%}$$

3.2.2.4. Discrimination des isotopes de carbone (CID)

La discrimination des isotopes de carbone (CID) fait référence au ratio des isotopes de carbone $^{13}C/^{12}C$ dans la matière végétale par rapport au même ratio dans l'atmosphère. Ces analyses ont été réalisées après la récolte des plantes en fin d'expérimentation. Pour ce faire, les échantillons de feuilles utilisés pour les mesures de SLA ont été broyés. Des sous-échantillons de 3 mg ont été pesés et placés dans des capsules (Elemental Microanalysis, Okehampton, UK) puis analysés à l'aide d'un spectromètre de masse à flux continu à faible rapport isotopique à la plate-forme des isotopes stables SHIVA (Université de Toulouse, France). La composition isotopique du carbone a été calculée en référence à un standard international (PDB, Bélemnite de Pee Dee) et le CID a été estimé selon Farquhar et al. (1989).

$$CID = (\delta air\ -\ \delta plant)/(1 + \delta\text{plant}/1000)$$

où δair est la composition ^{13}C du CO_2 atmosphérique qui est supposée être -8.0‰

3.2.2.5. Modélisation de la réponse de l'expansion foliaire, de la sénescence, de la transpiration, et de la photosynthèse au dessèchement progressif du sol

Les réponses de l'expansion foliaire, de la transpiration, de la photosynthèse et de la sénescence à la FTSW ont été ajustées avec deux versions modifiées du modèle de Casadebaig et al (2008) : **Equation 1** pour l'expansion foliaire et sénescence et **Equation 2** pour les deux autres processus.

Equation 1 :

$$y = \frac{2}{1 + exp(a \times FTSW)} - 1$$

Equation 2 :

$$y = \frac{1}{1 + 4.5 \times exp(a \times FTSW)}$$

Où y correspond au processus physiologique (c'est-à-dire NLE, NS, NTL, NPA, ou NTP) et « a » correspond au paramètre du modèle décrivant la forme de la réponse du processus physiologique à la FTSW.

Plus « a » augmente, plus le processus modélisé diminue à une FTSW élevée. Les ajustements ont été effectués avec le logiciel R version 3.3 (R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria) en utilisant la régression *nls* (nonlinear least square). L'ajustement a été contraint en bornant la valeur maximum du coefficient « a » de manière à obtenir un seuil de réponse FTSWt compris entre 0 et 1. Afin de faciliter l'ajustement du modèle, un point [1 ;1] a été ajouté à tous les processus. L'intérêt de ces deux modifications est de contraindre l'ajustement avec des valeurs de paramètres biologiquement acceptables. La qualité de l'ajustement a été évaluée en calculant la RMSE (Root Mean Square Error) et la SEp (Standard Error of prediction). Les valeurs de « a » ont été comparées entre les cultivars à l'aide d'un test HSD de Tukey.

Les valeurs de FTSW seuils (FTSWt), c'est-à-dire les valeurs de FTSW pour lesquelles le processus étudié commence à diminuer, ont été calculées à partir des équations 1 et 2 selon le processus considéré, en supposant que le FTSWt a été atteint lorsque les variables normalisées maximales ont été réduites de 5 %. Ce seuil a été choisi pour estimer le moment où les processus commencent à être influencés par le déficit hydrique. Des valeurs FTSWt élevées sont interprétées comme une plus grande "sensibilité" d'un processus donné au dessèchement du sol (Andrianasolo et al., 2016).

3.2.2.6. Statistiques

Les données de SLA et CID ont été traitées par analyse de variance à deux facteurs (génotype et déficit hydrique) puis classées à l'aide d'un test Student Newman-Keuls au seuil de $P<0.001$ grâce au logiciel R version 3.3 (R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria). Les corrélations entre processus ont été réalisées à l'aide d'un modèle linéaire et caractérisées par leur coefficient de détermination R^2. Les pentes de ces corrélations ont été comparées à l'aide d'une ANCOVA puis classées avec un test HSD de Tukey. Les valeurs non comprises dans l'intervalle « moyenne plus ou moins trois fois l'écart-type » ont été considérées comme aberrantes et retirées de l'ensemble de données. Les valeurs des paramètres de réponse « a » (cf. **Equations 1 et 2**) ont été comparées entre les cultivars à l'aide d'un test HSD de Tukey.

3.2.3. **Résultats**

3.2.3.1. Deux dynamiques de dessèchement du sol dépendantes des conditions climatiques

Les deux expérimentations ont connu des conditions climatiques différentes, entraînant des durées différentes d'exposition à la contrainte hydrique depuis l'arrêt de l'irrigation (stade R1) jusqu'à la fin de l'expérimentation (FTSW < 0.1). L'expérimentation en 2017 (EXP1) présentait des conditions plutôt chaudes et une durée de contrainte de 21 jours. En 2018 (EXP2), l'arrêt de l'irrigation a commencé plus tôt, fin mai, et les conditions froides et humides de l'année ont conduit à une durée de contrainte de 37 jours (**Tableau 8**).

Tableau 8: Dates et durées des périodes de la contrainte hydrique (début = arrêt irrigation au stade R1 et fin = FTSW <0.1) pour les expérimentations EXP1 et EXP2.

Expérimentation	Début	Fin	Durée
EXP1	2017-06-06	2017-06-23	17 jours
EXP2	2018-05-29	2018-07-05	37 jours

Les valeurs journalières du VPD (vapour pressure deficit) rencontrées dans l'EXP2 sont globalement plus faibles que dans l'EXP1, particulièrement au début de l'expérimentation où les valeurs oscillaient entre 0.2 et 0.7 KPa (**Figure 16**). Les valeurs moyennes des deux années (1.14 ± 0.48 kPa en 2017 et 0.90 ± 0.46 en 2018) ne sont pas significativement différentes mais la distribution des points l'est. En effet, l'EXP2 a présenté une dynamique similaire à l'EXP1 à partir du 20ème jour après l'arrêt de l'irrigation.

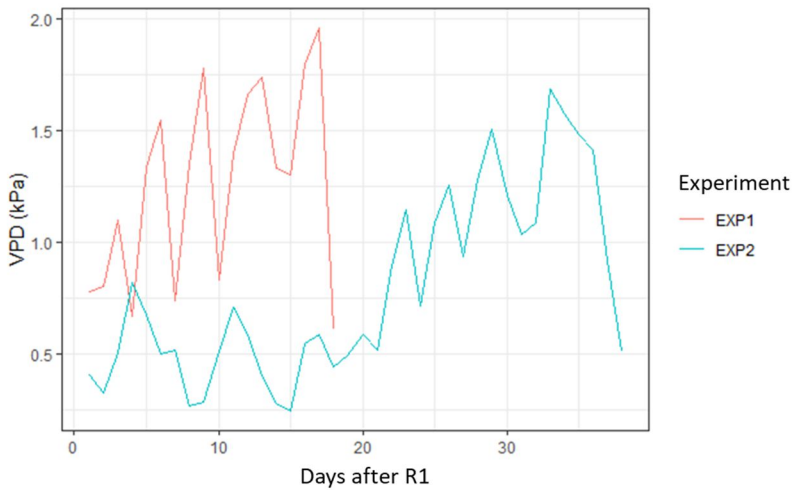


Figure 16: Valeurs moyennes journalières de VPD rencontrées au cours de la période de contrainte hydrique des expérimentations EXP1 (en rouge) et EXP2 (en bleu). EXP1 montre des valeurs de VPD supérieures et une durée d'expérimentation plus courte depuis le début de la contrainte hydrique au stade R1.

Ces différences de VPD entre les deux expérimentations ont contribué à un dessèchement moins rapide du sol dans l'EXP2, les deux expérimentations ayant atteint des niveaux similaires de dessèchement du sol en fin d'expérimentation (FTSW < 0.1). Les plantes ont été protégées des précipitations à l'aide d'un système de bâches étanches amovibles, mais ce système a été défaillant lors de journées fortement pluvieuses. Les dynamiques de FTSW des deux expérimentations sont présentées dans la **Figure 17**.

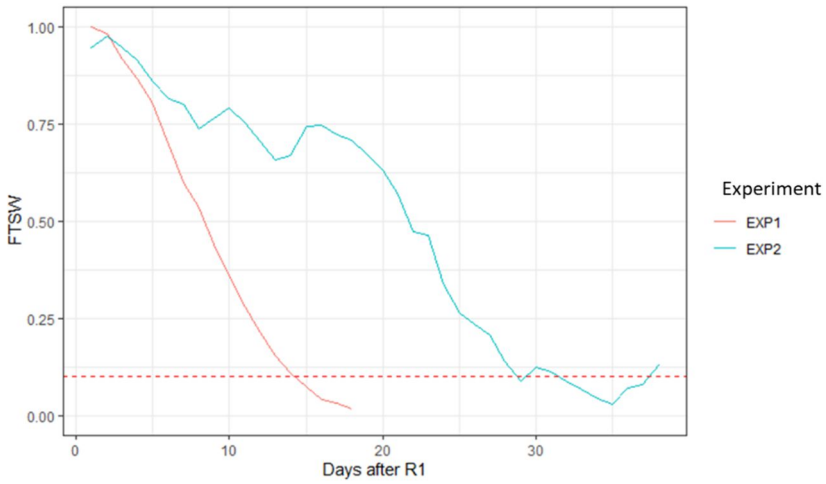


Figure 17: Représentation graphique des dynamiques de FTSW depuis le début de la contrainte hydrique (stade floraison – R1) pour les expérimentations EXP1 et EXP2. La limite « 0.1 » est reportée en pointillés rouges.

3.2.3.2. Taux de croissance, de transpiration et de photosynthèse des plantes irriguées et non irriguées (FTSW ~ 0.1)

Le **Tableau 9** présente les valeurs des variables observées (surface foliaire de la plante, transpiration au niveau plante et feuille, activité photosynthétique et pourcentage de sénescence) à la fin des deux expérimentations pour les plantes irriguées et non-irriguées. Les surfaces foliaires finales des plantes irriguées étaient comprises entre $1.61.10^5$ et $3.88.10^5$ mm² dans l'EXP1 et entre $1.50.10^5$ et $3\ .26.10^5$ mm² dans l'EXP2. Ces gammes de variations sur les 6 cultivars étaient similaires. En revanche, pour les plantes non irriguées, les valeurs étaient globalement plus faibles dans l'EXP1 avec une gamme de $1.1.10^5$ à $1.79.10^5$ mm² contre $1.48.10^5$ à $2.68.10^5$ mm² dans l'EXP2. Les pourcentages de sénescence ont présenté le même profil avec des gammes similaires entre les deux expérimentations pour les plantes irriguées. Les plantes non irriguées ont présenté un pourcentage de surface sénescente globalement plus élevé puisque les valeurs débutaient à 29.7 %. Par contre l'EXP2 montre une valeur maximale de 72.2 % contre 67.2 % pour EXP1. Les activités photosynthétiques ont été plus élevées pour les plantes irriguées dans les deux expérimentations avec des valeurs comprises entre 13.5 et 22.5 µmol $CO2.m^{-2}.s^{-1}$ pour EXP1 et 6.76 et 13.3 µmol $CO2.m^{-2}.s^{-1}$ pour EXP2. Cette activité a chuté pour les plantes non-irriguées, particulièrement dans l'EXP1 où elle a été comprise entre 0.48 et 2.31 µmol $CO2.m^{-2}.s^{-1}$. Dans l'EXP2, la gamme de variation était plus grande (entre 0.23 et 6.70 µmol $CO2.m^{-2}.s^{-1}$). La transpiration au niveau de la feuille « mature » (TL) a été plus importante qu'au niveau de la plante (TP) pour EXP1, pour les plantes irriguées seulement. TL a varié entre 5.83 et 9.46 mmol $H2O.m^{-2}.s^{-1}$ alors que TP variait entre 1.76 et 3.07 mmol $H2O.m^{-2}.s^{-1}$. Les différences sont moins flagrantes pour EXP2, mais l'inverse est observé. Les valeurs finales de TP étaient comprises entre 3.73 et 6.52 (mmol $H2O.m^{-2}.s^{-1}$) contre 2.52 et 4.64 (mmol $H2O.m^{-2}.s^{-1}$) pour TL. Les plantes non-irriguées présentaient des valeurs de transpiration beaucoup plus faibles au dernier jour de l'expérimentation, les gammes de variations étant similaires pour TL, entre 0.62 et 1.24 (mmol $H2O.m^{-2}.s^{-1}$) pour EXP1 et entre 0.51 et 1.77 (mmol $H2O.m^{-2}.s^{-1}$) pour EXP2. La transpiration journalière au niveau de la plante (TP) a montré des gammes de variation plus larges pour les deux expérimentations, soient 0.234 à 2.15 $kg.H2O.m^{-2}.j^{-1}$ pour EXP1et 0.629 à 2.94 $kg.H2O.m^{-2}.j^{-1}$ pour EXP2.

Tableau 9: Valeurs minimales et maximales des variables observées et calculées, au dernier jour des expérimentations (EXP1 et EXP2), tous cultivars confondus et pour les cultivars ES Pallador et Santana. Leaf area : surface foliaire de la plante (mm^2), TP : transpiration au niveau de la plante ($kg.H2O.m^{-2}.j^{-1}$), TL : transpiration au niveau de la feuille ($mmol\ H2O.m^{-2}.s^{-1}$), PA : activité photosynthétique au niveau de la feuille ($\mu mol\ CO2.m^{-2}.s^{-1}$), Sénescence : pourcentage de surface foliaire sénescente de la plante (%). Les valeurs moyennes des cultivars ES Pallador et Santana soulignées signifient que ces valeurs sont très proches ou égales à l'une des bornes (minimale ou maximale) de l'amplitude des cultivars.

	Leaf area		**TP**		**TL**		**PA**		**Senescence %**	
	Irrigated	Non-irr.	Irrigated	Non-irr.	Irrigated	Non-irr.	Irrigated	Non-irr.	Irrigated	Non-irr.
					EXP1					
All CVs (min;max)	($1.61.10^5$; $3.88.10^5$)	($1.1.10^5$; $1.79.10^5$)	(1.76; 3.07)	(0.234; 2.15)	(5.83; 9.46)	(0.62; 1.24)	(13.5; 22.5)	(0.48; 2.31)	(5.4; 29.9)	(29.7 ; 67.2)
ES Pallador	$3.16.10^5$	$1.6.10^5$	2.93	<u>0.574</u>	<u>9.46</u>	<u>0.62</u>	<u>22.5</u>	<u>0.48</u>	6.1	36.3
Santana	3.10^5	$1.36.10^5$	2.44	<u>0.748</u>	9.05	1.07	18.3	1.57	6.05	50.6
					EXP2					
All CVs (min;max)	($1.50.10^5$; $3.26.10^5$)	($1.48.10^5$; $2.68.10^5$)	(3.37; 6.52)	(0.629; 2.94)	(2.52; 4.76)	(0.51; 1.77)	(6.76; 13.3)	(0.23; 6.70)	(2.4; 23.2)	(8.7; 72.2)
ES Pallador	$2.61.10^5$	$2.27.10^5$	4.03	1.72	3.23	<u>0.51</u>	12.2	1.2	8.8	12.8
Santana	$2.87.10^5$	$1.94.10^5$	<u>3.37</u>	<u>0.629</u>	<u>4.76</u>	<u>0.51</u>	<u>13.3</u>	0.28	13.6	<u>72.2</u>

Le cultivar ES Pallador a montré plusieurs valeurs extrêmes dans l'EXP1. Il présentait ainsi une TP très élevée (2.93 kg. $H2O.m^{-2}.j^{-1}$) en condition irriguée et proche du minimum (0.574 kg. $H2O.m^{-2}.j^{-1}$) en condition non-irriguée. Le même profil a été mis en évidence pour la transpiration au niveau feuille (TL) et l'activité photosynthétique. Dans l'EXP1, ce cultivar a vu son fonctionnement très impacté par la contrainte hydrique. Santana n'a présenté de valeur extrême que pour TP en condition non-irriguée pour cette expérimentation. En revanche, Santana a montré des valeurs extrêmes dans l'EXP2. Quelle que soit la conduite hydrique, sa TP était la plus faible de tous les cultivars avec des valeurs de 3.37 et 0.629 $kg.H2O.m^{-2}.j^{-1}$ en conditions irriguées et non-irriguées respectivement. Comme pour l'ensemble des cultivars, la TL de ce cultivar a été impactée par le déficit hydrique puisque la valeur des plantes irriguées était de 4.76 $mmol\ H2O.m^{-2}.s^{-1}$ contre 0.51 en non-irrigué. L'activité photosynthétique a montré le même profil avec une valeur plus faible en non-irrigué (0.28 $\mu mol\ CO2\ m^{-2}.s^{-1}$) qu'en irrigué (13.3 $\mu mol\ CO2.m^{-2}.s^{-1}1$). Santana est également le cultivar qui présente un pourcentage de surface sénescente le plus élevé en condition non-irriguée, 50.6 et 72.2 % dans l'EXP1 et EXP2, respectivement. Pour les différents cultivars, les valeurs de TL des plantes non irriguées sont approximativement égales à 10% des valeurs des plantes témoins en fin d'expérimentation pour EXP1 et EXP2

L'analyse de variance des valeurs finales de ces processus, en combinant les deux années d'expérimentation EXP1 et EXP2 est présentée dans le **Tableau 10**. L'effet de l'expérimentation est faiblement significatif pour ce qui concerne les surfaces foliaires et le pourcentage de sénescence, avec respectivement $p < 0.05$ et $p > 1$. En revanche, cet effet est très significatif pour les processus intégrés sur des échelles temporelles plus réduites comme la transpiration (TL et TP) et l'activité photosynthétique (PA) avec $p < 0.001$. Pour tous les processus étudiés, les effets du traitement (irrigué, non-irrigué), du cultivar, et de l'interaction cultivar x traitement sont très significatifs au seuil $p < 0.001$.

Tableau 10: Analyses de variances des valeurs finales de surface foliaire et surface sénescente (a), transpiration au niveau plante (b), transpiration et activité photosynthétique au niveau feuille (c) pour les deux expérimentations EXP1 et EXP2 combinées. La transpiration et la photosynthèse ont été mesurées pour les cultivars ES Pallador et Santana; les autres variables ont été déterminées sur les 6 cultivars : Blancas, Ecudor, ES Pallador, Isidor, Santana et Sultana.

a	**Leaf Area**						**Senescent area**					
	Df	**SS**	**MS**	**F-value**	**P-value**		**Df**	**SS**	**MS**	**F-value**	**P-value**	
Cultivar	5	1.41E+11	2.83E+10	14.378	6.21E-10	***	5	1.27E+11	2.54E+10	23.432	3.11E-14	***
Treatment	1	3.04E+11	3.04E+11	154.551	< 2.00E-16	***	1	1.33E+11	1.33E+11	122.663	< 2.00E-16	***
Experiment	1	8.25E+09	8.25E+09	4.197	4.39E-02	*	1	2.86E+09	2.86E+09	2.646	0.11	
Cultivar:Treatment	5	1.36E+11	2.72E+10	13.834	1.23E-09	***	5	1.29E+11	2.58E+10	23.883	2.02E-14	***
Residuals	77	1.51E+11	1.97E+09				77	8.33E+10	1.08E+09			

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

b	**Plant-level transpiration**					
	Df	**SS**	**MS**	**F-value**	**P-value**	
Cultivar	5	3.57E-05	7.13E-06	26.939	1.44E-15	***
Treatment	1	1.16E-04	1.16E-04	438.664	< 2.00E-16	***
Experiment	1	3.94E-05	3.94E-05	148.9	< 2.00E-16	***
Cultivar:Treatment	5	6.59E-06	1.32E-06	4.979	5.36E-04	***
Residuals	76					

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

c	**Leaf-level photosynthesis**						**Leaf-level transpiration**					
	Df	**SS**	**MS**	**F-value**	**P-value**		**Df**	**SS**	**MS**	**F-value**	**P-value**	
Cultivar	3	536.3	178.8	11.983	2.54E-06	***	3	86.4	28.8	12.721	1.28E-06	***
Treatment	1	2281.8	2281.8	152.945	< 2.00E-16	***	1	348.6	348.6	153.95	< 2.00E-16	***
Experiment	1	380.9	380.9	25.53	3.88E-06	***	1	180.7	180.7	79.807	7.39E-13	***
Cultivar:Treatment	3	507.7	169.2	11.344	4.64E-06	***	3	65.8	21.9	9.684	2.34E-05	***
Residuals	64	954.8	14.9				64	144.9	2.3			

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

3.2.3.3. Seuils de réponse de l'expansion foliaire (NLE), de la transpiration (NTP, NTL) et de la photosynthèse NPA au dessèchement du sol

3.2.3.3.1. Au niveau de la plante : NLE et NTP

Le **Tableau 11** présente les réponses de l'expansion foliaire (NLE - a) et de la transpiration (NTP - b) à la FTSW pour les deux années d'expérimentation.

Tableau 11: Valeurs des paramètres du modèle *nls* pour NLE (a) et NTP (b), pour les deux années d'expérimentation. Le seuil de réponse FTSWt a été calculé pour une réduction de 5% du processus. Les groupes ont été déterminés à l'aide du test Tukey HSD.

(a) NLE	**EXP1**					**EXP2**				
	a	se	RMSE	FTSWt	Group	a	se	RMSE	FTSWt	Group
Santana	-10.10	1.97	0.26	0.36	a	-8.03	0.87	0.21	0.46	a
Ecudor	-8.52	2.05	0.22	0.43	ab	-7.60	1.20	0.26	0.48	a
Blancas	-7.00	1.28	0.20	0.52	ab	-6.33	0.42	0.15	0.58	a
ES Pallador	-5.30	0.87	0.25	0.69	b	-5.88	0.53	0.23	0.62	a
Isidor	-5.30	0.90	0.36	0.69	b	-5.30	1.33	0.44	0.69	a
Sultana	-5.30	0.84	0.26	0.69	b	-5.30	1.13	0.40	0.69	a

(b) NTP	**EXP1**					**EXP2**				
	a	se	RMSE	FTSWt	Group	a	se	RMSE	FTSWt	Group
Ecudor	-20.7	3.17	0.15	0.18	a	-6.1	1.38	0.37	0.6	a
Santana	-20.08	2.46	0.17	0.18	a	-8.23	1.4	0.27	0.45	a
Blancas	-16.74	1.5	0.08	0.22	a	-6.1	0.93	0.27	0.6	a
Isidor	-12.09	1.62	0.26	0.3	b	-8.49	1.84	0.3	0.43	a
ES Pallador	-8.77	0.65	0.1	0.42	c	-6.1	0.89	0.34	0.6	a
Sultana	-7.72	0.44	0.09	0.47	cd	-6.1	1.42	0.39	0.6	a

Le seuil de réponse (FTSWt) de l'expansion foliaire pour une réduction de 5% du processus a varié entre 0.36 pour le CV Santana et 0.69 pour les CVs Isidor et Sultana dans l'EXP1. Dans l'EXP2, ces valeurs étaient comprises entre 0.46 (Santana) et 0.69 (Isidor et Sultana). Même si la gamme de variation était plus faible dans EXP2, ne présentant aucune différence significative selon le test Tukey HSD, le classement des cultivars est resté identique. Le seuil de réponse de la transpiration au niveau de la plante a varié entre 0.18 (CVs Ecudor et Santana) et 0.47 (CV Sultana) dans l'EXP1 et entre 0.43 (CV Isidor) et 0.60 (CVs Blancas, Ecudor, ES Pallador, Sultana) dans l'EXP2. Comme pour le processus d'élongation foliaire, les différences génotypiques ont pu être mises en évidence dans EXP1 grâce au test Tukey HSD mais pas dans EXP2.

La **Figure 18** montre les dynamiques de NLE et NTP pour les deux cultivars ES Pallador et Santana. Dans EXP1, les processus sont impactés pour des FTSW plus faibles pour Santana que pour ES Pallador, avec des valeurs de 0.36 et 0.18 pour NLE et NTP respectivement. ES Pallador réagit plus tôt au cours du dessèchement avec des valeurs FTSWt de 0.69 et 0.42 pour NLE et NTP. Dans EXP2, les deux processus physiologiques ont été impactés pour des FTSW similaires mais avec une différence selon les 2 cultivars : autour de 0.45 pour Santana et de 0.65 pour ES Pallador.

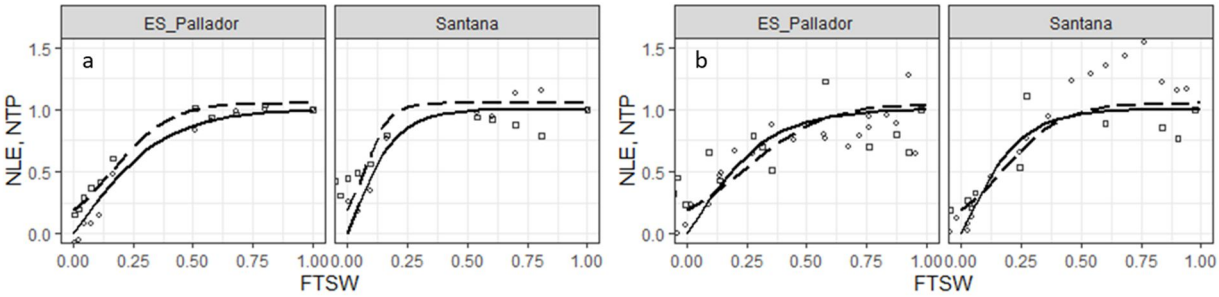


Figure 18: Représentation graphique des réponses de l'expansion foliaire (NLE – carrés et ligne pleine) et de la transpiration (NTP – ronds et pointillés longs) à la FTSW pour EXP1 (a) et EXP2 (b).

3.2.3.3.2. Au niveau de la feuille : NTL et NPA

Le **Tableau 12** présente les seuils de réponse FTSWt de l'activité photosynthétique (a) et de la transpiration (b) au niveau de la feuille pour les cultivars ES Pallador et Santana. La transpiration (NTL) et l'activité photosynthétique (NPA) ont été mesurées ponctuellement sur la feuille définie comme « mature ». Les seuils de régulation de NPA et NTL ont été similaires pour le CV ES Pallador dans EXP1 avec une valeur de 0.60. Dans cette expérimentation, Santana a montré un seuil plus élevé pour NTL (0.60) que pour NPA (0.47). Dans EXP2, les valeurs des seuils étaient similaires pour les deux processus étudiés (NPA et NTL) et les deux cultivars (Santana et ES Pallador). Par ailleurs, les valeurs FTSWt de NTL étaient supérieures à NTP (Transpiration au niveau de la plante) pour ces deux génotypes.

Tableau 12: Valeurs des paramètres du modèle *nls* et des seuils de réponse (FTSWt) de NPA (a) et NTL (b) pour une diminution du niveau du processus de 5%. Les groupes ont été déterminés à l'aide du test Tukey HSD.

(a) NPA	EXP1					EXP2				
Cultivar	**a**	**se**	**rmse**	**FTSWt**	**Group**	**a**	**se**	**rmse**	**FTSWt**	**Group**
ES_Pallador	-6.10	1.69	0.28	0.60	a	-6.10	1.27	0.37	0.60	a
Santana	-7.76	1.82	0.15	0.47	b	-6.15	0.70	0.12	0.60	a

(b) NTL	EXP1					EXP2				
Cultivar	**a**	**se**	**rmse**	**FTSWt**	**Group**	**a**	**se**	**rmse**	**FTSWt**	**Group**
ES_Pallador	-6.10	1.45	0.24	0.60	a	-6.10	1.32	0.39	0.60	a
Santana	-6.10	1.30	0.25	0.60	a	-6.10	0.53	0.09	0.60	a

La corrélation des processus NTL et NPA a été représentée dans la **Figure 19** pour les deux cultivars étudiés. Ceci confirme les valeurs du Tableau 8 avec des R^2 de 0.95 et 0.96 pour Santana et ES Pallador respectivement dans l'EXP1 et 0.77 et 0.93 dans l'EXP2 respectivement.

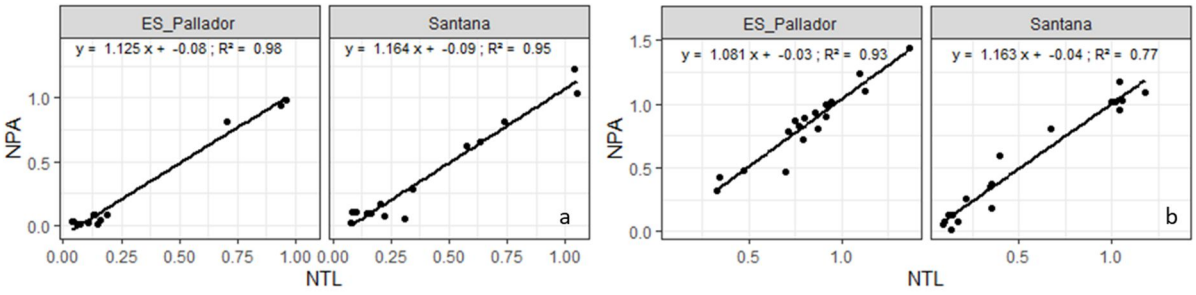


Figure 19: Pentes et R^2 des corrélations entre NPA et NTL pour EXP1 et EXP2.

3.2.3.3.3. Réponse de la sénescence

Le **Tableau 13** présente les seuils de réponse FTSWt de la sénescence au niveau de la plante pour les 6 cultivars étudiés. Ce seuil a varié entre 0.08 et 0.25 pour EXP1 et entre 0.13 et 0.28 dans EXP2. Le cultivar Santana a montré un seuil FTSWt similaire au cours des deux années d'expérimentation avec des valeurs de 0.18 et 0.21 pour EXP1 et EXP2 respectivement. ES Pallador a quant à lui montré une variation puisqu'il présentait un seuil de 0.08 dans EXP1 et de 0.28 dans EXP2.

Tableau 13: Valeurs des paramètres du modèle *nls* et des seuils de réponse (FTSWt) de NSP (sénescence) pour une diminution du niveau du processus de 5%. Les groupes ont été déterminés à l'aide du test Tukey HSD.

NSP	EXP1					EXP2				
Cultivar	**a**	**se**	**rmse**	**FTSWt**	**Group**	**a**	**se**	**rmse**	**FTSWt**	**Group**
Sultana	-36.04	3.93	0.12	0.10	a	-27.91	4.22	0.21	0.13	a
Ecudor	-14.77	7.30	0.57	0.25	ab	-19.23	4.13	0.32	0.19	a
Isidor	-122.78	43.59	0.13	0.03	ab	-25.19	10.27	0.44	0.15	a
Santana	-19.93	5.92	0.45	0.18	b	-17.51	3.89	0.40	0.21	a
ES_Pallador	-43.87	8.48	0.27	0.08	b	-12.97	2.68	0.43	0.28	a
Blancas	-43.91	10.35	0.35	0.08	b	-22.98	4.35	0.34	0.16	a

3.2.3.4. Surface foliaire spécifique (SLA) et discrimination isotopique du carbone (CID) des plantes témoins et contraintes (FTSW ~ 0.1)

3.2.3.4.1. Indicateur SLA de l'expansion foliaire

L'analyse de variance réalisée sur les valeurs de surface foliaire spécifique (SLA) à l'échelle de la plante montre un effet très significatif du traitement hydrique et du cultivar au seuil $p<0.001$ (**Tableau 14**). L'interaction entre conduite hydrique et cultivar est peu significative ($p<0.05$).

Tableau 14: Analyse de variance des valeurs de SLA plante entière pour EXP1 et EXP2.

	EXP1					EXP2				
	Df	**SS**	**MS**	**F-value**	**P-value**	**Df**	**SS**	**MS**	**F-value**	**P-value**
Cultivar	5	14760	2952	6.21	0.00017 ***	5	30786	6157	43.4	6.33e-16 ***
Treatment	1	44893	44893	94.44	7.99e-13 ***	1	4481	4481	31.59	1.22e-06 ***
Cultivar:Treatment	5	7513	1503	3.161	0.01533 *	5	1440	288	2.03	0.0929 .
Residuals	47	22342	475			44	6242	142		
Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1										

Le **Tableau 15** présente les valeurs de SLA des 6 cultivars étudiés, pour chaque conduite hydrique. Le classement des cultivars s'est révélé identique pour les deux expérimentations concernant les plantes « irriguées », avec des valeurs de 85.4 à 130.1 $cm^2.g^{-1}$ dans l'EXP1 et 74.4 à 140.7 $cm^2.g^{-1}$ dans l'EXP2. Pour les plantes « non-irriguées », le classement interannuel est également conservé, sauf pour CV Isidor. Les gammes de valeurs des plantes « non-irriguées » étaient comprises entre 31.4 et 86.2 $cm^2.g^{-1}$ dans EXP1 et 80.9 et 158.6 $cm^2.g^{-1}$ dans EXP2.

Tableau 15: Valeurs de SLA et classement par le test SNK au seuil $p < 0.05$ des modalités « Irriguées » (a) et « Non-irriguées » (b) pour EXP1 et EXP2.

(a) Irrigués

	EXP1			EXP2	
Cultivar	**SLA**	**Groups**	**Cultivar**	**SLA**	**Groups**
Blancas	130.1	a	Ecudor	140.7	a
Ecudor	123.2	ab	Blancas	127.4	ab
Santana	120.5	ab	Santana	117.9	bc
ES_Pallador	111.9	b	ES_Pallador	106	c
Isidor	108.6	b	Isidor	104.1	c
Sultana	85.4	c	Sultana	74.9	d

(b) Non irrigués

	EXP1			EXP2	
Cultivar	**SLA**	**Groups**	**Cultivar**	**SLA**	**Groups**
Ecudor	86.2	a	Ecudor	158.6	a
Isidor	85.2	a	Santana	152.5	a
Santana	68.4	a	Blancas	151.7	a
Blancas	38.8	a	ES_Pallador	123.2	b
ES_Pallador	34.5	a	Isidor	111.5	b
Sultana	31.4	a	Sultana	80.9	c

La corrélation des valeurs de SLA au niveau de la plante avec les valeurs de seuils FTSWt pour le processus d'expansion foliaire (NLE) est représentée dans la **Figure 20** pour les plantes « irriguées ». Aucune différence significative n'a été relevée entre les pentes des deux années d'expérimentation après classement par le test Tukey HSD au seuil $p < 0.001$. Au cours de ces deux années d'expérimentation, les cultivars ont conservé des expansions similaires en condition « irriguée » (cf. **Tableau 15**). Par ailleurs, le SLA a diminué de concert avec l'augmentation du seuil de réponse FTSWt de l'expansion foliaire, sur les deux années d'expérimentation (avec des R^2 de 0.32 dans EXP1 et 0.44 dans EXP2).

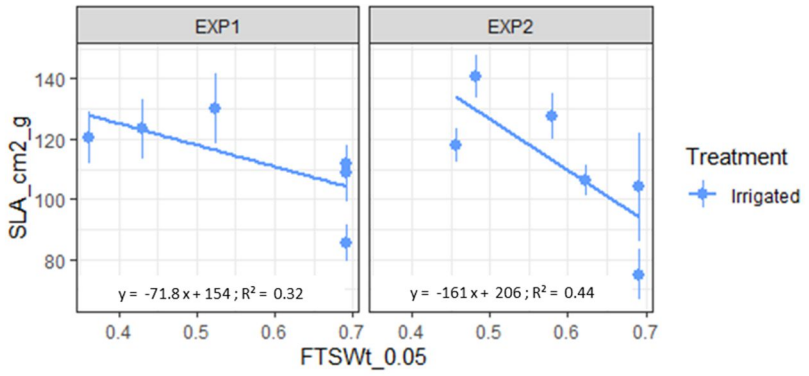


Figure 20: Représentation graphique de la corrélation des valeurs moyennes de la SLA au niveau plante par rapport aux valeurs moyennes du seuil de réponse FTSWt à l'expansion foliaire pour les plantes « irriguées ». La barre verticale représente l'écart-type de la moyenne (n=5).

3.2.3.4.2. Indicateur CID de l'efficience de l'utilisation de l'eau

L'analyse de variance de la discrimination du 13C des feuilles « matures » a montré un effet significatif du traitement hydrique, du cultivar et de leur interaction pour les deux expérimentations (**Tableau 16**) pour $0.001 < p < 0.01$.

Tableau 16: Analyse de variance des valeurs de CID « feuille mature » pour EXP1 et EXP2.

	EXP1					EXP2				
	Df	**SS**	**MS**	**F-value**	**P-value**	**Df**	**SS**	**MS**	**F-value**	**P-value**
Cultivar	5	10.42	1.736	4.545	0.000825 ***	5	31.42	6.285	13.73	4.38e-08 ***
Treatment	1	25.93	25.93	67.88	3.56e-11 ***	1	3.856	3.856	8.42	0.00578 **
Cultivar:Treatment	5	10.21	1.701	4.454	0.000966 ***	5	9.051	1.81	3.953	0.00478 **
Residuals	47	21.01	0.382			44	20.15	0.458		
Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1										

Le **Tableau 17** recense les valeurs de CID et le classement des génotypes par traitement hydrique et expérimentation. Les valeurs de CID des plantes « irriguées » ont été comprises entre 18.2 et 19.5 ‰ pour EXP1 et 18.8 et 21.3 ‰ pour EXP2. Les valeurs étaient sensiblement plus faibles en conditions « non-irriguées » avec des valeurs variant entre 16.9 et 18.8 ‰ pour EXP1 et entre 17.8 et 20.5 ‰ pour EXP2. Les cultivars Ecudor et Santana présentent les valeurs les plus élevées de CID cours des deux expérimentations pour la conduite « irriguée » et le CV Sultana présente la valeur la plus faible. Dans le cas des plantes « non-irriguées », Santana a conservé sa place en haut du classement au cours des deux années et c'est ES Pallador et Blancas qui se sont retrouvés à la dernière place, au cours des deux années également.

Tableau 17: Classement des génotypes par traitement (a – « irrigué » ; b – « non-irrigué »). Le classement a été réalisé sur la totalité des traitements avec un test SNK pour $p < 0.05$. Les valeurs présentant des lettres identiques ne sont pas différentes significativement.

(a)

EXP1			EXP2		
Cultivar	**CID**	**Groups**	**Cultivar**	**CID**	**Groups**
Isidor	19.53	a	Ecudor	21.33	a
Ecudor	19.26	a	Blancas	20.15	ab
Santana	18.99	ab	Santana	20.02	ab
ES_Pallador	18.99	ab	Isidor	19.82	b
Blancas	18.21	b	ES_Pallador	18.76	b
Sultana	18.19	b	Sultana	18.75	b

(b)

EXP1			EXP2		
Cultivar	**CID**	**Groups**	**Cultivar**	**CID**	**Groups**
Santana	18.75	a	Santana	20.52	a
Sultana	17.91	b	Ecudor	19.68	ab
Isidor	17.79	b	Isidor	19.66	ab
Ecudor	17.08	b	Sultana	18.92	bc
Blancas	16.92	c	Blancas	18.61	bc
ES_Pallador	16.86	c	ES_Pallador	17.83	c

La **Figure 21** représente les valeurs de CID des cultivars Santana et ES Pallador. Le cultivar ES Pallador a, au cours des deux années, montré une diminution significative du CID en réponse au dessèchement du sol. Le cultivar Santana a gardé des valeurs de CID identique quelles que soient les conditions hydriques. Il a cependant montré des valeurs plus élevées que le cultivar ES Pallador dans l'EXP2.

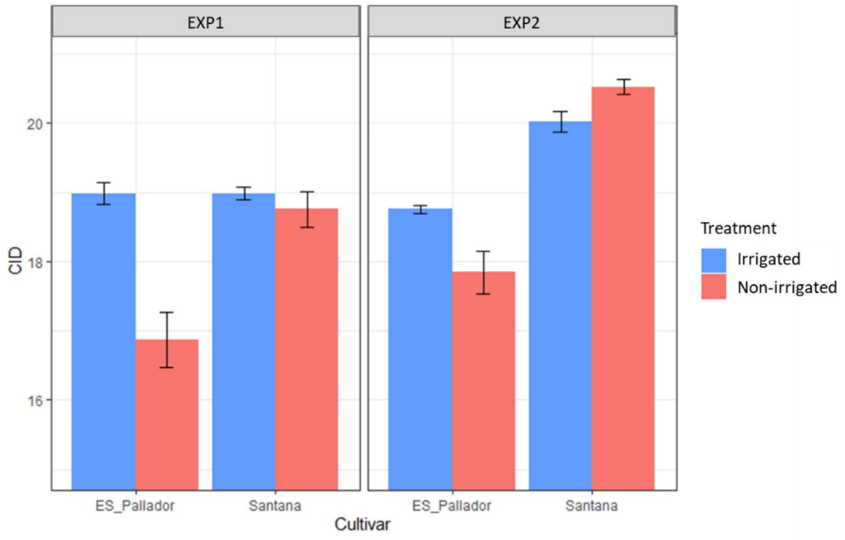


Figure 21: Représentation graphique des valeurs de CID des modalités « non irriguée » et « irriguée » pour les deux années d'expérimentation EXP1 (a) et EXP2 (b) pour les cultivars ES Pallador et Santana. La barre verticale représente l'écart-type de la moyenne (n=5).

3.2.4. **Discussion**

L'objectif de cette étude a été de réaliser un phénotypage simultané de la réponse de processus physiologiques majeurs (expansion foliaire, transpiration au niveau feuille et plante, activité photosynthétique, sénescence) au dessèchement progressif du sol et de caractériser les valeurs seuils de réponse (FTSWt) de ces processus pour des cultivars de soja représentatifs de la gamme de maturité des cultivars européens.

La mise en place d'une expérimentation de dessèchement progressif du sol de plantes en pot sur une plateforme extérieure n'a pas été rapportée sur soja à notre connaissance dans la littérature. Le phénotypage du soja sur cette plateforme « Heliaphen », qui a d'abord été conçue pour le tournesol (Gosseau et al., 2018), a nécessité quelques adaptations de la conduite de la culture. Citons par exemple la suppression, dès leur apparition, d'éventuelles ramifications sur la tige principale afin de réaliser un suivi fréquent et précis de la surface foliaire des plantes, bien que ce suivi nécessitait ~2 heures de travail à deux personnes pour 60 pots. Ce suivi de l'évolution de la surface foliaire a permis dans cette étude de tenir compte de son impact sur la transpiration au niveau de la plante. Dans la littérature, ce suivi est souvent destructif ou inexistant (Liu et al., 2005; Sinclair and Ludlow, 1986), ce qui entraîne une perte d'informations.

Les pots des 15 L, adaptés à la culture de tournesol et à la largeur de la pince du robot, présentaient une quantité totale d'eau transpirable un peu trop élevée (~ 9.5 L) pour permettre un dessèchement rapide du sol avec des plantes de soja au stade de la floraison. Cet excès d'eau disponible a particulièrement impacté l'EXP2 qui a présenté de faibles valeurs de VPD. En effet, pour le tournesol, il faut habituellement 15 jours pour mener à bien cette expérimentation sur la plateforme (Blanchet et al., 2018; Casadebaig et al., 2008; Gosseau et al., 2018), contre 17 et 37 jours en soja pour EXP1 et EXP2 respectivement. Ray and Sinclair (1998) ont montré que la taille de pots utilisée n'influait pas la valeur de seuil (FTSWt) obtenue, ni les FTSW calculées mais impactait la vitesse de dessèchement et la production de biomasse des plantes. En effet, le temps nécessaire pour atteindre une FTSW de 0.1, depuis l'initialisation du dessèchement, était de 15 jours pour des pots de 4.1 L et de plus de 20 jours pour les pots de 9.1 et 16.2 L avec du soja. Dans nos expérimentations, nous avons utilisé des pots de 15 L, ce qui correspond aux pots les plus volumineux de leur étude (16.2 L). Pour limiter la durée de nos expérimentations et ainsi optimiser le débit de phénotypage de ces processus dans le futur, il faudrait adapter un pot d'environ 4 L à l'intérieur du pot spécifique à la largeur d'ouverture des pinces du robot, et prévoir un apport d'eau si nécessaire pour contrôler la vitesse de dessèchement. Dans tous les cas, il est important de s'assurer que la dynamique de dessèchement du sol sur la plateforme de phénotypage soit comparable à la gamme des dynamiques observées au champ dans nos situations culturales (cf. Chapitre 5).

La sensibilité des processus étudiés au dessèchement du sol (valeurs FTSWt) est ordonnée comme reporté chez d'autres espèces comme le tournesol (Andrianasolo et al., 2016) avec en premier l'expansion foliaire (NLE), suivie par la transpiration (NTP) et enfin la sénescence (NSP). L'activité photosynthétique (NPA) et la transpiration au niveau de la feuille (NTL) présentant des valeurs de seuils de réponse similaires. L'expansion foliaire a obtenu des FTSWt compris entre 0.69 (CVs ES Pallador, Isidor, Sultana) et 0.36 (CV Santana). Nous avons calculé dans notre étude des seuils supérieurs à ce qu'avaient observé Liu et al. (2003) avec une valeur de 0.29 ; des valeurs de l'ordre de 0.3 à 0.4 ont été aussi reportées (Serraj et al., 1999a). Nous sommes dans la même gamme de valeurs que d'autres légumineuses telles que le pois-chiche (0.48 - Soltani et al., 2000) ou le pois fourrager (0.40 - Lecoeur and Sinclair, 1996). Ce seuil varie dans une gamme de 0.55 à 0.76 pour le tournesol (Casadebaig et al., 2008), 0.25 à 0.82 pour le coton (Sadras and Milroy, 1996) ; le soja se montre donc un peu moins sensible au dessèchement du sol pour ce processus comparativement à ces espèces. La transpiration au

niveau de la plante présente des valeurs FTSWt comprises entre 0.6 (CVs Sultana, Blancas, ES Pallador) et 0.18. (CVs Santana, Ecudor). Dans la littérature, le seuil FTSWt pour le processus NTP est compris entre 0.18 à 0.55 (Devi et al., 2014; Hufstetler et al., 2007; King et al., 2009; Ray and Sinclair, 1998; Sinclair et al., 2000) pour le soja. La gamme de variation variétale observée dans notre étude pour 6 cultivars « précoces » (GM 000 à II) est concordante avec les valeurs présentées ci-dessous, mais qui ont été déterminées sur des cultivars « tardifs » (GM V à IX). La réponse de l'expansion foliaire au dessèchement du sol ne semble pas être lié au GM du cultivar, comme cela a été déjà reporté dans la littérature pour les cultivars de GM supérieurs à V (Hufstetler et al., 2007). Soltani et al. (2000) ont obtenu des valeurs de FTSWt du processus NTP de 0.34 pour le pois chiche et Lecoeur and Sinclair (1996) des valeurs de 0.4 pour le pois fourrager. Les FTSWt du processus NTP sont plutôt comprises entre 0.35 et 0.43 pour le tournesol (Casadebaig et al., 2008), cette valeur pouvant varier en fonction de la phase phénologique (Andrianasolo et al., 2016). Les seuils de réponses FTSWt de l'activité photosynthétique (NPA) et de la transpiration (NTL) au niveau de la feuille se sont montrées très proches dans cette étude pour les deux génotypes étudiés : ES Pallador et Santana. Leurs valeurs de FTSWt étaient comprises entre 0.6 (CV ES Pallador) et 0.49 (CV Santana). Ces génotypes avaient été retenus pour leurs comportements contrastés en conditions expérimentales au champ, Santana ayant présenté une sénescence foliaire marquée en conditions limitantes en eau alors qu'ES Pallador avait encore des feuilles vertes. R Serraj et al. (1999) ont mis en évidence un seuil compris entre 0.3 et 0.4 pour l'activité photosynthétique chez le soja ; des valeurs de 0.4 ont été rapportées par (Sadras and Milroy, 1996). Nos valeurs sont plus proches de ce qui a été observé chez le tournesol, dont les FTSWt pour ces processus sont compris entre 0.38 et 0.63 pour NTL et entre 0.29 et 0.54 pour NPA (Andrianasolo et al., 2016).

La corrélation des valeurs individuelles des variables NTL et NPA suggère une limitation stomatique de la photosynthèse et non une limitation interne à la diffusion du $C0_2$. Par ailleurs les seuils FTSWt du processus NTL ont été supérieurs aux seuils NTP pour les deux cultivars étudiés. L'effet de la répartition des différents âges de feuilles sur la plante est à prendre en compte pour expliquer ce phénomène, comme cela a déjà été fait chez le tournesol (Andrianasolo et al., 2016). Le choix de la feuille mature a été fait en supposant que l'activité photosynthétique était la plus élevée sur celle-ci, mais le fonctionnement de la plante entière n'est pas représenté. Cependant, l'horaire de mesure de la transpiration au niveau de la feuille (NTL) a certainement fortement impacté ces valeurs puisque ces mesures ont été réalisées lorsque le soleil était au zénith, entre 12h et 14h. Le calcul de NTP a lui été intégré sur une période de 24h, qui peut présenter des variations de températures ou d'ensoleillement (passages de nuages, pluie). Par ailleurs, il est connu qu'une valeur de VPD élevée peut entraîner une surestimation du seuil de réponse à ce processus (Sadras and Milroy, 1996). Or, c'est exactement ce qui se produit à ce moment de la journée où les températures sont les plus élevées. Les valeurs de VPD pour les mesures ponctuelles étaient comprises entre 1.6 et 5.2 KPa dans l'EXP1 contre 0.9 et 4.2 KPa dans l'EXP2. Les valeurs moyennes de VPD n'ont en revanche pas dépassé 2 kPa dans l'EXP1 et 1.7 kPa dans l'EXP2. La littérature spécifique du soja montre cependant un ordre différent où la transpiration est impactée en premier (Devi et al., 2014; King et al., 2009), suivie par l'activité photosynthétique (Serraj et al., 1999a),

l'expansion foliaire (Liu et al., 2003) et la sénescence (King et al., 2009). A la différence de ces travaux, les différents processus ont été mesurés simultanément dans notre étude sur une plateforme de phénotypage avec deux expérimentations de dessèchement progressif du sol. La sensibilité de la sénescence au dessèchement du sol est en accord avec la littérature puisque c'est le dernier processus impacté avec des seuils compris entre 0.08 et 0.28. Ce processus est cependant plus complexe à appréhender puisqu'il nécessite que la plante subisse des niveaux de dessèchement du sol très marqués pour montrer des signes de sénescence, contrairement aux autres processus qui sont affectés sur une gamme plus large de FTSW (dès 0.7 pour les processus les plus sensibles). Le seuil de senescence a été déterminé ici en ajustant un modèle non linéaire sur la base du calcul d'un taux de senescence normalisé. Cette méthode présente l'avantage de fournir un seuil de réponse lié à la tension en eau du sol comme pour les autres processus étudiés, au-delà de ce qui est en général pratiqué par exemple une notation de gravité (King et al., 2009).

Les seuils FTSWt se sont montrés très variables selon le type de cultivar, en particulier pour NLE et NTP. Mais leurs valeurs ont également été liées aux différences climatiques entre les deux années d'expérimentation. L'EXP1 a subi de fortes températures pendant toute la durée de l'expérimentation, et un taux d'humidité faible, ce qui a entraîné une durée totale de suivi des plantes de 17 jours. L'EXP2 a duré un peu plus du double avec 37 jours. Cet allongement est dû aux conditions fraîches en début d'expérimentation, puis humides au cours de celle-ci, avec des pluies qui ont nécessité la mise en place d'une bâche sur les plantes. Ces deux années très différentes ont néanmoins permis de valider les réponses des cultivars aux processus étudiés puisque l'ordre a été conservé. La difficulté réside en 2018 à mettre en évidence des différences significatives entre les cultivars à cause de la plus grande variabilité des réponses. Les conditions climatiques de l'EXP1 ont facilité l'étude des processus de transpiration et de photosynthèse. L'expansion foliaire a également été impactée, et présente des seuils de réponse plus élevés dans l'EXP2, ce qui concorde avec les travaux de Devi et al. (2015). Le processus de sénescence par contre, a montré des réponses plus extrêmes dans l'EXP1 que dans l'EXP2, ce qui est certainement dû aux VPD plus faibles dans l'EXP2. Ces conditions de phénotypage en plateforme extérieure ont l'avantage de se rapprocher des conditions climatiques rencontrées par les plantes au champ (avec par exemple des variations importantes des conditions ambiantes au cours d'une même journée), mais conduisent à une plus forte variabilité au niveau des données observées nécessitant d'ajuster le dispositif expérimental à la puissance statistique souhaité.

Des « types » de fonctionnements ont pu être mis en évidence pour les cultivars : (i) Type 1 : l'expansion foliaire est rapidement impactée par une diminution de la FTSW avec une valeur seuil de 0.69, alors que la transpiration est plus tardivement affectée avec un FTSWt de 0.30 (CV Isidor) ; (ii) Type 2 : l'expansion foliaire et la transpiration sont impactées rapidement par une diminution de la FTSW. Les CVs ES Pallador et Sultana fonctionnent de cette manière avec un seuil FTSWt de 0.69 pour NLE et supérieur à 0.42 pour NTP. Ce type peut être nommé « conservateur » selon les travaux de Casadebaig et al. (2008) ; (iii) Type 3 : l'expansion foliaire et la transpiration sont impactées seulement aux valeurs faibles de FTSW. Le CV Santana se trouve dans cette catégorie avec un seuil FTSWt de 0.36 pour NLE et de 0.18 pour NTP. Ce

type peut être qualifié de « tolérant » puisqu'il maintient son expansion foliaire et sa transpiration malgré des contraintes hydriques élevées.

Parce que phénotyper la réponse à la FTSW de plusieurs cultivars nécessite des expérimentations en conditions contrôlées, qui peuvent être demandeuses en main d'œuvre, nous avons testé des indicateurs simplifiés que sont la mesure de la discrimination isotopique du carbone (CID) et de la surface foliaire spécifique (SLA), l'objectif étant de pouvoir *in fine* caractériser des seuils de réponse directement au champ. La CID a été largement utilisée pour caractériser l'efficience d'utilisation de l'eau (WUE) pour différentes cultures (Adiredjo et al., 2014; Akhter et al., 2008; Nageswara Rao et al., 1993). Dans cette étude nous avons essayé de corréler les valeurs de CID aux seuils FTSWt du processus de transpiration, sans succès. Les modes de fonctionnement des cultivars étudiés ont été confirmés et sont restés stables au cours des deux années selon cet indicateur. Le CV ES Pallador a ainsi montré des CID plus faibles en condition « non-irriguée » (16.9 pour EXP1 et 17.8 pour EXP2) par rapport à la condition « irriguée » (19.0 pour EXP1 et 18.8 pour EXP2), au cours des deux années d'expérimentation. Cette information peut être mise en parallèle avec la réponse de NTP qui diminuait pour des FTSW élevées (seuil autour de 0.6), et qui classait ce cultivar dans un type dit « conservateur ». Le CV Santana au contraire a présenté la même valeur de CID quel que soit le traitement hydrique avec des valeurs de 19.0 et 18.8 dans l'EXP1 et 20.0 et 20.5 dans l'EXP2 pour les conditions « irriguée » et « non-irriguée » respectivement. Cela illustre son type « performant » qui continue à transpirer malgré des FTSW faibles. Les cultivars Blancas et Ecudor ont eu un comportement similaire à celui d'ES Pallador, au cours des deux années d'expérimentation concernant la CID.

Wright et al. (1994) ont mis en évidence une relation entre CID et SLA, permettant ainsi d'approximer la WUE de cultivars à partir de la mesure de SLA uniquement. Dans cette étude nous avons testé une autre utilisation de la SLA en la corrélant aux seuils FTSWt de l'expansion foliaire. Un effet « seuil » a été mis en évidence, avec des valeurs de SLA décroissantes quand le seuil FTSWt augmente. Cela signifie qu'un cultivar qui régule son expansion foliaire à un niveau de dessèchement du sol élevé (type « conservateur ») aura tendance à avoir des feuilles plus épaisses ou plus denses. Bien que plusieurs travaux ont montré une variabilité génotypique à la fois pour le seuil FTSWt de l'expansion foliaire et pour SLA chez de nombreuses espèces cultivées, une corrélation significative entre ces deux traits n'a pas été rapportée dans la littérature à notre connaissance. Cet indicateur pourrait être utilisé sur des plantes au champ pour typer les stratégies des génotypes (« conservateur » ou « performant ») et ainsi facilitera grandement le phénotypage d'un plus grand nombre de génotypes par rapport à la mesure des surfaces foliaires en dynamique.

3.2.5. **Conclusion**

Ces deux années d'expérimentation en soja ont permis de tester la possibilité d'utiliser un dispositif de phénotypage en extérieur du stress hydrique, et d'en tirer des résultats encourageants en appliquant une méthodologie développée sur tournesol. Même si les conditions climatiques de ces deux années ont été très contrastées, ce type de dispositif a permis de révéler des comportements caractéristiques de certains cultivars. Par ailleurs, le trait SLA pourrait être un indicateur pertinent et pratique pour un phénotypage simplifié de la réponse des variétés du soja au stress hydrique. Enfin, les seuils FTSWt déterminés grâce à cette étude seront facilement utilisables en modélisation agronomique pour simuler l'effet du stress hydrique sur les différents processus étudiés, ainsi que pour renseigner dans les modèles de cultures les valeurs de paramètres génétiques pour les variétés cultivées en Europe.

3.3. Conclusions du chapitre et perspectives

Dans ce chapitre nous avons caractérisé les réponses de quatre processus clés (expansion foliaire, transpiration, activité photosynthétique et senescence foliaire) au dessèchement progressif du sol chez le soja. Cette caractérisation a été réalisée à l'aide de deux expérimentations (2017 et 2018) conduites sur la plateforme extérieure de culture de plantes en pot « Heliaphen » dont le suivi hydrique est effectué par un robot. Le phénotypage du soja n'avait été réalisé jusqu'à présent sur cette plateforme; plus généralement, le phénotypage de ces processus sur plateforme extérieure chez le soja n'a pas été reporté à notre connaissance dans la littérature.

Les résultats produits nous ont permis de valider l'ordination des seuils de réponse des processus au dessèchement du sol : 1. expansion foliaire, 2. transpiration / activité photosynthétique, 3. sénescence foliaire. Les valeurs de seuils de réponse se sont montrées significativement différentes en fonction des cultivars étudiés et nous avons pu mettre en évidence trois « types » de comportements hydriques: (i) Type 1 : l'expansion foliaire est rapidement impactée par une diminution de la FTSW alors que la transpiration est plus tardivement affectée; (ii) Type 2 « conservateur » : l'expansion foliaire et la transpiration sont impactées rapidement par une diminution de la FTSW ; (iii) Type 3 « performant » : l'expansion foliaire et la transpiration ne sont impactées que pour des valeurs faibles de FTSW.

Les traits CID et SLA testés dans ce chapitre constituent des indicateurs supplémentaires pour estimer la réponse des cultivars au stress hydrique, en particulier la SLA ayant montré un lien étroit avec le seuil de réponse de l'élongation foliaire au dessèchement du sol.

Les objectifs de caractérisation et de test d'indicateurs permettant un phénotypage simplifié sont validés. L'évaluation de la sensibilité des processus au déficit hydrique sera utile à la calibration du modèle de culture STICS (par exemple sur la base d'une sensibilité plus élevée de l'expansion foliaire au déficit hydrique par rapport à la transpiration) avec à terme la possibilité d'une calibration « variétale » pour représenter les types hydriques identifiés.

A retenir

- ✓ Les quatre processus étudiés présentent une sensibilité différente au dessèchement du sol, ils sont ainsi ordonnés par sensibilité décroissante: 1 - expansion foliaire, 2 - transpiration-activité photosynthétique et 3 - senescence foliaire.
- ✓ Différents « types » hydriques de cultivars ont été mis en évidence en réponse au dessèchement du sol: « conservateur » et « performant ».
- ✓ Le classement des cultivars est conservé malgré les différences de dynamiques de dessèchement du sol entre années expérimentales.
- ✓ Pour un phénotypage variétal « rapide », la surface foliaire spécifique (SLA) pourrait être un indicateur du seuil de réponse de l'élongation foliaire au dessèchement du sol

Chapitre 4. Calibrer et évaluer un modèle de culture pour le soja à des fins de diagnostic et de prédiction

4.1. Objectifs et démarche

Dans les trois premiers chapitres nous avons réalisé l'état des lieux des connaissances sur le soja, sur sa réponse aux facteurs abiotiques et sur la modélisation appliquée à cette culture. Dans le Chapitre 2, nous avons développé, calibré et évalué un algorithme de phénologie, qui s'apparente à ce qui a été décrit précédemment comme un modèle agro-climatique. Dans ce Chapitre, nous augmenterons la complexité de la modélisation en utilisant le modèle de culture générique STICS (**Figure 22)** à des fins de diagnostic agronomique et de prédiction des performances.

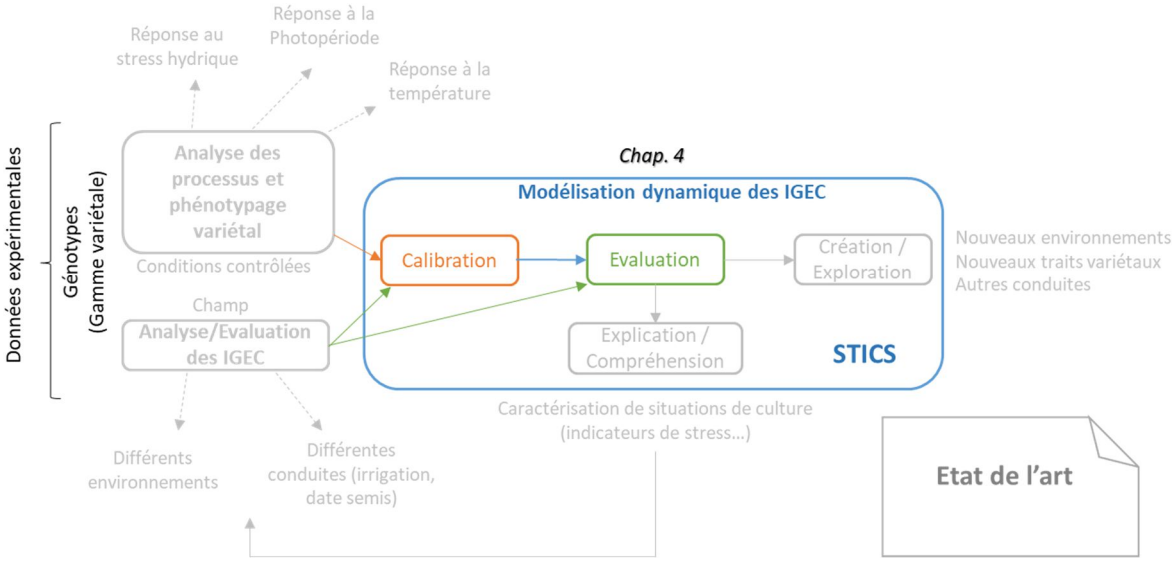


Figure 22 : Objectifs et démarche du Chapitre 4 dans le cadre de la thèse.

Pour calibrer le modèle STICS, nous utiliserons les données produites au cours de différentes expérimentations et des données issues de la littérature. Les données produites et présentées dans les Chapitres 2 et 3 seront ainsi directement utilisées comme paramètres d'entrée du modèle. Nous disposons également d'une base de données « champ », recensant des expérimentations du Sud-Ouest de la France (2010-2014) issues du projet Sojamip et de la station d'Auzeville qui ont été conduites au cours de la thèse (2017-18). Ces données « champ », séparées en bases de calibration et d'évaluation, permettront d'estimer les paramètres non renseignés et indispensables pour représenter correctement la culture du soja (et sa déclinaison variétale) dans différentes conditions pédoclimatiques. Une fois le modèle calibré et évalué, nous mettrons en évidence les relations entre les conditions environnementales (i.e. disponibilité hydrique, température) et les performances de la culture de soja.

4.2. Calibration et évaluation du modèle STICS pour le soja pour une large gamme de groupes de précocité sous différentes conduites et pédoclimats

4.2.1. Introduction

La France et plus généralement l'Union Européenne sont fortement dépendantes des importations de protéines pour la nutrition animale. Ce sont ainsi près de 40 millions de tonnes de soja qui s'échangent chaque année entre les Amériques (USA, Brésil, Argentine) et l'UE28 (FAOSTAT, 2018b). Cette situation est fortement liée à la mise en place du plan Marshall après la Seconde Guerre Mondiale qui a entraîné la spécialisation de ces deux continents, l'Europe produisant des céréales et l'Amérique des oléo-protéagineux (Magrini et al., 2016). L'impact de cette spécialisation n'est pas seulement économique, mais pose aussi question en terme de traçabilité, le soja produit en Amérique étant majoritairement transgénique (OGM). Par ailleurs, la production de soja au Brésil est de plus en plus controversée puisqu'elle entraîne la destruction de la forêt amazonienne pour accéder à des surfaces cultivables de plus en plus grandes (Fehlenberg et al., 2017; Richards et al., 2012). Cultiver du soja localement en France et en Europe permettrait de limiter ces effets délétères tout en maîtrisant la qualité des productions, même si pour l'instant les 2 millions de tonnes produits sont encore loin de couvrir les besoins. L'engouement de l'Europe pour l'agroécologie présente une très bonne opportunité pour accompagner le développement de cette culture. En effet, le soja est une légumineuse qui nécessite peu d'intrants puisqu'elle est capable d'utiliser l'azote atmosphérique via la fixation symbiotique, qu'elle est peu sensible aux maladies et insectes et qu'elle peut être cultivée en agriculture biologique (Terres Inovia, 2017). La politique agricole commune (PAC) européenne accompagne la culture des légumineuses à l'aide de « plans protéines » réguliers (Magrini et al., 2016). Une charte « Soja de France » a également été mise en place fin 2018 par les acteurs de la filière afin d'accompagner le développement de cette culture en améliorant le conseil et les infrastructures de stockage ou de transformation (Terres Univia, 2018a).

Cependant, des freins technologiques au développement du soja subsistent. Ils sont principalement liés à la méconnaissance des performances et du comportement des variétés actuelles dans les différents environnements français. Par ailleurs, les performances du soja sont très fortement impactées par la contrainte hydrique (Merrien, 1994; Specht et al., 1999). Pour répondre à cette problématique plusieurs stratégies pourraient être testées (1) l'évitement – en éliminant le stress par une irrigation pilotée, (2) l'esquive – en décalant le cycle (précocité ou date de semis) pour que le stress n'impacte pas les performances (Maury et al., 2015), (3) la tolérance – en choisissant des variétés qui supportent un niveau de stress hydrique plus élevé (Battisti et al., 2017b). Tester ces combinaisons dans un grand nombre d'environnements serait le meilleur moyen de comprendre finement les interactions qu'il peut y avoir entre variété, conduite et environnement et d'aider ainsi à mieux choisir les couples variété (ou groupe de maturité) - conduite (i.e. date de semis) par zone climatique, type de sol ou disponibilité en eau pour l'irrigation.

Conduire des expérimentations est extrêmement coûteux en temps et en argent (Anothai et al., 2008). Il est par ailleurs très difficile de suivre toutes les dynamiques d'eau ou d'azote dans le sol et la plante, les dynamiques de surface foliaire ou de biomasse par exemple. Les modèles de culture sont des outils précieux pour compléter les expérimentations au champ puisqu'ils permettent de représenter ces différentes dynamiques, le plus souvent à un pas de temps journalier, tout en intégrant le calcul d'indices de stress (eau, azote, température) qui permettent de diagnostiquer les conditions environnementales limitantes pour différentes conduites et variétés (Chapman, 2008; Vadez and Kholova, 2013). Les modèles de culture permettent également de modifier de manière virtuelle des phénotypes variétaux tels que la profondeur d'enracinement ou la réponse au stress hydrique pour évaluer et proposer des idéotypes adaptés à des environnements et conduites définis (Battisti and Sentelhas, 2017).

Le modèle de culture STICS est un modèle sol-plante généraliste et générique (Brisson et al., 1998, 2002, 2009) qui a déjà montré son intérêt dans le diagnostic de conditions environnementales (Launay et Guerif, 2005), le test d'hypothèses théoriques (Brisson et al., 2004; Strullu et al., 2014), l'aide à la décision (Bergez et al., 2012) ou le test de nouveaux systèmes de culture (Tribouillois et al., 2018).

Une étape de calibration rigoureuse est nécessaire, dans des conditions expérimentales françaises proches de celles pour lesquelles on veut pouvoir utiliser le modèle pour effectuer un diagnostic des situations *a posteriori* ou simuler de nouvelles conduites de culture. A ce jour, la culture de soja a été calibrée dans STICS à partir de données canadiennes ciblant des variétés très précoces (Jégo et al., 2010) et les paramètres de base des variétés tardives proposés pour le soja datent des années 2000 (Brisson et al., 2003; Burger, 2001). Il semblait donc nécessaire d'actualiser les connaissances des variétés et leur calibration dans STICS avec des données issues d'expérimentations françaises et pour des variétés actuelles.

Les objectifs de cette étude ont été : (1) de calibrer le modèle STICS pour représenter convenablement les performances des variétés pour des environnements et des conduites culturales contrastées, (2) d'évaluer la qualité de prédiction du modèle sur un jeu de données indépendant, (3) de mettre en évidence les situations permettant au soja d'exprimer tout son potentiel ou au contraire celles qui étaient limitantes en tenant compte des stress calculés par le modèle et des caractéristiques variétales. L'hypothèse pour ce dernier point est que les formalismes de STICS permettent de représenter les interactions entre la plante et son environnement de façon suffisamment pertinente et précise pour expliquer les performances observées (rendement, biomasse, fixation symbiotique (en particulier)). Afin de répondre à ces objectifs, des expérimentations au champ ont été conduites dans le Sud-Ouest de la France de 2010 à 2018 en agriculture conventionnelle. Les données recueillies étaient adaptées à la calibration et à l'évaluation du modèle STICS pour des variétés de soja très précoces à tardives avec des conduites contrastées. La base de données ainsi obtenues a été divisée en deux pour obtenir une base dédiée à la calibration et l'autre à l'évaluation indépendante du modèle. Enfin le modèle calibré a été utilisé pour faire du diagnostic des stress rencontrés au champ.

4.2.2. **Matériel et méthodes**

4.2.2.1. Le modèle STICS

4.2.2.1.1. Fonctionnement général

Le modèle STICS est un modèle de culture qui peut simuler les dynamiques d'eau, d'azote et de carbone du système sol-plante, à un pas de temps journalier sous l'effet du sol, du climat et des pratiques agricoles. Il est possible de l'utiliser sur une saison culturale, pour une succession de cultures ou encore en interculture. Pour simuler les conditions environnementales, il nécessite des données climatiques journalières (températures mini et maxi, précipitations, rayonnement solaire, humidité relative et la vitesse du vent) et des caractéristiques de sol par horizon (notamment granulométrie, densité apparente, profondeur, humidité à la capacité au champ et au point de flétrissement) avec une représentation de type « réservoir ». Pour la partie plante, STICS différencie les organes aériens et souterrains. Les parties dites « vertes » (photosynthétiquement actives) sont principalement impactées par la température et le rayonnement (intensité et durée) alors que les racines, interfacées avec la matrice du sol, dépendent de l'eau disponible, de la température, de la densité apparente du sol et des concentrations d'azote de la solution du sol de l'horizon dans lequel elles se trouvent. L'une des forces de STICS réside dans sa généricité, c'est-à-dire l'utilisation des mêmes formalismes pour un grand nombre d'espèces, seul le paramétrage changeant d'une espèce à l'autre. Une description exhaustive du mode de fonctionnement de STICS, des équations et des différents paramètres est donnée dans le document rédigé par Brisson et al. (2010). Coucheney et al. (2015) ont décrit la version 8.5, qui diffère de la version 9.0 utilisée dans cette étude par l'absence du formalisme « neige », tous les autres étant similaires.

Les caractéristiques physiques du sol dans le modèle STICS dépendent de sa texture, de sa structure, de sa couleur en conditions sèches (albedo), et de sa pente. La pente et la perméabilité (liée à la structure) ont un impact sur le calcul du ruissellement et de l'infiltration de l'eau dans les horizons inférieurs. La structure est considérée comme un élément variant peu dans STICS, le paramètre la caractérisant par horizon étant la densité apparente ($g.cm^{-3}$). Les températures journalières des différents horizons du sol sont calculées selon le formalisme proposé par (McCann et al., 1991), le réchauffement variant en fonction de l'albédo. L'effet d'un mulch peut également être pris en compte par le modèle en modifiant la dynamique de ruissellement, de réchauffement et d'évaporation. Les stocks et flux d'eau et d'azote minéral présents dans le sol sont simulés par le modèle STICS sur 1 à 5 horizons de plusieurs dizaines de centimètres chacun en général.

La balance hydrique dans STICS permet de calculer : (i) la quantité d'eau dans le sol et les flux qui impactent les mouvements de minéraux (i.e. lixiviation de nitrate) ; (ii) des indices de stress hydrique. La circulation d'eau dépend des points de flétrissement et de capacité au champ des horizons de sol qui peuvent être déterminés à partir de la texture grâce à des fonctions de pédotransfert (Bruand et al., 2003). Ainsi, un dépassement de la capacité au champ dans les horizons profonds entraîne du drainage. L'évaporation du sol est calculée en fonction de l'énergie incidente (chaleur et rayonnement) et de l'eau disponible dans le sol. L'évaporation de l'eau du sol est simulée depuis la couche supérieure en contact avec l'air, avec une

contribution des horizons inférieurs qui décroit avec la profondeur. Les besoins en eau de la culture peuvent être simulés avec deux approches : (i) l'approche par résistance, qui prend en considération l'évaporation du sol, la transpiration maximale de la plante, les évaporations du feuillage ou du mulch et la résistance à la diffusion entre le couvert et le sol ; (ii) l'approche par coefficient cultural (Brisson et al., 1992), qui calcule la demande en fonction de l'évapotranspiration potentielle. L'approche par coefficient cultural est une simplification qui tient compte de la surface foliaire (*LAI*) et du coefficient maximal de la plante (*Kmax*). La transpiration simulée dépend de la transpiration relative (rapport entre la transpiration réelle et la transpiration maximale) et de la quantité d'eau disponible dans le sol (van Bavel, 1953). Quotidiennement, l'absorption d'eau par les racines est considérée égale à la transpiration par les feuilles, la quantité d'eau absorbée par les racines étant calculée par horizon. La capacité des racines à absorber l'eau disponible dépend de leur profondeur et densité, du fonctionnement stomatique de la plante et de la demande évaporative (VPD).

Pour le bilan d'azote, le modèle simule (i) la minéralisation des résidus et de la matière organique humifiée dans l'horizon humifère (selon les teneurs en CaCO3 et en argile, la température et l'humidité du sol et le rapport C/N de la matière organique), (ii) la lixiviation de nitrate quand du drainage a lieu, (iii) les émissions gazeuses d'oxyde nitreux et d'ammoniac. STICS simule aussi l'absorption de l'azote minéral du sol par les cultures et est capable de simuler la fixation symbiotique des légumineuses. La formation des nodules dépend de la croissance des parties aériennes (production de carbone pour les nodules), de l'humidité et de la température du sol, et de l'azote minéral présent dans le sol dans la zone de nodulation qui peut inhiber la fixation.

Les cultures sont définies par des paramètres spécifiques (i.e. action de la photopériode, présence/absence de fixation symbiotique, températures cardinales de développement) et des paramètres variétaux (i.e. temps thermique pour atteindre chaque stade phénologique comme la floraison, sensibilité à la photopériode). La phénologie des plantes est dépendante essentiellement de la température de l'air, de la photopériode, de stress hydrique et azoté, et de la vernalisation selon les cultures. STICS simule à un pas de temps journalier la croissance des racines qui absorberont l'eau et l'azote minéral du sol et le développement et la croissance du couvert végétal qui transpire et produit de la biomasse à partir des radiations solaires interceptées et sous l'effet des stress hydriques, azotées et thermiques. Le rendement en grains de la culture dépend principalement de l'établissement d'un nombre de grains par m² et de l'accumulation de biomasse dans ces grains à partir du stade d'initiation du remplissage (R5 pour le soja). Le rendement maximal atteignable correspond au produit du nombre de grains maximum par le poids maximum d'un grain (paramètres variétaux), ce qui permet de borner le rendement par des limites fournies par les composantes du rendement. La vitesse effective de remplissage des grains est fonction d'une remobilisation du carbone de la biomasse aérienne vers les grains. Cette remobilisation est fortement impactée par les températures et le stress hydrique intervenant dans une période donnée avant le début du remplissage (paramètres spécifiques).

4.2.2.1.2. Indices de stress

Un des intérêts de STICS pour le diagnostic des conditions environnementales est qu'il calcule des indices de stress en fonction de la culture, de son itinéraire technique, des caractéristiques du sol et du climat rencontré. Pour ce faire le modèle procède en deux étapes : 1- calcul des performances ou processus potentiels, 2- application d'une réduction de ce potentiel en fonction des conditions environnementales ou des limitations liées à la culture. Les stress calculés par STICS sont généralement compris entre 0 et 1, la valeur de 1 correspondant à des conditions non limitantes. Ces indices recensent (i) le stress hydrique (excès ou déficit), (ii) le stress azoté, (iii) les stress trophiques impactant les relations source-puits dans le cas de cultures indéterminées, (iv) les stress liés à la température (gel, températures sub-optimales, excès de chaleur). En fonction des processus modélisés, soit les stress se cumulent, soit seul le plus limitant est impactant. Les différentes combinaisons de stress et leur impact sont présentées dans l'ouvrage de référence de STICS (Brisson et al., 2009). La sénescence foliaire est ainsi dépendante de la combinaison d'un déficit hydrique et azoté et du gel durant la période de simulation. Dans le cas des légumineuses, STICS calcule des stress impactant la fixation symbiotique. Ce processus est sensible à la température, aux conditions hydriques et à la quantité d'azote minéral dans le sol. Ces stress sont effectifs dans l'horizon de sol colonisé par les nodules, défini à 40 cm dans notre étude. Un schéma récapitulatif des stress impactant la culture de soja est présenté dans la **Figure 23**.

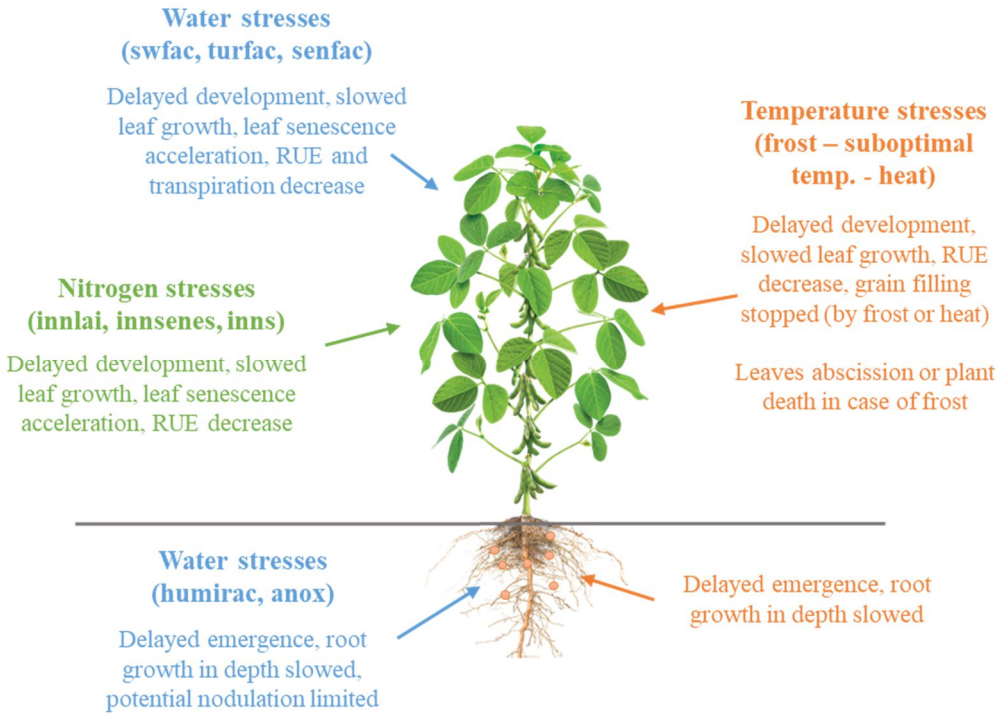


Figure 23 : Représentation schématique des stress impactant la culture de soja et leurs effets dans le modèle STICS, pour les parties aériennes et les racines. Source image soja : Croplan.com.

STICS a déjà été adapté et testé pour le blé, l'orge, le maïs, le colza, la betterave, le pois, les prairies ou encore la vigne (Brisson et al., 2003; Coucheney et al., 2015) mais aussi la féverole (Falconnier et al., 2019). Il a aussi été largement testé pour simuler ces cultures et leurs impacts sur la dynamique de l'eau et de l'azote minéral du sol dans une large gamme de pédoclimats et pour différentes conduites, notamment en France. Il a été évalué « satisfaisant » à « très bon » pour 8 variables sol et plante analysées sur 10 (Coucheney et al., 2015). Toutes ces caractéristiques font qu'il est un outil intéressant pour représenter le développement de différents cultivars de soja et ainsi comparer leurs performances dans des environnements contrastés. Il sera également possible d'utiliser STICS pour explorer de nouvelles conduites culturales pour ces mêmes cultivars ou encore de créer des idéotypes pour des conditions environnementales données.

4.2.2.2. Données expérimentales

4.2.2.2.1. Sites et design expérimentaux

17 expérimentations ont été conduites au champ entre 2010 et 2018 dans différents sites expérimentaux du Sud-Ouest de la France comprenant Mauguio (2010), Béziers (2010-2012), Mondonville (2010-2014), Rivières (2010- 2014), En Crambade (2013-2014) et Auzeville (2017-2018). Deux climats principaux sont rencontrés dans ces sites : (i) océanique tempéré à influence méditerranéenne (Mondonville, Rivières, Auzeville, En Crambade), (ii) méditerranéen (Mauguio, Béziers). Ces deux climats sont caractérisés par des étés chauds et secs et des hivers humides et frais. Les sols des sites expérimentaux plutôt profonds variaient principalement par leur proportion d'argile. Leurs caractéristiques sont reportées dans le **Tableau 18**. Dans la majorité des cas, au moins deux dates de semis ont été testées, une date dite « précoce » et une date dite « conventionnelle » correspondant à la période la plus fréquente pour le semis du soja dans la région pour le type de sol considéré. En fonction des sites et des années, deux conduites hydriques ont pu être testées : (i) sans irrigation, (ii) avec une irrigation au besoin pilotée par l'outil Irrisoja (Terres Inovia, 2019). Les quantités totales d'irrigation ont varié entre 65 et 290 mm selon les sites, les dates de semis et les années.

Tableau 18 : Caractéristiques des sols des différents sites expérimentaux. Les valeurs moyennes ont été calculées sur les deux premiers horizons 0-30 et 30-60 cm et leurs écart-types sont reportés entre parenthèses.

Site	Clay content (%)	pH	Max rooting depth (cm)	Gravimetric moisture at field capacity (%)	Gravimetric moisture at wilting point (%)	Bulk density (Mg.m-3)	Max available water (mm to max rooting depth)
Auzeville	30.5 (0.7)	7.6 (0.8)	165 (21.2)	25.5 (0.7)	13.5 (4.9)	1.38 (0)	268 (66)
Béziers	16.3 (3.4)	8.3 (0.2)	130 (34.6)	24.7 (3.1)	15 (4.4)	1.45 (0)	175 (20)
En Crambade	42.1 (17.4)	7.9 (1)	160 (17.3)	33.3 (5.9)	20.7 (1.5)	1.31 (0.1)	257 (71)
Mauguio	10.0	8.0	150	25.0	10.0	1.50	338
Mondonville	17.7 (3.6)	6.8 (1)	150 (0)	28.3 (7.3)	15.2 (7.3)	1.44 (0)	282 (51)
Rivières	32.2 (3.5)	7.3 (0.7)	150 (0)	29.8 (3.4)	17.8 (3.4)	1.44 (0.1)	255 (40)

Les cultivars testés appartenaient aux groupes de maturité 000 (très précoce), I et II (tardifs). Trois cultivars tardifs ont été testés dans toutes les expérimentations depuis 2010 (Ecudor, Santana, Isidor), d'autres ont été ajoutés en fonction des objectifs de chaque expérimentation. Le récapitulatif des cultivars et conduites culturales testés est présenté dans le Tableau 19.

La combinaison des sites, années et conduites culturales (cultivar, conduite hydrique, date de semis) représente un total de 227 unités de simulation (USMs) qui ont été séparées en base de calibration et base d'évaluation du modèle. Les fichiers « sol » ont été renseignés à partir des résultats d'analyses granulométriques et physico-chimiques. Il a donc été possible de déterminer l'humidité à la capacité au champ et au point de flétrissement à partir de fonctions de pédo-transfert. Le paramètre régissant la fin de la phase d'évaporation maximale (*Q0s*) a été déterminé directement à partir de la texture (argile et sable principalement) et de fonctions de pédo-transfert. Les conduites culturales de chaque USM ont été consignées dans des fichiers « techniques » reprenant les dates de semis et de récolte, les dates et quantités d'irrigation et de fertilisation N. La quantité d'azote ammoniacal et nitrique ainsi que l'humidité en début de simulation ont été reportées dans des fichiers « initialisation ».

4.2.2.2.2. Mesures

Les données climatiques ont été enregistrées quotidiennement à proximité des sites expérimentaux par une station climatique automatique de type Cimel. Ces données recensent les températures minimales et maximales, le rayonnement solaire, la pluviométrie, la vitesse du vent et l'humidité relative. Chaque sol a été caractérisé par des analyses de texture et par des analyses physico-chimiques sur la zone 0-90 cm *a minima* avant le semis de la culture. Ces dernières sont indispensables pour correctement initialiser le modèle STICS avec des valeurs d'humidité et d'azote minéral du sol (nitrate, ammonium) réalistes. La tension hydrique des sols a été suivie dans une micro parcelle du cultivar Santana, à 30, 60 et 90 cm de profondeur par des sondes Watermark (Irrometer, Riverside, CA).

La phénologie a été enregistrée en suivant l'échelle de Fehr and Caviness (1977) sur toutes les expérimentations. *A minima* deux stades ont été notés (i) VE – émergence, (ii) R1 – apparition de la première fleur. Dans le meilleur des cas (2017 et 2018), un suivi hebdomadaire a permis de recenser tous les stades atteints par la culture. Le rendement grain ainsi que la date de récolte sont également disponibles pour toutes les modalités. Pour les expérimentations plus complètes, des données de LAI, biomasse, quantité d'azote assimilé et issu de la fixation symbiotique sont également disponibles, pour 3 à 7 stades phénologiques différents. Cette information est compilée dans le **Tableau 19**. Les USMs retenues pour la base de calibration sont celles qui présentaient le plus de mesures et d'observations en termes de phénologie, biomasse, LAI, rendement grain et qualité des graines. Les USMs disposant de moins d'observations et sur un nombre plus limité de variables ont été retenues pour la base d'évaluation.

Tableau 19 : Description des bases de données de calibration et d'évaluation. Les mesures concernent toutes les USMs confondues. LAI : Indice foliaire ($m^2.m^{-2}$), BNF : azote fixé ($kg.ha^{-1}$), AGPN : Azote total ($kg.ha^{-1}$), AGB : Biomasse des parties aériennes ($t.ha^{-1}$), GY : Rendement grain ($t.ha^{-1}$), GNC : Concentration d'azote dans les grains (%), Oil : pourcentage d'huile (%), roots depth : profondeur d'enracinement (cm).

Site	Year	Maturity groups	Cultivars	Planting dates (DOY)	Water management	Soil	Observed variables
Auzeville	2017	000,I,II	Blancas, Ecudor, Santana, Isidor, Sultana, RGT Shouna	80, 130	IRR, DRY	Clay Loam	LAI, BNF, AGPN, AGB, GY, GNC, Oil
	2018	000,I,II	Blancas, Ecudor, Santana, Isidor, ES Pallador, Sultana, RGT Shouna	114, 155	IRR, DRY	Silty Clay Loam	BNF, AGPN, AGB, GY, GNC, Oil, roots depth
Béziers	2010	I,II	Isidor, Sumatra, Ecudor, Fukui, S109554	55, 76, 112	IRR	Loam	GY
	2011	I,II	Sarema, Isidor, Ecudor	67, 96, 132	IRR	Loam	GY
	2012	I,II	Sarema, Isidor, Ecudor	76, 103, 131	IRR	Silt Loam	GY, GNC
En Crambade	2013	I,II	Isidor, Santana, Ecudor	74, 115	IRR, DRY	Clay	LAI, BNF, AGPN, AGB, GY, GNC, Oil
	2014	I,II	Isidor, Santana, Ecudor	73, 120	IRR, DRY	Clay	LAI, BNF, AGPN, AGB, GY, GNC, Oil
Mauguio	2010	I,II	Isidor, Sumatra, Ecudor, Fukui, S109554	74, 98, 145	IRR	Clay Loam	GY
Mondonville	2010	I,II	Isidor, Sumatra, Ecudor, Fukui, S109554	61, 92, 138	IRR	Silt Loam	GY
	2011	I,II	Sarema, Isidor, Ecudor	80, 102, 124	IRR	Silt Loam	GY
	2012	I,II	Isidor, Ecudor	76, 97, 124	IRR	Silt Loam	GY, GNC
	2013	I,II	Isidor, Santana, Ecudor	81, 147	IRR, DRY	Silt Loam	LAI, BNF, AGPN, AGB, GY, GNC, Oil
	2014	I,II	Isidor, Santana, Ecudor	126	IRR, DRY	Silt Loam	LAI, BNF, AGPN, AGB, GY, GNC, Oil
Rivières	2010	I,II	Isidor, Sumatra, Ecudor, Fukui, S109554	62, 99	IRR	Clay Loam	GY
	2011	I,II	Sarema, Isidor, Ecudor	70, 102, 131	IRR	Clay Loam	GY
	2012	I,II	Isidor, Ecudor	76, 108, 138	IRR	Clay Loam	GY, GNC
	2013	I,II	Isidor, Santana, Ecudor	81, 126	IRR, DRY	Clay Loam	LAI, BNF, AGPN, AGB, GY, GNC, Oil
	2014	I,II	Isidor, Santana, Ecudor	77, 126	IRR, DRY	Clay Loam	LAI, BNF, AGPN, AGB, GY, GNC, Oil

Les prélèvements de biomasse ont été réalisés sur des placettes de 0.5 m². Lorsqu'il y en avait, les feuilles vertes de ces prélèvements ont été scannées au planimètre LI-3100 (LI-COR, Lincoln, NE) afin de calculer la surface foliaire puis le LAI (en multipliant par la densité de plantes). La masse sèche de ces échantillons a été déterminée après un séchage de 48h en étuve à 80°C. Les échantillons secs ont été broyés et utilisés pour les analyses d'azote et carbone totaux et les analyses de fixation symbiotique. Pour pouvoir appliquer la méthode d'abondance naturelle du 15N nécessaire à l'estimation de la fixation symbiotique, des plantes de référence non fixatrices (sorgho, adventices) ont été prélevées à la même date que les plantes de soja et

ont subi le même traitement thermique. La quantité d'azote dans la biomasse et dans les grains a été déterminée par la méthode Dumas avec un analyseur Leco-2000 (LECO, ST. Joseph, MI, US). Les proportions de 15N ont été déterminées via la plateforme SHIVA de l'ENSAT (Ecolab). Le pourcentage de fixation symbiotique (%Ndfa) a été calculé selon l'**Equation 1** :

Equation 1 :

$$\%Ndfa = 100\ x\ \frac{\delta 15Nref - \delta 15Nsoja}{\delta 15Nref - \beta}$$

Où δ15N est l'écart par rapport à la norme internationale du N_2 atmosphérique (0,3663% 15N) pour le soja (δ15Nsoja) et pour la culture de référence (δ15Nref), et β est le δ15N de soja dépendant entièrement de la fixation N_2, supposé égal à -1,4‰ (Amarger et al., 1979). La quantité de N_2 fixé a été calculée comme le produit de %Ndfa et du N total de la biomasse sèche aérienne.

En 2018, la dynamique d'enracinement des cultivars Ecudor (GM II) et Sultana (GM 000) a été suivie deux fois par semaine avec un système de scanner rotatif introduit dans des mini-rhizotrons (CI-600, CID Bio-Science, Camas, WA, USA). Cette dynamique a été suivie pour deux dates de semis (conventionnelle et tardive) et pour deux conduites hydriques (avec ou sans irrigation) entre les stades V3 (3 nœuds sur la tige principale) et R5 (début du remplissage des grains).

4.2.2.3. Procédure de calibration

La calibration a consisté dans un premier temps à choisir les formalismes et paramètres impliqués dans la simulation des observations que nous avions à disposition : phénologie, LAI, accumulation de biomasse, quantité d'azote, fixation symbiotique, dynamique d'élongation racinaire, rendement et qualité des grains. Le paramétrage a ensuite été effectué en trois étapes présentées dans la **Figure 24**.

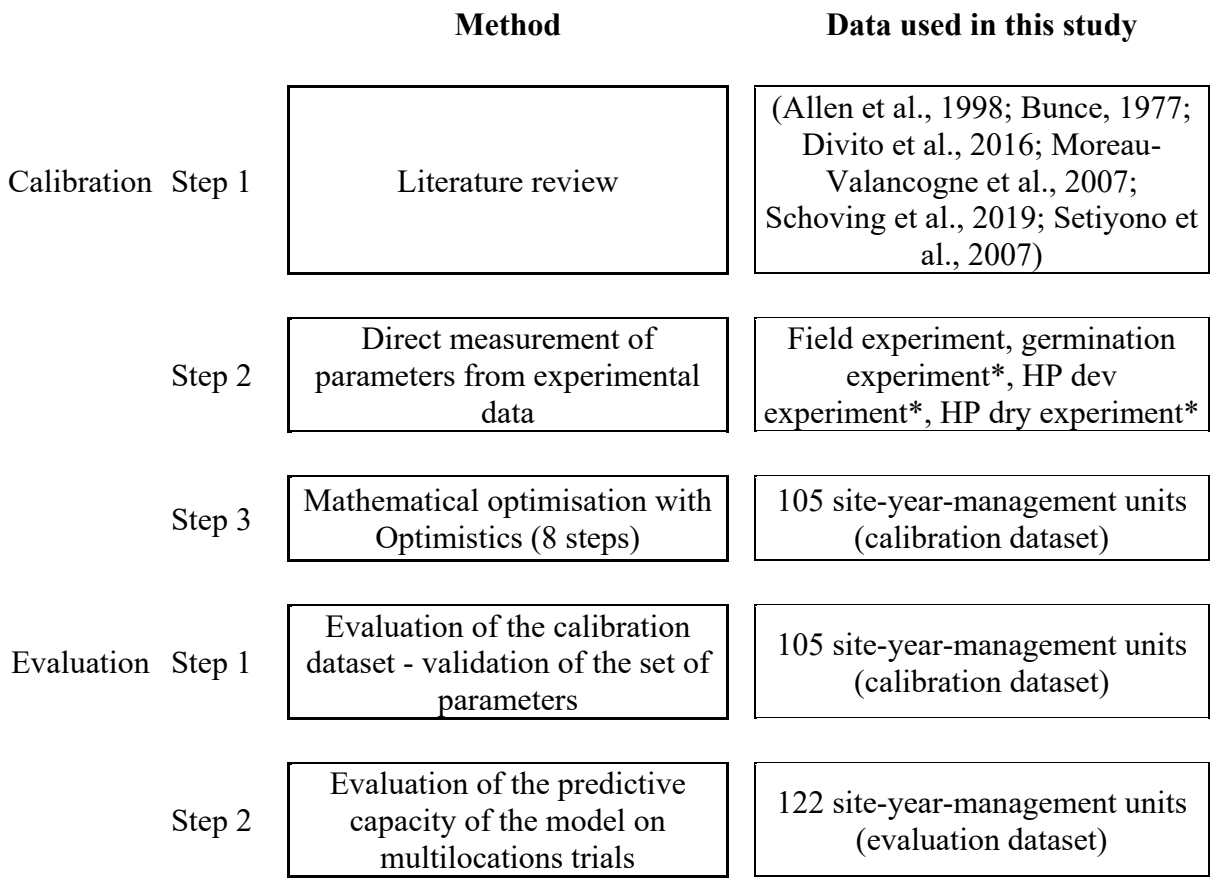


Figure 24 : Résumé de la méthode utilisée pour la calibration et l'évaluation du modèle STICS pour le soja et des données utilisées dans cette étude. Les expérimentations suivies d'un (*) ont été présentées dans les chapitres 2 et 3 de la thèse.

La première étape a été de fixer un maximum de paramètres à l'aide d'une recherche bibliographique. Les données mesurées lors d'expérimentations ont permis de renseigner les paramètres de la seconde étape. Le nombre de grains maximum par m² (*nbgrmax* dans STICS) a par exemple été fixé à la valeur observée majorée de 10%. La dernière étape a été l'optimisation mathématique des paramètres restants selon la méthode décrite par Guillaume et al. (2011). Cette optimisation comprenait 8 étapes successives présentées dans le **Tableau 22** (dans la partie « Résultats »). A chaque étape, les paramètres à optimiser ont été choisis en fonction de leur sensibilité. Au total, 33 paramètres ont été optimisées dont 18 grâce au logiciel Optimistics (Wallach et al., 2011) selon la méthode décrite par Buis et al. (2011). L'erreur du modèle a été calculée comme étant la différence entre les valeurs observées et mesurées pour une date et une variable donnée. Cette erreur a été minimisée via un algorithme Simplex. La qualité de l'ajustement (*Cv*) a été calculée suivant l'Equation 2.

Equation 2 :

$$Cv = \sum_{s} \frac{1}{ns} \sum_{i} [O_{s,i} - P_{s,i}(\theta)]^2$$

Où *v* est la variable cible, *s* l'USM testée et *ns* le nombre d'observations dans *s*. $O_{s,i}$ est la valeur observée dans l'USM pour la date *i* et $P_{s,i(\theta)}$ est la valeur simulée correspondante pour le paramètre θ.

Nous avons choisi de paramétrer un fichier « plante » par groupe de maturité pour mieux représenter la sensibilité à la photopériode, paramètre considéré comme spécifique dans STICS. En effet, les seuils de réponse à la photopériode (*phobase* et *phosat* dans STICS – partie spécifique du fichier « plante ») sont fortement dépendants des groupes de maturité (Setiyono et al., 2007). Cette approche par groupe de maturité a ensuite été conservée pour toutes les étapes d'optimisation des paramètres. Afin de gagner en efficacité et en temps lors de la procédure d'optimisation, des bornes ont été fixées pour chaque paramètre ayant une signification biologique, en fonction de la littérature et de l'expertise agronomique. La réponse de la culture à la disponibilité hydrique a été simulée en utilisant l'approche par coefficient cultural définie plus haut.

Les 8 étapes d'optimisation étaient les suivantes (**Tableau 22**) :

1- **Début du remplissage** : le stade *idrp* (R5) est capital dans STICS puisqu'il sépare la phase végétative et reproductrice. Cette étape a permis d'optimiser la sensibilité à la photopériode *sensiphot* et le temps thermique entre l'émergence et R5 (*stlevdrp*).
2- **Floraison :** le stade floraison dépendant directement d'*idrp*, un ajustement des temps thermiques entre ces deux stades (*stflodrp*) a été réalisé.
3- **LAI** : les paramètres de la dynamique du LAI (*lai(n)*) ont été optimisés en deux temps, d'abord de manière manuelle puis mathématique. L'étape manuelle a permis de caler la dynamique d'un point de vue temporel, en ajustant les stades *iamf* et *ilax*. Dans un deuxième temps, la vitesse d'expansion foliaire (*dlaimaxbrut*), les paramètres de compétition intraspécifique (*adens*, *bdens*) et la durée de vie des feuilles (*durvieF*) ont été optimisés conjointement par l'outil Optimistics.
4- **Racines** : la vitesse d'élongation du front racinaire (*croirac*) ainsi que le stade déterminant l'arrêt de la croissance racinaire (*ilax*) ont été optimisés manuellement sur la profondeur d'enracinement de deux cultivars *Sultana* et *Ecudor*.
5- **Biomasse** : Les paramètres d'efficience biologique d'utilisation de la lumière (*efcroijuv*, *efcroiveg*, *efcroirepro*) ont été optimisés conjointement dans Optimistics sur la biomasse aérienne.
6- **Azote** : les paramètres de l'absorption et la fixation d'azote ont été optimisés en même temps afin de prendre en compte les différentes voies de la nutrition azotée du soja. Comme pour le LAI, la dynamique de fixation a été calée dans le temps grâce aux stades de début et de fin de nodulation *idno* et *ifno*. Les paramètres de fixation maximale

(*fixmax*), vitesse de mise en place des nodules (*vitno*) et taux d'absorption d'azote maximal (*Vmax2*) ont été optimisés conjointement et mathématiquement.

7- **Mafruit** : les paramètres de remobilisation de carbone dans le grain (*vitircarbT*) et de mise en place du nombre de grains final (*cgrain*, *nbjgrain*) ont été optimisés mathématiquement sur le rendement grain. Le stade *imat* correspondant à la maturité physiologique (R7) a été optimisé en même temps que les paramètres liés au rendement afin de mieux simuler la période R5-R7 en ajustant les temps thermiques entre ces deux stades (*stdrpmat*).

8- **Emergence** : toutes les étapes précédentes d'optimisation ont été réalisées en fixant la date d'émergence afin d'éviter des compensations d'erreur pour ce stade sur le reste du cycle de la culture ; c'est pourquoi les paramètres d'élongation du coléoptile (*belong*) et de la plantule (*celong*) ont été optimisés sur les dates de levée observées en dernier.

4.2.2.4. Evaluation du modèle

Les performances du modèle STICS ont été évaluées, sur un jeu de données indépendant du jeu de calibration à partir des indicateurs de performances suivants : Root Mean Square Error (RMSE), sa valeur relative (rRMSE), l'efficience du modèle (EF), le biais moyen (MBE) (**Tableau 20**).

Tableau 20 : Indicateurs de performances utilisés pour évaluer le modèle STICS.

Performance Indicator	Equation	Unit
Root Mean Square Error (RMSE)	$RMSE = \sqrt{\frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n}(O_i - P_i)^2}$	unit of the variable
Mean Deviation (MD)	$MD = \frac{\sum_{i=1}^{n}(P_i - O_i)}{n}$	unit of the variable
Relative RMSE (RRMSE)	$RRMSE = RMSE/\bar{O}$	unitless
Efficiency (EF)	$EF = \left(1 - \frac{\sum(O_i - P_i)^2}{\sum(O_i - \bar{O})^2}\right) x\ 100$	%

Où O_i et P_i sont les valeurs observées et simulées pour chaque mesure *i*, *n* le nombre d'observations et $\bar{O}$ la moyenne des valeurs observées.

4.2.2.5. Facteurs de stress

Dans cette étude nous avons utilisé les indices de stress calculés par phase pour représenter et comprendre *a posteriori* ce que les plantes ont vécu au champ. Les stress étant calculés à un pas de temps journalier par le modèle, il est possible de comparer la nature, l'intensité et la fréquence des stress survenus aux stades phénologiques successifs atteints par la culture, pour différentes conduites culturales.

Plusieurs facteurs de stress s'appliquant à différents processus ont été calculés par le modèle STICS. Ils ont été calculés à un pas de temps journalier, permettant ainsi de comparer leur dynamique à la dynamique des processus directement impactés. Il sera donc possible de coupler *turfac* et *swfac*, respectivement stress de turgescence (expansion foliaire) et stomatique (régulation des échanges gazeux), aux dynamiques de LAI et de biomasse simulées. Des stress azotés sont également calculés par le modèle : *innlai*, *inns* et *innsenes*. Ils affectent respectivement l'expansion foliaire, la croissance en biomasse et la sénescence foliaire. Ces derniers sont souvent moins intenses que les stress hydriques, mais leurs effets conjoints se multiplient, limitant encore les performances des processus de croissance. Les dynamiques de ces stress ont été comparées à des dynamiques de LAI et d'accumulation de biomasse pour vérifier que la calibration réalisée permettait de représenter les interactions génotype-environnement-conduite culturale.

4.2.3. **Résultats**

4.2.3.1. Caractéristiques des bases de données de calibration et d'évaluation

Le **Tableau 21** recense les valeurs minimales et maximales des variables observées retenues pour calibrer et évaluer le modèle STICS. Le LAI maximum, uniquement présent dans la base de données de calibration, a varié entre 3.7 et 8.1 $m^2.m^{-2}$. La gamme de variation du rendement grain était moins étendue dans la base de données d'évaluation que dans la base de données de calibration, même si les rendements minimaux étaient très proches, respectivement 1.56 et 1.54 $t.ha^{-1}$. La biomasse aérienne de la base de données d'évaluation n'a été observée que pour le site d'Auzeville en 2018, ce qui explique une gamme de variation moindre par rapport à la base de calibration avec des biomasses maximales entre 6.5 et 10.3 $t.ha^{-1}$ contre 4.5 et 12.2 $t.ha^{-1}$, respectivement. La concentration d'azote dans les grains a présenté des gammes similaires entre les deux bases avec des valeurs entre 5.2 et 7.6 %. Les gammes de valeurs de fixation symbiotique et d'azote absorbé ont été plus larges encore une fois pour la base de calibration, avec des valeurs maximales de 296 et 369 $kg.ha^{-1}$ pour la fixation et l'absorption respectivement. Les dates d'apparitions des stades R5 et de la récolte ont été similaires pour les deux bases de données, comprises entre les jours 170 et 235 pour R5 et les jours 223 et 292 pour la récolte.

Tableau 21 : Gamme de variation (min-max) des variables observées dans les deux bases de donnée de calibration et d'évaluation. LAI : Indice foliaire, BNF : azote fixé, AGPN : Azote total, AGB : Biomasse des parties aériennes ($t.ha^{-1}$), Grain Yield : Rendement grain, GNC : Concentration d'azote dans les grains, GOilC : concentration d'huile dans les grains, Roots depth : profondeur maximale d'enracinement. Le nombre d'observations est reporté pour chaque variable et base de données.

Observed variable	Calibration database			Evaluation database		
	min	max	Obs. nb	min	max	Obs. nb
Maximum LAI ($m^2.m^{-2}$)	3.68	8.11	255	-	-	0
Maximum AGB ($t.ha^{-1}$)	4.50	12.2	332	6.50	10.3	84
Grain Yield ($t.ha^{-1}$)	1.56	5.08	105	1.54	4.30	122
Grain N Content (%)	5.81	7.52	90	5.16	7.60	55
Grain Oil Content (%)	18.5	23.6	90	19.5	21.4	28
Maximum AGPN ($kg.ha^{-1}$)	101	369	332	106	256	84
Maximum BNF ($kg.ha^{-1}$)	54	296	290	97	225	84
R5 date (DOY)	170	235	101	170	232	99
Harvest date (DOY)	223	292	114	229	285	178
Roots depth (cm)	94.5	110.5	100	-	-	0

4.2.3.2. Paramètres issus de la littérature, des observations au champ et de l'optimisation

Deux formalismes spécifiques du soja ont été activés : (1) l'effet de la photopériode, (2) la fixation symbiotique. 13 valeurs de paramètres ont été déterminées à partir de la littérature. Les photopériodes optimales et critiques, respectivement *phosat* et *phobase* ont été fixées en fonction du groupe de maturité selon Setiyono et al. (2007). Les températures de germination *tgmin* ainsi que les températures cardinales (*temin, teopt, teoptbis, temax*) ont été fixées selon Schoving et al. (2019) et le potentiel de germination selon Moreau-Valancogne et al. (2007). Les paramètres de sensibilité de la turgescence au déficit hydrique *psiturg* et le coefficient cultural maximal *kmax* ont été respectivement obtenus de Bunce (1977) et Allen et al. (1998). Les paramètres de la courbe de dilution de l'azote *adil* et *bdil* qui ont été retenus sont ceux présentés par Divito et al. (2016). Enfin, le coefficient d'extinction du rayonnement actif *extin* a été fixé en s'appuyant sur les travaux de Flénet et al. (1996). Quatre paramètres concernant la dynamique de sénescence des feuilles et les composantes de rendement ont été fixés par des mesures au champ. Le soja perdant toutes ses feuilles autour du stade R8 (pleine maturité), les paramètres correspondants, *abscission* et *ratiosen,* ont été fixés à 1. Le nombre de grains maximum par m² (*nbgrainmax*) et le poids de mille grains maximum (*pgrainmaxi)* ont été fixés à partir des données produites en 2017 pour les trois groupes de maturité concernés en les majorant de 10%. Les 33 autres paramètres ont été déterminés par optimisation mathématique ou manuelle comme décrit dans le matériel et méthodes. Les valeurs des paramètres pour les GM 000, I et II sont reportées dans le Tableau A (annexes).

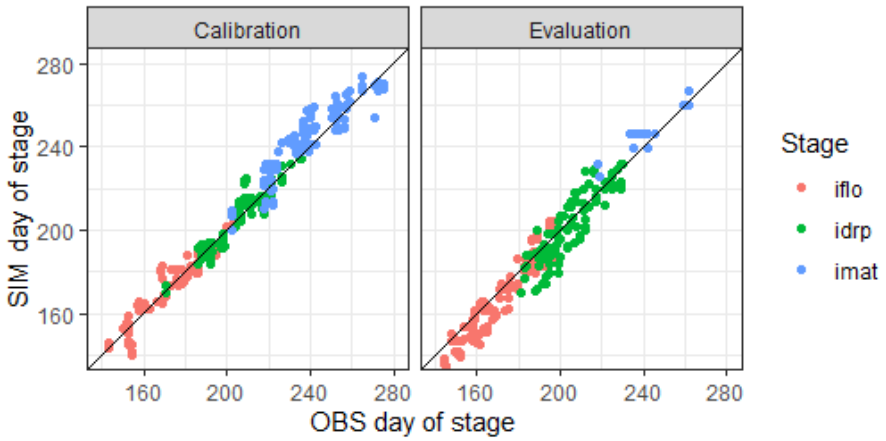
Tableau 22 : Description des huit étapes suivies pour procéder à l'optimisation des paramètres : paramètres optimisés, valeurs maximales et minimales et variables cibles.

		Parameter					**Target variable**		
Stage	Simulated process	Acronym	Description	Unit	Min	Max	Acronym	Description	Unit
1	Crop development	Stlevdrp	cumulative thermal time between emergence and grain filling	degree-d	0	1200	idrps	starting date of grain filling	julian day
		sensiphot	index of photoperiod sensitivity (1=insensitive)	SD	0	1	idrps	starting date of grain filling	julian day
2	Crop dev.	Stflodrp	cumulative thermal time between anthesis and grain filling	degree-d	0	500	iflos	date of flowering	julian day
3	Leaves	stlevamf	cumulative thermal time between emergence and maximum acceleration of leaf growth	degree-d	0	1200	lai(n)	leaf area index	m2.m-2
		stamflax	cumulative thermal time between maximum acceleration of leaf growth and maximum leaf area index	degree-d	0	1200	lai(n)	leaf area index	m2.m-2
		dlaimaxbrut	maximum rate of the setting up of LAI	m2 leaf-1.Dd-1	0.000005	0.5	lai(n)	leaf area index	m2.m-2
		Adens	Interplant competition parameter	SD	-2	0	lai(n)	leaf area index	m2.m-2
		Bdens	minimal density above which interplant competition starts	m-2	1	200	lai(n)	leaf area index	m2.m-2
		durvieF	maximal lifespan of an adult leaf	SD	10	500	lai(n)	leaf area index	m2.m-2
4	Root growth	Croirac	elongation rate of the root apex	cm.degree-d-1	0	0.5	zrac	maximum depth reached by root system	cm
5	Shoot growth	efcroijuv	maximum radiation use efficiency during the juvenile phase	g.MJ-1	1	7	masec(n)	biomass of aboveground plant	t.ha-1
		efcroiveg	maximum radiation use efficiency during the vegetative stage	g.MJ-1	1	10	masec(n)	biomass of aboveground plant	t.ha-1
		efcroirepro	maximum radiation use efficiency during the grain filling phase	g.MJ-1	1	10	masec(n)	biomass of aboveground plant	t.ha-1
6	Nitrogen uptake and fixation	stlevdno	cumulative thermal time between emergence and the beginning of nodulation	degree-d	0	500	Qfix	cumulative amount of N fixed symbiotically (BNF)	kg.ha-1
		stdnofno	cumulative thermal time between the beginning and the end of nodulation	degree-d	0	500	Qfix	cumulative amount of N fixed symbiotically (BNF)	kg.ha-1
		Fixmax	maximal N symbiotic fixation rate	kg.ha-1.d-1	2	12	Qfix	cumulative amount of N fixed symbiotically (BNF)	kg.ha-1
		Vitno	rate of nodule onset expressed as a proportion of fixmax per degree day	degree-d-1	0.001	0.01	Qfix	cumulative amount of N fixed symbiotically (BNF)	kg.ha-1
		Vmax2	maximum specific N uptake rate with the high affinity transport system	µmole.cm-1 h-1	0.002	0.1	QNplante	amount of N taken up by the plant	kg.ha-1
7	Yield formation	nbjgrain	number of days used to compute the number of viable grains	d	5	40	mafruit	biomass of harvested organs	t.ha-1
		Cgrain	slope of the relationship between grain number and growth rate	grains.g-1.d	0.01	1	mafruit	biomass of harvested organs	t.ha-1
		vitircarbT	rate of increase of the C harvest index vs thermal time	g grain.g-1.d-1	0.00005	0.002	mafruit	biomass of harvested organs	t.ha-1
		stdrpmat	cumulative thermal time between grain filling and maturity	degree-d	0	1200	mafruit	biomass of harvested organs	t.ha-1
8	Emergence	Belong	parameter of the curve of coleoptile elongation	degree-d-1	0.005	0.04	ilevs	emergence date	
		Celong	parameter of the plantlet elongation curve	SD	1	10	ilevs	emergence date	

4.2.3.3. Comparaison données simulées vs observées

4.2.3.3.1. Phénologie et LAI

La calibration de la phénologie par groupe de maturité a donné des résultats satisfaisants pour les deux bases de données utilisées avec des RMSE allant de 4.8 à 8.7 jours pour la base de calibration et de 6.6 à 8.4 jours pour la base d'évaluation. Les performances du modèle STICS pour ces deux bases de données sont présentées dans la **Figure 25**. Pour toutes les simulations, la date de levée (*ilev*) a été fixée. Les performances de prédiction de ce stade sont cependant très correctes avec 92 % d'efficience (RMSE 5,9 jours) en calibration et 78 % d'efficience (RMSE 9,7 jours) en évaluation. La calibration du stade maturité physiologique (*imat)* réalisée conjointement avec les paramètres pour l'élaboration du rendement a entraîné une augmentation du biais (MD) par rapport à une optimisation d'*imat* seul, tout en maintenant une valeur de RMSE inférieure à 9 jours.



	Calibration			Evaluation		
	iflo	**idrp**	**imat***	**iflo**	**idrp**	**imat***
Efficiency (%)	89	90	72	86	77	71
RMSE (d)	5.3	4.8	8.7	7.0	8.4	6.6
MD (d)	-0.1	-0.26	4.74	-3.5	-2.39	4.82
R^2	0.89	0.90	0.82	0.92	0.80	0.92

Figure 25 : Graphiques des stades phénologiques iflo (R1 – rouge, floraison), idrp (R5 – vert, début de remplissage des grains), imat (R7 – bleu, maturité physiologique) observés et simulés pour les étapes de calibration et de validation. La ligne 1:1 est reportée en noir sur le graphique.

La dynamique du LAI a également nécessité un paramétrage de la phénologie, via deux paramètres de durées des stades *stlevamf* et *stamflax*, déterminant respectivement le début de l'accélération de la croissance foliaire et la fin de cette croissance. Après paramétrage sur la base de données de calibration, le LAI a été simulé avec une efficience de 43% et une RMSE

de 1.39 $m^2.m^{-2}$ (**Figure 26**). Le modèle représentait correctement les dynamiques de soja tant en irrigué qu'en non irrigué.

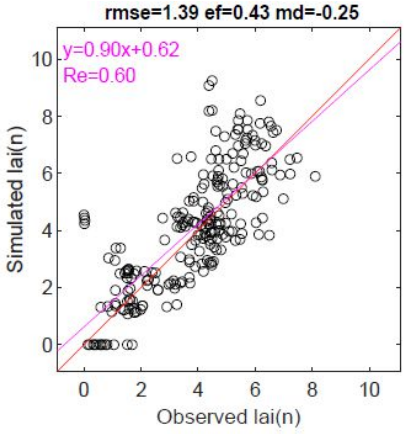
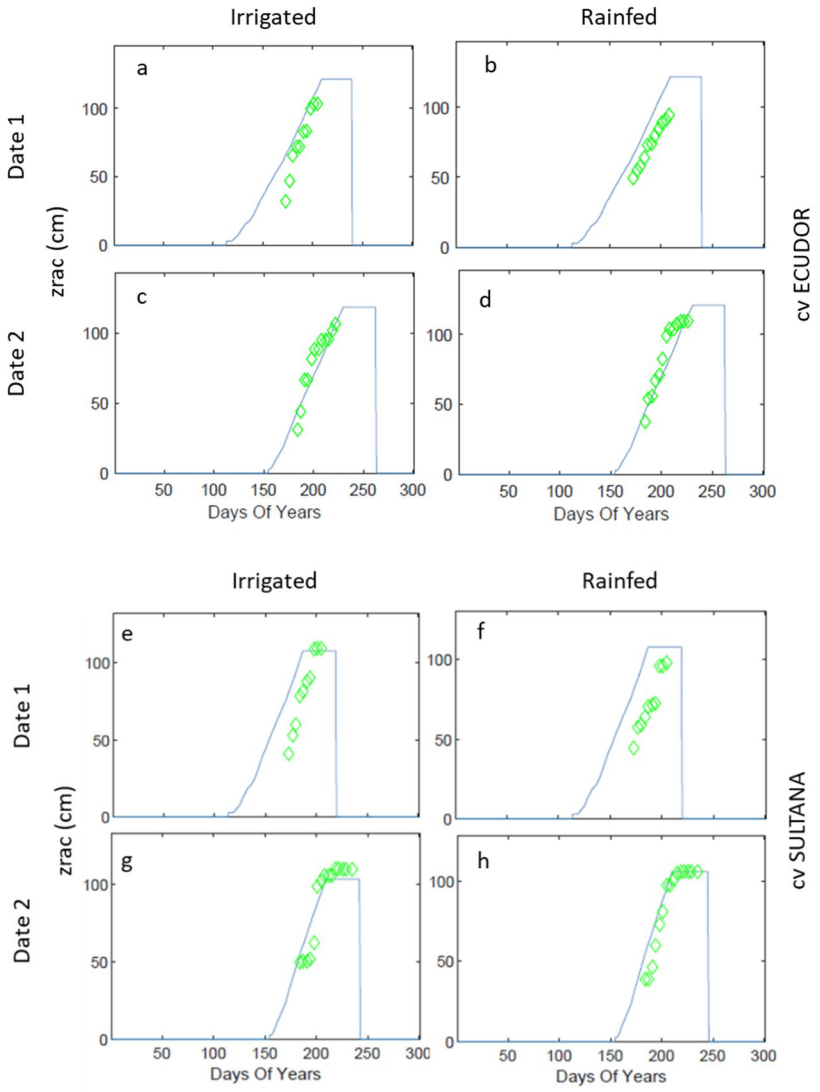


Figure 26 : Comparaison des observations et des simulations du LAI ($m^2.m^{-2}$) pour la base de calibration. Aucune mesure de LAI n'a été réalisée sur la base d'évaluation. La ligne 1:1 est reportée en rouge sur le graphique.

4.2.3.3.2. Dynamique d'enracinement

La production de données de profondeur d'enracinement à l'aide du suivi de mini-rhizotrons en 2018 nous a permis de paramétrer cette variable (*zrac*) pour deux cultivars (Sultana – GM 000 et Ecudor – GM II) dans le modèle STICS. Les dynamiques observées ainsi que les simulations de *zrac* après optimisation sont présentées dans la **Figure 27**. La profondeur totale d'enracinement a varié entre 103 et 108 cm pour Sultana et 118 et 122 cm pour Ecudor. L'efficience du modèle est montrée positive pour les deux cultivars avec des valeurs de 37 et 47% pour Sultana et Ecudor respectivement. Dans les deux cas, le modèle simule une augmentation de la longueur racinaire un peu trop tôt pour la première date de semis du 24 avril (**Figure 27**-a, b, e, f), en particulier pour le cultivar Sultana. Les dynamiques d'enracinement ne montrent pas de différences notables en fonction de la conduite hydrique au sein d'une même date de semis.



zrac (cm)	Sultana	Ecudor
Efficiency (%)	37	57
RMSE (cm)	19.3	14.5
MD (cm)	-11.78	-4.8
R^2	0.63	0.62

Figure 27 : Dynamiques racinaires observées au champ en 2018 et simulées par le modèle STICS pour les cultivars Ecudor et Sultana pour deux dates de semis : Date 1 (24-avril) et Date 2 (04-juin) avec ou sans irrigation.

Le paramètre *croirac* ajusté à partir de ces données observées a été appliqué dans les fichiers « plante » du groupe de maturité correspondants. N'ayant pas d'observation disponible pour le GM I, celui-ci a été paramétré avec une valeur médiane de 0.09 cm.degré-jour^{-1}, contre 0.10 pour le GM 000 et 0.08 pour le GM II.

4.2.3.3.3. Biomasse, fixation symbiotique et absorption d'azote

Les performances du modèle concernant la simulation de la biomasse, de la fixation symbiotique et de l''azote dans la plante sont présentées dans la **Figure 28**.

La biomasse totale aérienne (*masec)* a été simulée avec des performances différentes selon la base utilisée. L'efficience du modèle a été respectivement de 67 % pour la base de calibration et de 36 % pour la base d'évaluation. Les biomasses maximales ont varié entre 4.5 et 12.2 t/ha dans la base de calibration et entre 6.5 et 10.4 t/ha dans la base d'évaluation, celle-ci ne comprenant que l'expérimentation de 2018 à Auzeville. Globalement, le stress hydrique a bien été pris en compte puisqu'aucun biais lié à la conduite hydrique n'a été observé dans les simulations.

La simulation de l'azote total absorbé a été satisfaisante pour les deux bases utilisées avec des efficiences supérieures à 50%. La quantité d'azote fixé *Qfix* a été globalement bien simulée dans la base de calibration avec une efficience supérieure à 60% malgré la diversité des environnements et conduites culturales rencontrés. L'efficience était positive mais beaucoup plus faible dans la base d'évaluation représentée par Auzeville 2018 avec une valeur de 14%. Sur ces données, le modèle représente mal les premières observations de fixation symbiotique. Ceci est dû à un décalage du début de la nodulation et de l'accumulation de matière sèche par rapport aux données observées.

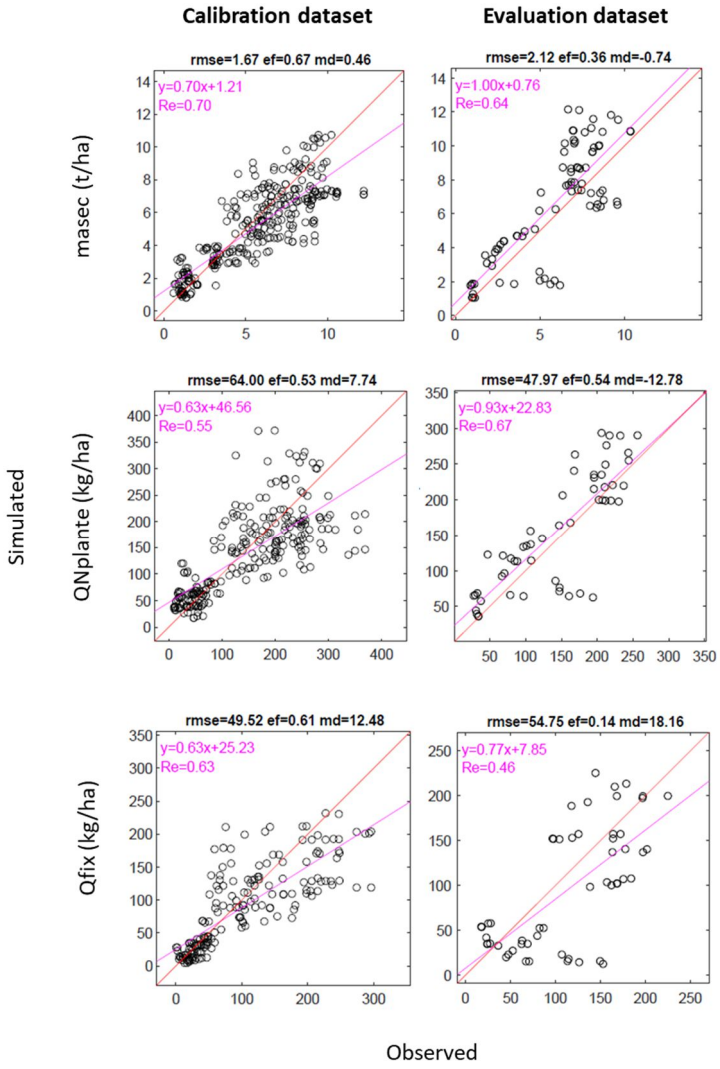


Figure 28 : Comparaison des observations et des simulations de la biomasse aérienne (*masec*), de l'azote total dans la plante (*QNplante*) et de l'azote fixé (*Qfix*) pour les bases de données de calibration et d'évaluation. La ligne 1:1 est reportée en rouge sur le graphique.

4.2.3.3.4. Rendement et qualité des graines (teneur en huile et en azote)

Le rendement grain du soja (*mafruit*) est globalement mal simulé par le modèle, malgré la calibration. Le paramétrage a néanmoins permis de centrer le nuage de points autour de la première bissectrice. On retrouve des efficiences négatives pour les deux bases de données et les RMSE sont comprises entre 1.16 et 1.32 t/ha. Les concentrations en azote des grains (*CNgrain*) et la teneur en huile (*huile*) ne suivent pas non plus les observations. La RMSE calculée pour le pourcentage d'huile est cependant raisonnable avec une valeur de 1% pour les deux bases de données. Les valeurs de *CNgrain* simulées peuvent être 4 à 5 fois supérieures à celles observées, dans les bases de données de calibration et d'évaluation respectivement.

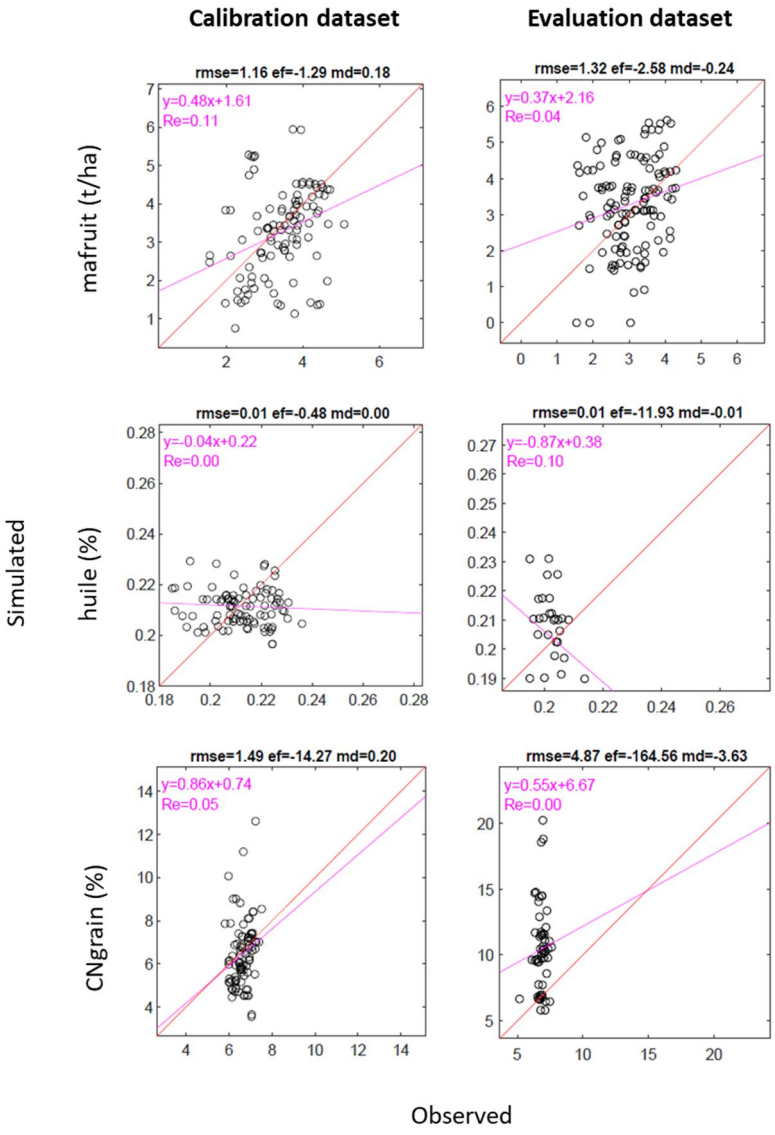


Figure 29 : Comparaison des observations et des simulations du rendement grain (*mafruit*), de la teneur en huile des grains (*huile*) et de la concentration en azote des grains (*CNgrain*) pour les bases de données de calibration et d'évaluation. La ligne 1:1 est reportée en rouge sur le graphique.

4.2.3.4. Représentation des interactions génotype-environnement

Le modèle a pu représenter l'impact d'une diversité de situations dans lesquelles un cultivar peut être placé en simulant des stress dépendants de sa phénologie. La **Figure 30** représente le cultivar Santana, GM I/II, dans quatre environnements présentant des sols et conduites (irrigation, date de semis) différents, conduisant à différents niveaux de stress. Dans ces conditions, le modèle a montré des efficiences comprises entre 69 et 82 % pour la production de biomasse aérienne, entre 34 et 93 % pour la fixation symbiotique et entre 87 et 99 % pour la quantité d'azote totale. En condition peu stressée (semis précoce et irrigation – c, g, k, o), la production de biomasse *masec* ainsi que la fixation et l'absorption d'azote, *Qfix* et *QNplante*,

ne sont pas limitées. Le modèle simule une biomasse proche de 10 t/ha et une quantité d'azote absorbée proche de 300 kg/ha. L'impact du stress hydrique *swfac* diffère en fonction de sa date d'apparition et de son intensité. Lorsqu'il apparaît en fin de cycle comme en 2018 à Auzeville (d, h, l, p), la fixation d'azote est peu impactée puisque les nodules sont en fin de vie, par contre la sénescence accélérée des feuilles entraîne un décrochement de *masec* et de *QNplante* autour du jour 220. Dans cette condition, le soja a été semé exceptionnellement tard, le jour 155 (4 juin) d'où la survenue de ce stress en fin de cycle. Un stress intense intervenant plus tôt dans le cycle comme en 2013 à En Crambade (a, e, i, m) où le *swfac* simulé atteint 0.3 au jour 180 aura un effet plus important sur tous les processus et limitera la performance globale. Dans ces conditions, la biomasse totale simulée n'est que de 5 t/ha et l'azote absorbé de 170 kg/ha. La deuxième phase de stress apparaissant autour du jour 250 a eu le même effet qu'à Auzeville en augmentant la vitesse de sénescence foliaire. Les conditions rencontrées en 2013 à Mondonville (b, f, j, n) sont en miroir par rapport à celles d'Auzeville. On y observe un fort stress qui diminue ensuite sur la fin de cycle. Cette typologie de stress a pour effet de diminuer les performances globales en production de biomasse (7.2 t/ha) et absorption d'azote (200 kg/ha) sans pour autant impacter la sénescence foliaire.

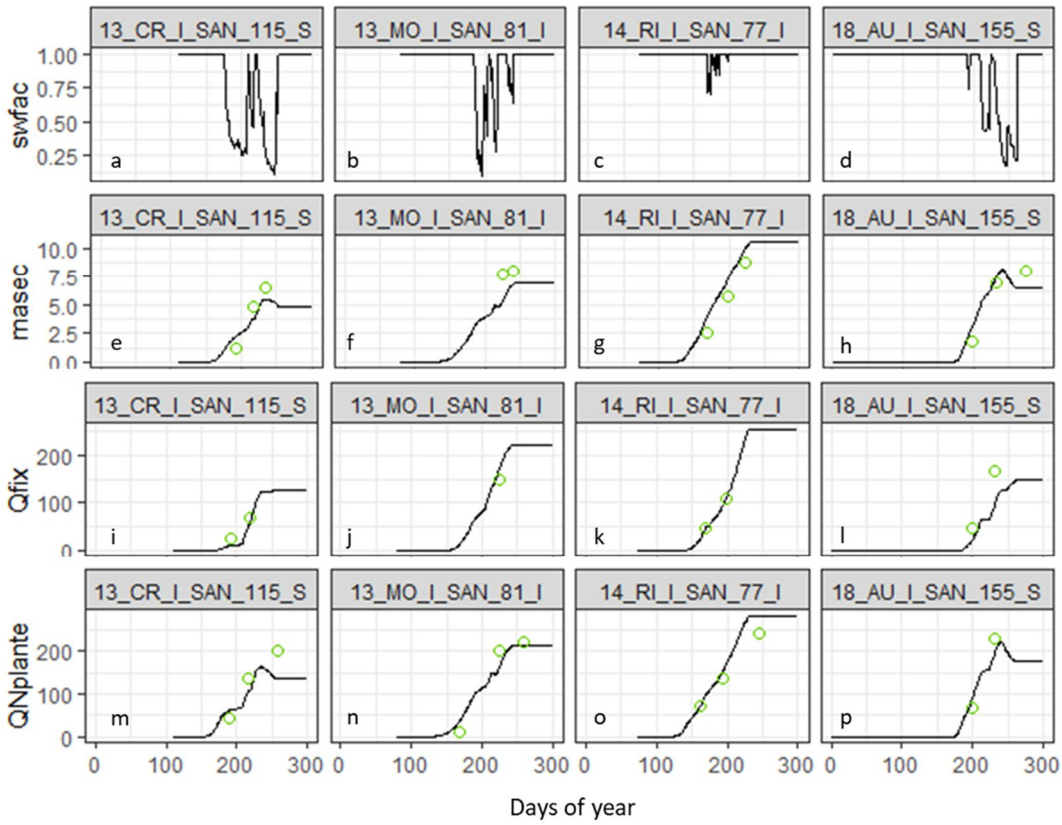


Figure 30 : Exemple de conditions contrastées en termes de stress hydrique simulé (*swfac*), biomasse aérienne (*masec* – t/ha), fixation symbiotique (*Qfix* – kg/ha) et azote total absorbé (*QNplante* – kg/ha) pour le cultivar Santana (GM I/II). Les lignes noires représentent les valeurs simulées par le modèle et les cercles verts les observations produites dans les expérimentations au champ. Les conditions représentées sont : En Crambade en 2013 (a, e, i, m), Mondonville en 2013 (b, f, j, n), Rivières en 2014 (c, g, k, o) et Auzeville en 2018 (d, h, l, p).

4.2.4. **Discussion**

4.2.4.1. Calibrer de nouvelles variétés de soja à partir d'environnements contrastés

Dans cette étude, nous avons fait le choix de représenter au mieux dans le modèle les processus écophysiologiques que sont la phénologie, les efficiences biologiques d'interception et conversion de la lumière en biomasse, la fixation symbiotique ou encore la croissance racinaire. Dans ce cadre, nous avons décidé de paramétrer un fichier « plante » par groupe de maturité testé au champ, plutôt que de calibrer un seul fichier « Soja » car certains paramètres définis comme spécifique dans STICS se sont avérés trop différents entre groupes de maturité dans le cas du soja comme ceux en lien avec la photopériode. En effet, la phénologie dépend des photopériodes critiques et optimales, liées au groupe de maturité (Setiyono et al., 2007). Son paramétrage a permis d'améliorer les performances de STICS en atteignant des RMSE comprises entre 4.8 et 8.7 jours, toutes bases de données confondues. Les performances de prédiction de la phénologie ont été améliorées pour STICS qui atteignait jusqu'alors des RMSE de 10 jours (Projet Sojamip, 2014), tout comme CropGro, un autre modèle sol-plante (Boote et al., 1998b). Un paramètre spécifique du modèle, *stressdev,* pourrait permettre de prendre en compte l'effet des stress hydrique et azoté sur le développement et potentiellement améliorer les prédictions de la phénologie. En effet, l'activation de ce formalisme couplé à la prise en compte de la température au niveau du couvert plutôt que celle de l'air, permet de ralentir le développement en fonction des températures et nutritions azotées rencontrées. Cependant, le paramétrage serait bien plus délicat et impliquerait la définition de coefficients multiplicateurs par phase de développement, pour un gain de performances assez réduit.

La littérature nous a permis de fixer des paramètres communs a priori à tous les groupes de maturité, tels que le coefficient cultural *Kmax*, les températures cardinales de développement ou les paramètres de la courbe de dilution *adil* et *bdil.* Le paramétrage a ensuite été poursuivi par groupe de maturité et a permis de mettre en évidence des différences de fonctionnement. La vitesse de croissance racinaire par exemple s'est montrée plus importante pour le cultivar Sultana (GM 000) que pour Ecudor (GM II). Ce résultat est comparable à celui de Kaspar et al. (1984) qui montrait des vitesses d'enracinement différentes entre des groupes de maturité I et II. La dynamique de LAI s'est aussi montrée impactée par le groupe de maturité, avec des vitesses maximales d'expansion foliaire (*dlaimaxbrut*) croissant en fonction de ce dernier. Nous avons fait le choix de n'optimiser que *dlaimaxbrut* et la durée de vie des feuilles *durvieF* mais le LAI peut être paramétré avec 8 paramètres supplémentaires ayant des sensibilités variables. Le risque est d'arriver à des dynamiques simulées proches en ayant une gamme de valeurs très larges pour ces paramètres. Il semblerait utile de simplifier ce formalisme en s'inspirant peut-être de Sinclair (1984) pour limiter les sources d'erreurs et le risque d'équifinalité avec des valeurs de paramètres différents.

Nous avons fait le choix de retenir les formalismes correspondants à une culture déterminée dans un souci de simplification. Ce choix a permis de représenter correctement l'accumulation de biomasse aérienne (36 < EF < 67 %), la fixation symbiotique (14 < EF < 61 %) et la quantité d'azote total absorbé par la plante (53 < EF < 54 %). Bien que dépendant directement de la quantité de biomasse simulée, le formalisme du rendement grain n'a pas réussi à bien reproduire les données observées (EF négative). En effet, les seuls leviers d'action utilisables concernent la mise en place d'un nombre de grains final (*nbgrains)* puis une vitesse de remplissage de ces grains (*vitircarbT)* pour arriver à un poids de grain maximal (*pgrainmaxi)* borné pour rester dans des valeurs biologiquement cohérentes. A partir du stade « début de remplissage des grains – R5 », seuls les excès et les déficits de températures (*tmaxremp, tminremp*) peuvent être pris en compte pour limiter le rendement. Or il est connu que le soja est aussi sensible au stress hydrique pendant cette période de remplissage (Desclaux et al., 2000). Nous avons tenté de maximiser la durée de la phase de remplissage en ajustant la date de maturité physiologique *imat* comme le suggéraient Jégo et al. (2010) mais cela n'a pas suffi à augmenter le rendement dans de nombreuses conditions, montrant ainsi les limites du formalismes pour cette culture. Le fonctionnement du formalisme d'accumulation d'azote dans les grains régi par le paramètre *vitirazo* a également montré de fortes limites. Les *CNgrain* simulées pouvaient être 4 à 5 fois supérieures aux valeurs observées et ceci est dû à l'absence de borne, tenant compte de la biomasse dans ce formalisme. Il est ainsi possible de simuler plus d'azote dans les grains que dans la plante totale. Une modification de ce formalisme sera clairement nécessaire pour avoir des sorties réalistes pour cette variable.

Les expérimentations utilisées dans cette étude ne comportaient pas de conditions non limitantes où le soja aurait pu exprimer son potentiel, notamment vis-à-vis de l'eau. Disposer de telles données aurait simplifié le paramétrage du modèle puisque les paramètres régissant les stress (*rapsenturg, sensrsec, inn-lai, -senes, -s*) auraient pu être ajustés dans un second temps pour limiter le potentiel après avoir calibré les paramètres de croissance potentielle. Cependant, la base de données expérimentale ne permettait pas une telle approche. De nombreux tests avec ou sans stress ont été effectués pour réussir à représenter au mieux leur impact sur les différents processus étudiés. L'expansion foliaire montrait par exemple une trop grande sensibilité au stress hydrique, liée au paramètre *psiturg* avec sa valeur initiale. Une deuxième phase de recherche bibliographique a permis de fixer ce paramètre à 9 bars (Bunce, 1977) à la place de 4 bars, ce qui a largement diminué la sensibilité de l'expansion foliaire au stress hydrique. Par ailleurs, les données d'initialisation (humidité du sol principalement) ayant un impact fort sur le fonctionnement du modèle, il a parfois été nécessaire de démarrer les simulations au 1er janvier de l'année étudiée pour permettre à STICS de simuler un stock d'eau cohérent au moment du semis. Les données expérimentales produites n'ont pas permis de paramétrer ni d'évaluer le modèle sur les quantités d'eau et d'azote dans le sol puisque seules des données moyennes (sur la totalité de la parcelle vs par micro-parcelle) ont été produites. Nous sommes cependant confiants dans la capacité de STICS à simuler ces variables puisqu'il a déjà été validé avec succès à ce sujet (Coucheney et al., 2015).

4.2.4.2. Comprendre les interactions génotype-environnement-conduite culturale

La modélisation agronomique est un outil très intéressant pour découpler les informations liées aux cultures et aux conditions environnementales (Chapman, 2008; Jeuffroy et al., 2014). Sans ce bruit, il est plus facile de comprendre a posteriori ce qui a impacté les performances d'une culture. Par exemple, le même cultivar pourrait être plus productif en semis précoce qu'en semis tardif, simplement parce que le positionnement du cycle lui aura permis d'esquiver une période de stress hydrique (Maury et al., 2015). Suite au paramétrage du modèle STICS pour le soja, nous avons pu mettre en évidence sa capacité à représenter les performances d'un même cultivar dans des environnements contrastés en termes de ressources hydriques, de types de sols et de climats. Ce que nous avons observé confirme les résultats de Merrien (1994), puisque le stress hydrique (*swfac* et *turfac* dans STICS) est l'élément qui impacte le plus les performances du soja. L'intérêt du modèle est de pouvoir replacer le cycle de la culture dans l'environnement abiotique pour visualiser rapidement les phases impactées par ce stress hydrique. En ajoutant à cette information les performances en termes de rendement grain, huile et protéines, nous pourrons être en mesure de qualifier les périodes de stress les plus impactantes et d'identifier les conduites les plus pertinentes en fonction des objectifs finaux. Comme nous avons choisi l'option « croissance déterminée », il n'est pas possible d'obtenir une information détaillée concernant le nombre de gousses et leurs possibles avortements. Un paramétrage avec l'option « croissance indéterminée » nécessiterait des données précises d'architecture des plantes tout au long du cycle, ou au moins la détermination du nombre de nœuds en dynamique, et une caractérisation des impacts au niveau de la plante d'un déficit hydrique en fin de cycle (Desclaux et al., 2000). Notre paramétrage sera cependant assez robuste pour caractériser et classer les environnements rencontrés dans le Sud-Ouest de la France.

4.2.5. **Conclusion**

Dans cette étude nous avons paramétré avec succès le modèle de culture STICS pour le soja à partir de sources de données diverses (littérature, données expérimentales, optimisation manuelle et mathématique). L'ensemble de paramètres retenu a permis d'obtenir des prédictions satisfaisantes de la phénologie, de la biomasse aérienne, de la fixation symbiotique et de l'absorption d'azote par la culture. Ce paramétrage nous a donné l'opportunité de comprendre plus finement le fonctionnement du modèle et ainsi de mettre en lumière des axes d'amélioration pour une adaptation plus fine à la culture de soja. Les formalismes de LAI et de rendement grain pourraient être modifiés en ce sens pour gagner en simplicité et en efficacité. Le modèle a pu représenter les interactions génotype-environnement-conduite culturale grâce au calcul des stress hydrique et azoté. Dans ce cadre, le jeu de paramètres produit dans cette étude pourra être utilisé pour : (i) diagnostiquer des conditions environnementales *a posteriori*, (ii) tester de nouvelles conduites culturales incluant le décalage de la date de semis ou le pilotage de l'irrigation. De nouvelles zones de cultures et opportunités pourront être mises en évidence à l'aide de ces connaissances actualisées.

4.3. Conclusion du chapitre et perspectives

Dans ce chapitre, nous avons utilisé toutes les informations à notre disposition pour calibrer et évaluer avec succès le modèle de culture STICS. Cette étape a permis d'intégrer les dernières connaissances produites au sujet des cultivars de soja produits en Europe dans ce modèle. Par ailleurs, près de 270 situations du Sud-Ouest de la France, définies par des combinaisons « cultivar-site-année-conduite hydrique-date de semis », ont été utilisées lors de ce travail. Cela permettra d'une part d'améliorer la robustesse de STICS dans ces environnements avec les cultivars testés, mais aussi de mieux comprendre les performances du soja dans ces différents environnements par une approche diagnostic assistée par la modélisation.

La calibration par groupe de maturité a permis d'améliorer les performances du modèle STICS concernant la phénologie, l'accumulation de biomasse et le LAI. Certains formalismes n'ont cependant pas été très performants pour représenter les caractéristiques des cultivars, c'est le cas du rendement, et des caractéristiques du grain. Les données produites dans le Chapitre 3 ont permis de valider la sensibilité relative des processus (expansion & transpiration) au déficit hydrique. En revanche, ces données n'ont pas pu être utilisées telles quelles dans STICS puisque le paramètre se présente sous forme de pression (potentiel hydrique de la feuille) et non sous forme de seuil de FTSW. Par ailleurs, nous avons simplifié la calibration en ne représentant que les groupes de maturité mais une calibration par cultivar permettrait de tester plus finement les réponses au stress hydrique, à la photopériode et à la température comme mis en évidence dans les Chapitres 2 et 3.

Sur la base du modèle STICS calibré et évalué pour le soja, l'étape suivante a été d'utiliser les sorties du modèle pour caractériser et classer des environnements, pour comprendre les performances des cultivars de soja en fonction des conditions qu'ils ont subis et par la suite de proposer des conduites adaptées pour les environnements les plus fréquemment rencontrés. Cette étude passera par le calcul de stress (hydriques et azoté) permis par STICS.

A retenir

- ✓ Une méthode de calibration efficace a permis d'estimer les paramètres de STICS soja
- ✓ STICS représente bien les effets des différentes dates de semis et conduites hydriques
- ✓ La biomasse, l'absorption et la fixation d'azote ont été bien simulées
- ✓ La prédiction de la phénologie a été améliorée par une calibration par groupe de maturité
- ✓ Une calibration au niveau cultivar sera nécessaire pour tester des réponses fines au stress hydrique
- ✓ Les formalismes du rendement en grains, de la teneur en huile et en azote (protéines) des grains devraient être adaptés pour représenter le soja
- ✓ La calibration peut être utilisée pour les groupes de maturité 000, I et II dans le Sud-Ouest de la France

Chapitre 5. Caractériser les Interactions Génotype x Environnement x Conduite culturale (IGEC) chez le soja

5.1. Objectifs

Les chapitres précédents nous ont permis de mettre en place des outils et méthodes de production et d'intégration des connaissances. Dans ce chapitre, nous combinerons ces différentes analyses et connaissances acquises pour caractériser des environnements et proposer des explications *a posteriori* des performances des cultivars étudiés dans ces situations de culture (**Figure 31**).

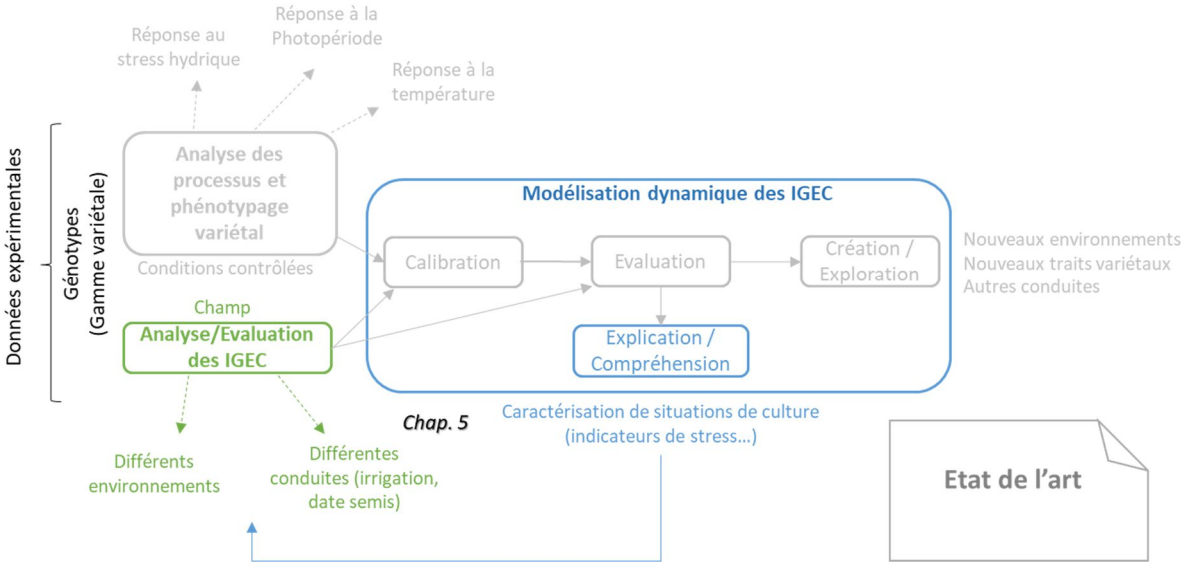


Figure 31 : Objectifs et démarche du Chapitre 5 dans le cadre de la thèse.

L'objectif du Chapitre 5 sera d'étudier l'impact des conduites (irrigation et date de semis), des cultivars et des environnements sur les performances des cultivars de soja étudiés. Pour y arriver nous procéderons de deux manières : (i) une approche statistique au niveau de la parcelle d'expérimentation, en utilisant le plan d'expérience adéquat ; (ii) une approche à partir des environnements, déterminés par des indicateurs agro-climatiques et agronomiques. Ces deux approches, complémentaires, auront pour intérêt de mettre en lumière des situations plus ou moins propices aux performances du soja et de nous aider à comprendre les raisons de ces performances (i.e. positionnement du cycle, stress).

5.2. Analyse de la réponse du soja à la date de semis et au régime hydrique à l'aide d'un modèle de simulation dynamique

5.2.1. Introduction

Le changement climatique est avéré. Les rapports successifs du GIEC (Groupe d'experts Intergouvernemental sur l'Evolution du Climat) tendent vers un « réchauffement climatique » de l'ordre de 1°C par rapport à la période préindustrielle (1850 – 1900) avec des épisodes de sècheresse ou de précipitations de plus en plus imprévisibles (Allen et al., 2018). En Europe sont attendues des vagues de chaleurs intenses dans le Sud couplées à des épisodes de sécheresse, une augmentation globale des températures sur tout le territoire et des précipitations plus intenses dans le Nord (IPCC, 2018b). Implanter des cultures dans ces futures situations nécessite de comprendre le fonctionnement des plantes pour pouvoir anticiper au mieux les besoins en termes de sélection, de conduite culturale ou de positionnement des cultivars dans les environnements. L'étude des interactions génotype-environnement-conduite culturale (IGEC) a souvent été menée à l'aide de méthodes statistiques permettant d'analyser de nombreuses données issues d'expérimentations multi-locales (Allard and Bradshaw, 1964; Brancourt-Hulmel, 1999; Simmonds, 1981; Sudarić et al., 2006; Zhe et al., 2010). Ces méthodes, mettant en évidence des différences significatives entre les environnements, les génotypes et leurs interactions, nécessitent cependant de nombreuses données observées, et des plans d'expérience connus et adaptés pour réussir à généraliser des résultats d'analyses statistiques. Parce que la mise en place d'expérimentations au champ est très coûteuse, cette approche statistique a été largement complétée par l'utilisation de modèles de culture qui permettent de simuler la réaction des plantes à un pas de temps journalier aux conditions de culture (sol, climat, pratiques) dans lesquelles elles étaient semées (Chapman, 2008; Salmerón et al., 2017). Les données simulées par les modèles ont pu être utilisées pour calculer des indicateurs climatiques ou agronomiques en vue de caractériser des environnements (Caubel et al., 2015; Chenu et al., 2011). Ainsi, l'analyse des IGEC via les modèles de cultures s'est largement développée pour devenir au cours de ces dernières années, l'une des méthodes les plus utilisée (Van Eeuwijk et al., 2016). Outre la caractérisation d'évènements passés, la modélisation permet d'explorer des situations futures ou non expérimentées (Battisti et al., 2017a), mais aussi des pratiques culturales diverses (Ala et al., 2017; Battisti et al., 2018b) et des cultivars réels ou virtuels (Boote, 2011), ce qui s'applique tout à fait à l'anticipation du changement climatique (par exemple pour la recherche d'idéotypes).

Le soja est une plante thermophile de jours courts dont les performances sont fortement impactées par le déficit hydrique. Il est principalement cultivé dans le Sud de l'Europe, où des épisodes de sécheresses et vagues de chaleurs sont attendus dans un futur proche. L'accompagnement du développement des surfaces de soja pourrait passer par plusieurs stratégies (Maury et al., 2015): (i) un semis précoce pour mettre en place une stratégie d'esquive du stress hydrique au cours des phases du cycle les plus sensibles, (ii) un choix de cultivars tolérants adaptés à des conditions hydriques limitantes, (iii) un pilotage de l'irrigation pour

éviter les contraintes hydriques sévères. Un semis précoce permettrait d'esquiver le stress hydrique souvent rencontré au cours de la phase de remplissage des grains, en décalant celui-ci plus tard dans le cycle. Cependant, les effets des températures faibles en début de cycle pourraient avoir un effet néfaste sur le développement et la croissance du soja en affectant la germination (Lamichhane et al., 2020), la fixation symbiotique (Zhang et al., 1995) ou encore la photosynthèse (Allen and Ort, 2001). Les effets de la photopériode sur le développement pourraient cependant augmenter la durée de la phase de croissance reproductive déterminant la mise en place du nombre de gousses et le remplissage des grains. Des études traitant du semis précoce (Pedersen and Lauer, 2004; Salmeron et al., 2014) ou tardif (Bastidas et al., 2008; Egli and Bruening, 2000; Hu and Wiatrak, 2012) du soja ont été réalisées outre Atlantique principalement mais majoritairement sur des groupes de maturité supérieurs à III. En Europe, la gamme de groupes de maturité implantée se situe entre 000 (très précoce) et II (tardif). Le semis de cultivars plus précoces dans une zone où sont habituellement semés des cultivars tardifs pourrait également présenter l'intérêt d'esquiver des stress hydriques ou thermiques en raccourcissant le cycle cultural et en anticipant la phase phénologique de plus grande sensibilité au déficit hydrique, ie.R5 à R6 (Pardo et al., 2015).

Dans cette étude nous avons choisi d'étudier plus précisément l'effet de la date de semis sur les performances de cultivars de soja de groupes de maturité habituellement cultivés en Europe pour des conditions irriguées et non irriguées. L'objectif a été d'identifier et de caractériser les situations environnementales pouvant impacter les performances du soja en particulier en testant des semis anticipés d'un mois par rapport aux conditions habituelles et en introduisant des cultivars précoces plus souvent cultivés dans des situations septentrionales. Dans ce but, un réseau d'expérimentations au champ a été mis en place entre 2010 et 2014 (projet Sojamip) et 2017-2018 (Thèse) dans le Sud-Ouest de la France en conditions sèches et irriguées pour des cultivars de groupes de maturités compris entre 000 et II (Maury et al., 2015). Le suivi dynamique du développement et l'acquisition des performances à la récolte ont été effectués sur tous ces cultivars pour permettre la caractérisation des interactions G x E x C.

5.2.2. **Matériel et méthodes**

5.2.2.1. Données expérimentales

5.2.2.1.1. Sites et design expérimentaux

Un réseau d'expérimentations multi-local a été mis en place au champ en 2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2017 et 2018 dans le Sud-Ouest de la France pour tester des combinaisons de cultivars, dates de semis et conduites hydriques. Les cultivars utilisés dans ce réseau ont pu varier au cours des années, mais trois d'entre eux sont restés communs à une grande partie des expérimentations : Isidor, Santana et Ecudor. Ces cultivars étaient par ailleurs représentatifs des groupes de maturité cultivés dans le Sud-Ouest de la France (GM I à II). Les caractéristiques « site, année, cultivar, date de semis » sont présentées dans le Tableau 23. Deux à trois modalités de dates de semis ont été testées, avec *a minima* une date « précoce » et une date «

conventionnelle » correspondant à la date à laquelle les agriculteurs sèment habituellement le soja dans la région considérée. A partir de 2013, un traitement « Conduite hydrique » a été ajouté, les essais étant alors conduits sans irrigation ou irrigués selon les préconisations de l'outil Irrisoja (Terres Inovia, 2019). Les quantités totales d'irrigation ont varié entre 65 et 290 mm selon les sites, les dates de semis et les années. Cette diversité s'est retrouvée au niveau des dispositifs expérimentaux utilisés, ceux-ci se répartissant entre Split-plot, Split Split-Plot et un dispositif se rapprochant d'un Split Split-Split-plot en 2018 sur le site d'Auzeville. Les caractéristiques de chaque site-année et les modalités des traitements réalisés sont décrits dans le Tableau 24.

5.2.2.1.2. Mesures

Les données climatiques (températures minimales et maximales, rayonnement solaire, vitesse du vent, humidité relative) ont été enregistrées quotidiennement à proximité des sites expérimentaux par une station climatique automatique de type Cimel. Chaque sol a été caractérisé par des analyses de texture et par des analyses physico-chimiques sur la zone 0-90 cm *a minima* avant le semis de la culture. La tension hydrique des sols a été suivie dans une micro parcelle du cultivar Santana, à 30, 60 et 90 cm de profondeur par des sondes Watermark (Irrometer, Riverside, CA) à des fins de pilotage de l'irrigation.

La phénologie a été notée en suivant l'échelle de Fehr and Caviness (1977) sur toutes les expérimentations avec des degrés de précision variables. *A minima* trois stades ont été notés (i) VE – émergence, (ii) R1 – apparition de la première fleur, (iii) R8 - maturité récolte. Dans le meilleur des cas (2017 et 2018), un suivi hebdomadaire a permis de recenser les principaux stades atteints par la culture. En fin de cycle cultural, le rendement grain et la date de récolte ont été enregistrés pour toutes les expérimentations. La qualité du grain déterminée par les pourcentages d'huile et de protéines a été analysée pour un tiers des expérimentations. Des mesures de composantes du rendement (nombre de gousses, nombre de grains) ont également été effectuées lorsque cela était possible. Le récapitulatif des caractéristiques des sites-années et des notations effectuées est présenté dans le Tableau 24.

Tableau 23 : Cultivars testés dans les différents sites-années, et 2 à 3 modalités de conduite hydrique. Les cultivars sont classés des plus précoces (GM 000) aux plus tardifs (GMII es cultivars sont classés des plus précoces (GM 000) aux plus tardifs (GMII).

Cultivar	Breeder	Maturity group	Auzeville (31)	Béziers (32)	En Crambade (31)	Mauguio (32)	Mondonville (31)	Rivières (81)
RGT SHOUNA	RAGT 2N	000	2017, 2018	-	-	-	-	-
SULTANA	RAGT 2N	000	2017, 2018	-	-	-	-	-
ES MENTOR	Euralis Semences	00	2018	-	-	-	-	-
SIGALIA	RAGT 2N	00	2018	2010	-	2010	2010	2010
SPLENDOR	Euralis Semences	00	-	2010	-	2010	2010	2010
SAREMA	RAGT 2N	0	-	2010, 2011, 2012	-	2010	2010, 2011, 2012	2010, 2011, 2012
ES PALLADOR	Euralis Semences	I	2018	-	-	-	-	-
ISIDOR	Euralis Semences	I	2017, 2018	2010, 2011, 2012	2013, 2014	2010	2010, 2011, 2012, 2013, 2014	2010, 2011, 2012, 2013, 2014
SUMATRA	RAGT 2N	I	-	2010	-	2010	2010	2010
SANTANA	RAGT 2N	I/II	2017, 2018		2013, 2014			
BLANCAS	Caussade Semences	II	2017, 2018	-	-	-	2011, 2013, 2014	2011, 2013, 2014
ECUDOR	Euralis Semences	II	2017, 2018	2010, 2011, 2012	2013, 2014	2010	2010, 2011, 2012, 2013, 2014	2010, 2011, 2012, 2013, 2014
FUKUI	Actisem	II	-	2010	-	2010	2010	2010

Tableau 24 : Récapitulatif des expérimentations réalisées par site et année. Sont reportés le type de dispositif (SP : Split-Plot, SSP : Split-Split-Plot), les dates de semis (en jours juliens), la conduite hydrique (IRR : Irrigué, DRY : Sec), le type de sol, les variables observées (BNF : Fixation symbiotique de l'azote, AGPN : teneur en azote de la plante, AGB : Biomasse aérienne, GY : Rendement grain, GNC : teneur en azote des graines, oil : teneur en huile des graines), composantes du rendement (Plant/Grain / Pods number : nombre de grains et de gousses par m^2) ont été effectuées.

Site	Year	Design	Planting (DOY)	Water Management	Soil type	Observed variables	Plant architecture notations
Auzeville	2017	SSP + B	80, 130	IRR, DRY	Clay Loam	GY, GNC, Oil	Pod number, Grain number, Plant number
	2018	SSSP + B	114, 155	IRR, DRY	Silty Clay Loam	GY, GNC, Oil	Pod number, Grain number, Plant number
Béziers	2010	SP + B	55, 76, 112	IRR	Loam	GY	Pod number, Plant number
	2011	SP + B	67, 96, 132	IRR	Loam	GY	Pod number, Plant number
	2012	SP + B	76, 103, 131	IRR	Silt Loam	GY, GNC	Pod number, Plant number
En Crambade	2013	SSP + B	74, 115	IRR, DRY	Clay	GY, GNC, Oil	-
	2014	SSP + B	73, 120	IRR, DRY	Clay	GY, GNC, Oil	-
Mauguio	2010	SP	74, 98, 145	IRR	Clay Loam	GY	Pod number, Plant number
Mondonville	2010	SP	61, 92, 138	IRR	Silt Loam	GY	-
	2011	SP + B	80, 102, 124	IRR	Silt Loam	GY	-
	2012	SP	76, 97, 124	IRR	Silt Loam	GY, GNC	Pod number, Plant number
	2013	SSP + B	81, 147	IRR, DRY	Silt Loam	GY, GNC, Oil	Pod number, Plant number
	2014	SP + B	126	IRR, DRY	Silt Loam	GY, GNC, oil	-
Rivières	2010	SP + B	62, 99	IRR	Clay Loam	GY	-
	2011	SP + B	70, 102, 131	IRR	Clay Loam	GY	-
	2012	SP	76, 108, 138	IRR	Clay Loam	GY, GNC	-
	2013	SSP + B	81, 126	IRR, DRY	Clay Loam	GY, GNC, Oil	Pod number, Plant number
	2014	SSP + B	77, 126	IRR, DRY	Clay Loam	GY, GNC, Oil	-

Dans toutes les expérimentations, a minima les notations des stades phénologiques emergence-R1-maturité R8 sont effectuées.

5.2.2.2. Données simulées par le modèle STICS

Le modèle STICS calibré pour le soja (Chapitre 4) a été utilisé pour : 1 - calculer des facteurs de stress, 2 - simuler la phénologie manquante dans les observations, 3 - simuler les performances des cultivars (rendement grain, huile, protéines, composantes du rendement), 4 – calculer des efficiences de variables agroclimatiques (*fapar*), à un pas de temps journalier.

Plusieurs facteurs de stress ont été calculés par le modèle STICS. Ces facteurs, variant entre 0 (stress intense) et 1 (pas de stress), réduisent les performances des processus impactés. Les stress liés au déficit hydrique *turfac* et *swfac*, impactant respectivement les processus de turgescence et de régulation stomatique, dépendent de l'eau transpirable dans le sol et de la réponse stomatique de la plante, les racines permettant la connexion la plante au réservoir « sol » pour accéder à l'eau disponible. Les stress liés à la carence azotée *innlai*, *inns* et *innsenes* affectent respectivement l'expansion foliaire, la croissance en biomasse et la sénescence foliaire. Ces derniers impactent peu les performances du soja lorsqu'ils agissent seuls mais peuvent être renforcés en condition hydrique limitante renforçant le stress total par un effet multiplicatif. Les stress liés aux excès ou aux défauts thermiques pendant la phase de remplissage des grains *ftempremp*, permettent d'appliquer un facteur de réduction au rendement si les températures sont supérieures ou inférieures aux bornes *tmaxremp* et *tminremp* paramétrées dans le fichier plante soient respectivement 30°C et 5°C dans notre cas. Par contre, aucun stress ralentissant ou accélérant les processus de développement n'a été appliqué avec les formalismes choisis. Les caractéristiques des variables simulées retenues dans cette étude sont présentées dans le Tableau 25.

Tableau 25 : Variables simulées et calculées par le modèle STICS et utilisées dans cette étude : nom, description et unité.

Variable	Description	Unit
airg(n)	Daily amount of irrigation water	mm.d-1
chargefruit	Number of filling grains or ripe fruits	m-2
CNgrain	N concentration in fruits	% dry weight
fapar	Proportion of the radiation intercepted	0-1
huile	Oil content of harvested organs	0-1
idrps	Starting date of filling of harvested organs	julian day
iflos	Date of flowering	julian day
imats	Date of start of physiological maturity	julian day
inn	Nitrogen nutrition index (NNI)	0-2
innlai	Reduction factor on leaf growth due to NNI (nitrogen deficiency)	innmin to 1
inns	Reduction factor on biomass growth due to NNI (nitrogen deficiency)	innmin to 1
innsenes	Nitrogen stress index affecting leaves death	innmin to 1
irecs	Date of harvest (first if several)	julian day
mafruit	Biomass of harvested organs	t.ha-1
p1000grain	1000 grains weight	g
precip	Daily amount of water added to soil (precipitation + irrigation)	mm.d-1
Ratm	Atmospheric radiation	MJ.m-2
swfac	Stomatic water stress index	0-1
tmax(n)	Maximum active temperature of atmosphere	degreeC
tmin(n)	Minimum active temperature of atmosphere	degreeC
tmoy(n)	Mean active temperature of atmosphere	degreeC
trg(n)	Active radiation (entered or calculated)	MJ.m-2
trr(n)	Daily rainfall	mm.d-1
turfac	Turgescence water stress index	0-1

5.2.2.3. Analyses statistiques

Les expérimentations ont été analysées individuellement selon leur dispositif expérimental propre (voir Tableau 24). Les effets des cultivars, dates de semis, conduite hydrique et blocs ont été analysés avec le logiciel R (version 3.2.2; [R Core Team (2015) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna]) et les fonctions sp.plot et ssp.plot du package agricolae s'appliquant respectivement à des dispositifs en split plot et split split plot. Le dispositif mis en place en 2018 sur le site d'Auzeville étant un peu plus complexe, nous avons choisi de traiter séparément les deux conduites hydriques (sec et irrigué) sous forme de split split plot.

5.2.2.4. Indicateurs : typologie et mode de calcul

Afin de classer et caractériser les situations environnementales sans tenir compte des performances à la récolte des cultivars étudiés, 41 indicateurs ont été calculés à partir des variables simulées par le modèle STICS, des données climatiques et des observations au champ. Leur typologie peut être décrite comme suit :

- indicateurs phéno-climatiques : indicateurs climatiques calculés pour des phases phénologiques de la culture (i.e. sommes de précipitations sur la phase émergence – floraison).

- indicateurs agro-climatiques : basés sur des variables de stress eau ou thermiques calculés par des modèles de culture intégrant le type de sol (i.e. nombre de jours où le stress hydrique dépasse un seuil donné).

Les indicateurs phéno et agro-climatiques ont été calculés pour trois phases phénologiques : 1 - Emergence à Floraison (EmR1), 2 – Floraison à Début du remplissage (R1R5), 3 – Début du remplissage à la Récolte (R5Rc). Les dates des stades phénologiques observés au champ ont été utilisées pour réaliser ce calcul lorsque cela était possible. Dans le cas d'une absence de notation, la date simulée par STICS a été utilisée. Quatre indicateurs climatiques ont été calculés pour chaque phase, les sommes de précipitations *cum_precip*, le nombre de jours où la température est supérieure à 28, 30, 32°C (*ndays_tmax_n*) ou inférieure à 2, 4, 6°C (*ndays_tmin_n*), les sommes de radiations atmosphériques *cum_Ratm* et radiations actives *cum_trg.n*. Un indicateur phénologique caractérisant le nombre de jours par phase a été retenu *ndays_phase*. Deux indicateurs dérivés des variables calculées par le modèle ont été utilisés soient le nombre de jours où *swfac* est inférieur à 0.2, 0.4 et 0.6, *ndays_swfax_n*, une valeur de *swfac* égale à 1 représentant une absence de stress et les sommes de proportions de radiations interceptées *cum_fapar*. La liste des indicateurs et leurs caractéristiques sont reportées dans le Tableau A (annexes).

L'objectif était de représenter au mieux les situations pouvant impacter les performances du soja, d'où la prise en compte de l'intensité du stress hydrique *swfac*, de l'apport en eau, du rayonnement et des températures proches de *tmaxremp* ou de la température de base du soja.

5.2.2.5. Classification

5.2.2.5.1. Indicateurs

Une classification des indicateurs ayant le plus d'importance dans l'explication du rendement à 0% d'humidité a été réalisée avec une PLSR (partial least square regression) avec le package *pls* du logiciel R (version 3.2.2; [R Core Team (2015) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna]). L'intérêt de la PLSR est la possibilité de traiter des variables explicatives, ici les indicateurs, très corrélées (multicolinéarité). Cette régression a été effectuée sur tous les indicateurs calculés par phase pour toutes les USMs après avoir été centrés et réduits. Les performances de la PLSR ont été évaluées en calculant la RMSE (Root Mean Square Error), le biais (MBE), l'efficience (EFF) et le coefficient de détermination (R^2). Ces indicateurs et leur formule de calcul sont reportés dans le Tableau 26.

Tableau 26 : Indicateurs de performances pour l'évaluation de l'analyse PLS et leurs équations.

Performance Indicator	Equation	Unit
Root Mean Square Error (RMSE)	$RMSE = \sqrt{\frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n}\frac{(\hat{y}_i - y_i)^2}{n}}$	days
Mean Bias Error (MBE)	$MBE = \frac{\sum_{i=1}^{n}(\hat{y}_i - y_i)}{n}$	days
Coefficient of Determination (R^2)	$R^2 = 1 - \frac{\sum_{i=1}^{n}(y_i - \hat{y}_i)^2}{\sum_{i=1}^{n}(y_i - \bar{y})^2}$	unitless
Efficiency (EF)	$EF = (1 - \frac{\sum(y_i - \hat{y}_i)^2}{\sum(y_i - \bar{y})^2}) \times 100$	%

Where y_i is the observed value for the i observation, $\hat{y}_i$ is the predicted value and $\bar{y}$ is the average of observations.

5.2.2.5.2. « Environnements »

Une classification des USMs en deux temps a été effectuée sur les indicateurs des trois phases phénologiques retenus après l'analyse PLSR. Il a été décidé de réaliser la classification au niveau USM pour tenir compte de la phénologie des sojas des différents groupes de maturités étudiés, cette phénologie entraînant des durées et intensités de stress potentiellement différentes pour une même situation et date de semis. Dans un premier temps une classification ascendante hiérarchique selon la méthode de Ward (Ward and Hook, 1963) et en calculant les distances euclidiennes au carré (fonction HCPC du package *FactoMineR*) a été effectuée avec le logiciel R pour déterminer le nombre de classes à retenir. Dans un deuxième temps, cette classification a été affinée avec l'algorithme k-means (package *kmean*) selon la méthode de Hartigan and Wong (1979) en fixant comme valeur de *k* le nombre de classes retenu à l'étape précédente et

en utilisant la méthode de calcul euclidienne au carré pour les distances entre classes. La performance de la classification a été évaluée en calculant le ratio des sommes des carrés entre classes sur la somme des carrés totaux.

Chaque classe a été caractérisée par les observations de fin de cycle des USMs. Une analyse de variance et un test de Student Newman Keuls au seuil $p < 0.01$ ont été effectués sur ces données pour mettre en évidence les différences entre classes. Ces analyses ont été réalisées avec le logiciel R grâce aux packages *stat* et *agricolae*.

Classer et caractériser les environnements a été décidé afin d'avoir une vision d'ensemble, sans *a priori*, des différentes USMs étudiées. Pour rester le plus neutre possible, tout en cherchant à expliquer au mieux les différences entre ces environnements, nous avons choisi de calculer dans un premier temps les indicateurs ayant, selon la littérature, le plus d'impact sur les performances du soja. L'analyse de la performance de ces indicateurs pour expliquer le rendement à 0 % d'humidité par la PLSR a été réalisée afin d'éliminer des indicateurs potentiellement en doublons (très corrélés entre eux) et surtout de simplifier l'interprétation *a posteriori*. La décision de retenir au final 4 indicateurs par phase phénologique a fait suite à cette nécessité de simplification.

5.2.3. **Résultats**

5.2.3.1. Conditions expérimentales

Les conditions climatiques rencontrées au cours des différentes années d'expérimentations ont permis de couvrir des situations contrastées en termes de températures, précipitations et conduites hydriques. Les années 2010 et 2011 ont été particulièrement sèches alors que 2014 et 2018 ont été très pluvieuses de manière générale. Les diagrammes ombrothermiques des expérimentations pour chaque site-année-date de semis sont reportées dans la Figure A en annexes.

5.2.3.2. Analyses statistiques des expérimentations

Sur les 18 expérimentations disponibles, 4 ne présentaient pas de blocs statistiques et n'ont pas pu être analysées avec les modèles prévus. Les données produites ont néanmoins été utilisées dans les étapes suivantes de cette étude.

Les analyses de variance des split plot (7 sites-années) et split split plot (7 sites-années) ont été résumées dans le Tableau 27. Ces analyses ont montré un effet très significatif ($0.001 < p < 0.01$) de la conduite hydrique (non irrigué vs irrigué) sur le rendement en grains, le poids de 1000 grains (PMG), la teneur en protéines et en huile et le nombre de grains par m² des cultivars. Le nombre de gousses par m² a également été impacté dans une moindre mesure avec ($0.01 < p < 0.05$). Pour toutes ces variables, hormis la teneur en huile, l'irrigation raisonnée a permis d'augmenter les performances agronomiques. La date de semis a eu un effet très significatif ($0.001 < p < 0.01$) sur le rendement et le nombre de gousses par m² et significatif ($0.01 < p <$

0.05) sur le PMG, la teneur en protéines et le nombre de grains par m². Le semis conventionnel (date habituelle de semis dans la région Sud-Ouest) s'est traduit par des rendements en grains supérieurs au semis précoce, ce dernier étant plus favorable aux PMG et à la teneur en protéines. Aucune règle générale n'a été observée quant au nombre de gousses et de grains par m². Le choix du cultivar a eu un effet très significatif ($0.001 < p < 0.01$) sur toutes les variables sauf la teneur en huile et le nombre de gousses par m² ($0.05 < p < 0.1$). Les cultivars tardifs (GM I à II) ont augmenté le rendement en grains, le nombre de grains et de gousses par m². Les cultivars précoces (GM 000 à 0) présentaient des PMG et taux de protéines plus élevés. Les interactions entre conduite hydrique et date de semis ont été significatives pour le rendement en grains, les teneurs en protéines et en huile et le nombre de grains par m² ($0.01 < p < 0.05$). L'irrigation couplée à un semis conventionnel a amélioré le rendement en grains alors qu'une irrigation associée à un semis précoce a permis d'obtenir des teneurs en protéines plus élevées. Le choix d'un cultivar tardif couplé à une date de semis conventionnelle a montré une amélioration très significative du rendement en grains ($0.001 < p < 0.01$) par rapport à une variété précoce. Les interactions entre conduite hydrique et cultivar ou entre les trois traitements étudiés n'ont pas montré de différences très significatives ni de règle générale pour les variables impactées.

Tableau 27 : Résumé des analyses statistiques par site-année pour différentes observations à la récolte. Sont reportés les effets des différents facteurs et leurs interactions : WM : Conduite hydrique, PD : Date de semis, CV : Cultivar. Les cases sont colorées en fonction du niveau de significativité moyen obtenu dans les analyses statistiques. Les annotations donnent les conditions permettant de maximiser l'observation concernée, par exemple « irrigation » permet d'augmenter « Dry yield » de façon très significative ($0.001 < p < 0.01$).

Observation	WM	PD	CV	PD x WM	PD x CV	WM x CV	PD x WM x CV
Dry yield (t/ha)	Irrigation	Conv. Sowing	Late MGs	Conv. Sowing x Irrigation	Conv. sowing x Late MGs	-	
TGW (g)	Irrigation	Early sowing	Early MGs	-	-	-	
Protein concentration (%)	Irrigation	Early sowing	Early MGs	Irrigation x Early sowing	-	-	
Oil concentration (%)	Rainfed	-	-	-	-	-	-
Pod number per m²	Irrigation	-	Late MGs		-	-	
Grain number per m²	Irrigation	-	Late MGs	-	-	-	

Significativity

- (0.001 < p < 0.01)
- (0.01 < p < 0.05)
- (0.05 < p < 0.1)
- Ns

Ces analyses statistiques ont permis de mettre en évidence des situations diversement propices au semis précoce. Le Tableau 28 présente le classement des sites-année-conduite hydrique en fonction de la réponse du rendement grain au semis précoce ($p < 0.01$). L'expérimentation de 2018 à Auzeville ayant testé des dates de semis conventionnelle et tardive ne fait pas partie de ce classement. Il est à noter cependant que la conduite irriguée de cette expérimentation a montré de meilleures performances en semis conventionnel, alors qu'il n'y avait aucune différence de performances entre les deux dates de semis en l'absence d'irrigation.

Tableau 28 : Classement des sites-années-conduite hydrique en fonction de la réponse du rendement en grains à une date de semis précoce. Dans les colonnes de gauche et de droite sont considérées uniquement les situations présentant une différence significative pour la date de semis ($p < 0.01$), celle du centre recense les situations ne présentant aucune différence significative de rendement en grain quelle que soit la date de semis. Les sites-années conduits uniquement en « irrigué » sont indiqués en *italique*.

Early sowing > Conv. Sowing	**Early sowing = Conv. Sowing**	**Early sowing < Conv. Sowing**
2011_BEZIERS_IRR	2013_EN CRAMBADE_IRR	*2010_BEZIERS_IRR*
2013_EN CRAMBADE_DRY	2013_MONDONVILLE_DRY	*2010_RIVIERES_IRR*
2017_AUZEVILLE_DRY	2013_RIVIERES_IRR	*2011_MONDONVILLE_IRR*
	2014_EN CRAMBADE_IRR	*2011_RIVIERES_IRR*
	2014_RIVIERES_DRY	*2012_BEZIERS_IRR*
	2014_RIVIERES_IRR	2013_MONDONVILLE_IRR
	2017_AUZEVILLE_IRR	2013_RIVIERES_DRY
		2014_EN CRAMBADE_DRY

Sur les 18 sites-années-conduite hydrique, 8 ont montré des rendements significativement inférieurs en semis précoce (implantation avant début avril), 7 n'ont montré aucune différence entre les deux modalités et 3 ont révélé des rendements supérieurs en semis précoce. Ces trois situations étaient Béziers-2011 (irrigué), En Crambade-2013 (non irrigué) et Auzeville-2017 (non irrigué). La conduite irriguée de ces deux derniers sites-années n'a présenté aucune différence significative de rendement entre les semis précoces et conventionnels. Dans ces deux situations, le semis précoce a permis d'améliorer les performances en non irrigué, tous cultivars confondus. Inversement les situations Mondonville-2013 (irrigué), Rivières-2013 (non irrigué) et En Crambade-2014 (non-irrigué) ont présenté des performances plus faibles en semis précoce alors que les conduites hydriques opposées ne montraient pas de différences significatives entre dates de semis. L'expérimentation menée en 2014 à Rivières n'a montré aucune différence de rendement en fonction des dates de semis ou de la conduite hydrique.

La Figure 32 montre le rendement grain de 5 cultivars (Sultana, RGT Shouna, Isidor, Santana, Ecudor) en fonction des conditions culturales rencontrées (site-année-date de semis-conduite hydrique) classées par rendement moyen croissant des environnements. Les rendements moyens observés étaient compris entre 1.55 t/ha pour le site au potentiel le plus faible et 4.74 t/ha pour le meilleur. Les situations qui ne présentaient pas de différences significatives entre semis précoce et semis conventionnel se sont retrouvées pour la plupart dans le tiers supérieur

des environnements (10 situations sur 14). En revanche, aucun pattern n'a été mis en évidence pour les situations présentant une différence significative de rendement entre les deux dates de semis.

Le cultivar Ecudor a montré un rendement supérieur aux autres génotypes dans le site de Béziers, quelle que soit la conduite mise en place. Cela n'a pas été le cas d'Isidor qui a moins bien fonctionné dans ce site, particulièrement en 2010. *A contrario*, ce cultivar a été plus performant que les autres dans le site de Mondonville en 2010. Santana semblait plus adapté aux environnements à haut potentiel puisqu'il a eu un rendement similaire ou supérieur dans les dix meilleures situations représentées. Les variétés précoces Sultana et RGT Shouna n'ont été testées qu'en 2017 et 2018 à Auzeville. Ces cultivars ont pu atteindre des performances dans la moyenne des rendements des variétés plus tardives dans trois situations : en 2017 pour la date de semis conventionnelle (irriguée et non-irriguée) et en 2018 pour la date de semis conventionnelle non irriguée. Dans toutes les autres situations, les performances des cultivars précoces ont été moindres par rapport aux tardifs.

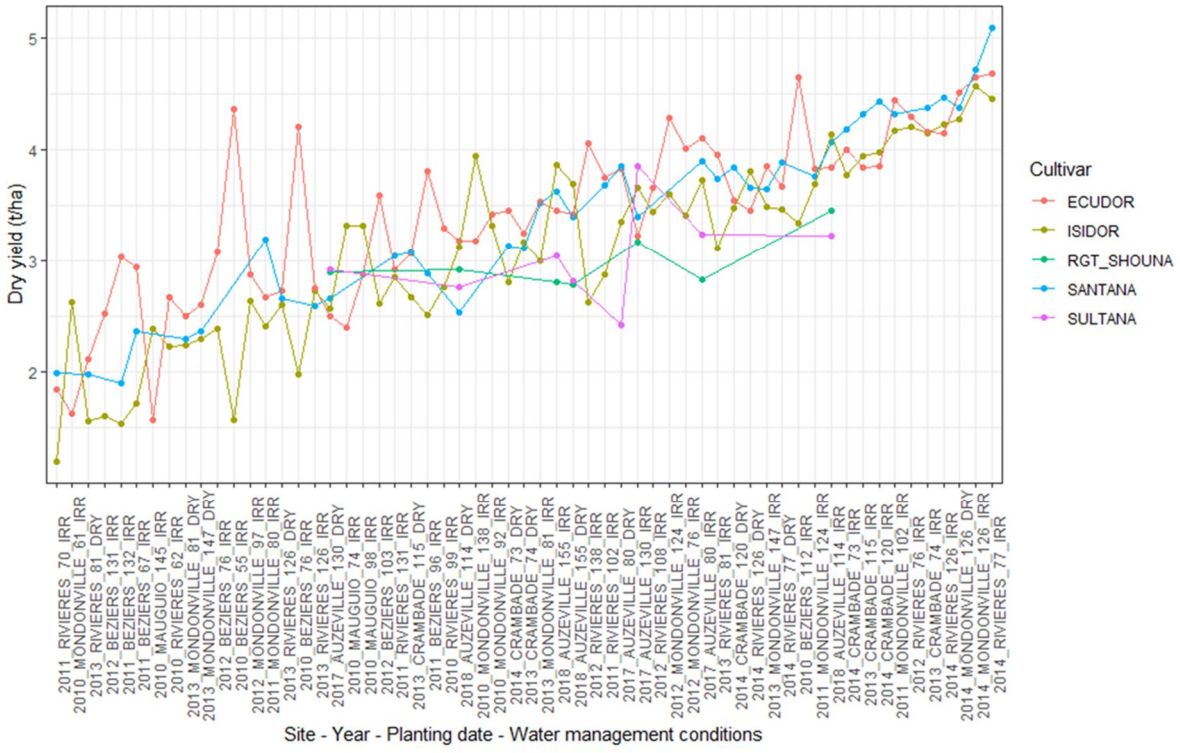


Figure 32 : Représentation graphique des rendements en grains à 0% d'humidité (t/ha) de 5 cultivars en fonction des situations « site – année - date de semis - conduite hydrique ». Les environnements ont été classés par rendement moyen croissant de la gauche vers la droite. Les dates de semis ont été reportées en jours juliens.

5.2.3.3. Indicateurs agro- et éco-climatiques

L'analyse PLSR de la contribution des 41 indicateurs au rendement grain a montré une efficience de 32.4 % sur les 4 axes retenus (Tableau 29). Cette analyse a permis de classer les indicateurs en fonction de leur contribution dans la prédiction du rendement final. Les indicateurs, leur description et classement sont reportés dans le Tableau A en annexes.

Tableau 29 : Indicateurs de performances du modèle PLS. Axes : nombre d'axes retenus, RMSE : Root Mean Square Error (sans unité), MBE : biais (sans unité), EF : efficience (%), R^2 : coefficient de détermination.

Axes	RMSE	MBE	EF	R^2
4	6.49	0.04	32.4	0.33

Suite à cette classification, 4 indicateurs par phase phénologique ont été retenus selon la règle de décision suivante : 1- valeur de la VIP (Variable Importance in Projection), 2 – retrait des indicateurs « doublons » : ainsi, par exemple, si le nombre de jours où Tmax > 28°C est retenu, alors la variable équivalente pour Tmax > 30°C n'a pas été prise en compte si elle arrivait plus bas dans la classification, 3- la durée de la phase considérée a été gardée par défaut. Les indicateurs retenus et leurs caractéristiques sont présentés dans le Tableau 30. Les valeurs de *fapar* et de la durée (en jours) de chaque phase ont ainsi été retenus pour les 3 phases considérées Emergence-Floraison, Floraison-Remplissage, Remplissage-Récolte. L'intensité du stress hydrique *swfac* a été retenue pour les phases R1R5 et R5Rc par le biais du nombre de jours où *swfac* < 0.2. Les indicateurs liés aux températures et retenus pour chaque phase dépendaient de ces dernières. Le nombre de jours où Tmin est inférieure à 2°C n'est utilisé que pour la première phase EmR1, le nombre de jours où Tmax dépasse 32°C a impacté les deux premières phases EmR1 et R1R5 et la dernière phase R5Rc a été caractérisée par le nombre de jours où Tmax est supérieure à 28°C.

Tableau 30 : Indicateurs retenus après la classification par PLSR. Cum_fapar : rayonnement utile cumulé sur la durée de la phase considérée, ndays_phase : nombre de jour de la phase considérée, ndays_tmax_n : nombre de jours où la tmax est supérieure à une température donnée pendant la phase considérée, ndays_tmin_n : nombre de jours où la tmin est inférieure à une température donnée pendant la phase considérée, ndays_swfac_0.2 : nombre de jours où la valeur de l'indice de stress hydrique swfac est inférieure à 0.2 pendant la phase considérée (stress intense). Les indicateurs sont classés par phase phénologique et par VIP (Variable Importance in Projection) décroissante.

Phase	Indicator	Type	Unit	VIP
Emergence_R1	cum_fapar_EmR1	agronomic	Unitless	1.71
	ndays_phase_EmR1	agronomic	Days	0.91
	ndays_tmax_32_EmR1	climatic	Days	0.97
	ndays_tmin_2_EmR1	climatic	Days	0.90
R1_R5	cum_fapar_R1R5	agronomic	Unitless	0.85
	ndays_phase_R1R5	agronomic	Days	0.29
	ndays_swfac_0.2_R1R5	agronomic	Days	1.04
	ndays_tmax_32_R1R5	climatic	Days	0.88
R5_Harvest	cum_fapar_R5Rc	agronomic	Unitless	1.19
	ndays_phase_R5Rc	agronomic	Days	1.40
	ndays_tmax_28_R5Rc	climatic	Days	1.78
	ndays_swfac_0.2_R5Rc	agronomic	Days	1.39

5.2.3.4. Classification des USMs en fonction des indicateurs.

La classification ascendante hiérarchique (Figure 33) a permis de retenir un nombre de classes final de 5. La deuxième classification par k-means s'est traduit par un pourcentage d'explication de la variation entre classes de 43.1%. Les 3 premiers axes de l'Analyse en Composantes Principales des USMs ont expliqué 57.6 % de la variation des environnements. Le récapitulatif des USMs contenues dans chaque classe est reporté dans le Tableau B en annexes.

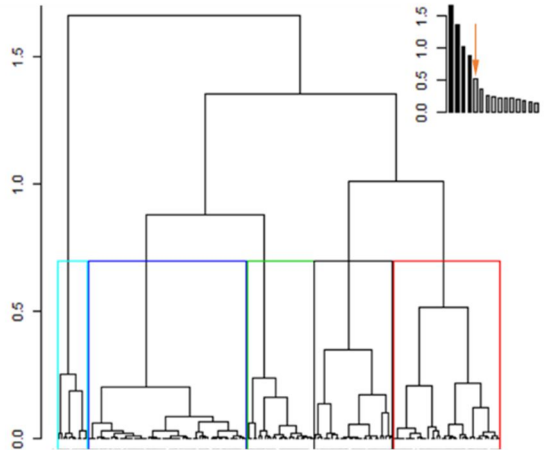


Figure 33 : Représentation graphique de la classification ascendante hiérarchique des environnements préalable à l'analyse par l'algorithme k-means.

Chaque classe a été caractérisée par les valeurs centrés-réduites des 12 indicateurs utilisés pour la classification et par les valeurs moyennes des observations au champ des USMs concernées. Ces informations sont représentées dans la Figure 34.

- *Classe 1* – *Stress hydrique et hautes températures en phase reproductrice*. Cette classe se caractérise par des stress hydriques intenses au cours des phases R1R5 et R5Rc mais également par des températures élevées (Tmax > 28°C) en fin de cycle. La phase R5Rc était également plus longue dans cette classe, ce qui a augmenté le *fapar* cumulé. Le rendement, le nombre de gousses et de grains par m², et la teneur en huile des graines ont été impactés par ces conditions, la classe 1 présentant dans ce cas des performances significativement inférieures pour $p < 0.01$ avec le test SNK. Le PMG et la teneur en protéines ont été au contraire favorisés par ces fortes valeurs de stress hydrique et thermique. Cette classe présentait également le nombre de plante par m² le plus faible. La classe 1 comprend 13 USMs des années 2010 et 2013 Mauguio et Mondonville (10 USMs sur 13), toutes dates de semis confondues et pour des situations majoritairement irriguées.

- *Classe 2* – *Stress hydrique pendant la floraison et hautes températures en fin de cycle*. Le stress hydrique pendant la phase R1R5 a été plus fréquent et plus intense dans cette classe que dans les autres, ce qui a entraîné une diminution du *fapar* cumulé sur R1R5. Le nombre de jours où Tmax > 28°C en fin de cycle a été un peu supérieur à la moyenne. Les conditions rencontrées dans cette classe ont également impacté le rendement grain, la teneur en protéines et le PMG, puisque cette classe s'est retrouvée en dernière place du classement selon le test SNK pour ces variables. La classe 2 comprend 12 USMs et est largement dominée par le site de Béziers (10 USMs) de 2010 à 2012. Toutes les situations comprises dans cette classe étaient irriguées pour une gamme de dates de semis.

- *Classe 3 : Situations « moyennes », peu de stress hydrique.* Dans cette classe, les valeurs des indicateurs centrées et réduites se sont toutes retrouvées autour de 0. Il s'agit de la classe comprenant le plus grand nombre d'USMs avec un total de 61. C'est dans cette classe que les valeurs les plus élevées ont été observées pour le rendement, le nombre de grains par m², le PMG et la teneur en huile. Les sites représentés dans cette classe sont principalement Rivières, Mondonville et En Crambade. La grande majorité des situations étaient irriguées, sauf pour l'année 2014. Cette année a cependant été particulièrement pluvieuse, notamment en fin de cycle cultural.

- *Classe 4 : Froid en début de cycle, peu de stress hydrique*. Cette classe se caractérise par des températures faibles sur la phase EmR1, ce qui a eu pour effet d'augmenter la durée de cette phase et donc le *fapar* cumulé. Les stress y ont été faibles, avec des valeurs autour de 0 mais la température de l'air a été élevée pendant la phase R1R5. Le rendement, le nombre de grains et de gousses par m², la teneur en huile et le PMG ont été favorisés par ces conditions. Cette classe, comprenant 37 USMs, signe particulièrement les dates de semis précoces, quelle que soit leur conduite hydrique. Certaines situations de 2013 et 2014 ont cependant fait exception puisqu'il s'agissait de dates de semis conventionnelles (En Crambade-2013 et Rivières-2014). Ces situations ont montré des températures plus froides au printemps en général.

- *Classe 5 : Chaud en début de cycle, peu de stress hydrique*. Le nombre de jours où la température dépasse 32°C sur les phases EmR1 et R1R5 a été le plus élevé dans cette classe. Le stress hydrique est resté dans la moyenne et les épisodes de températures élevées en fin de cycle ont été plus faibles que dans les autres classes. Le rendement y a été un peu plus faible que dans les classes 3 et 4, malgré un nombre de grains par m² identique. Le PMG et la teneur en huile des grains ont été impactés par les conditions subies par les plantes dans cette classe. Composée de 34 USMs, la classe 5 regroupe majoritairement les dates de semis tardives, toutes conduites hydriques confondues. 4 situations de 2013 appartiennent cependant à des dates de semis précoces sur les sites de Mondonville et de Rivières.

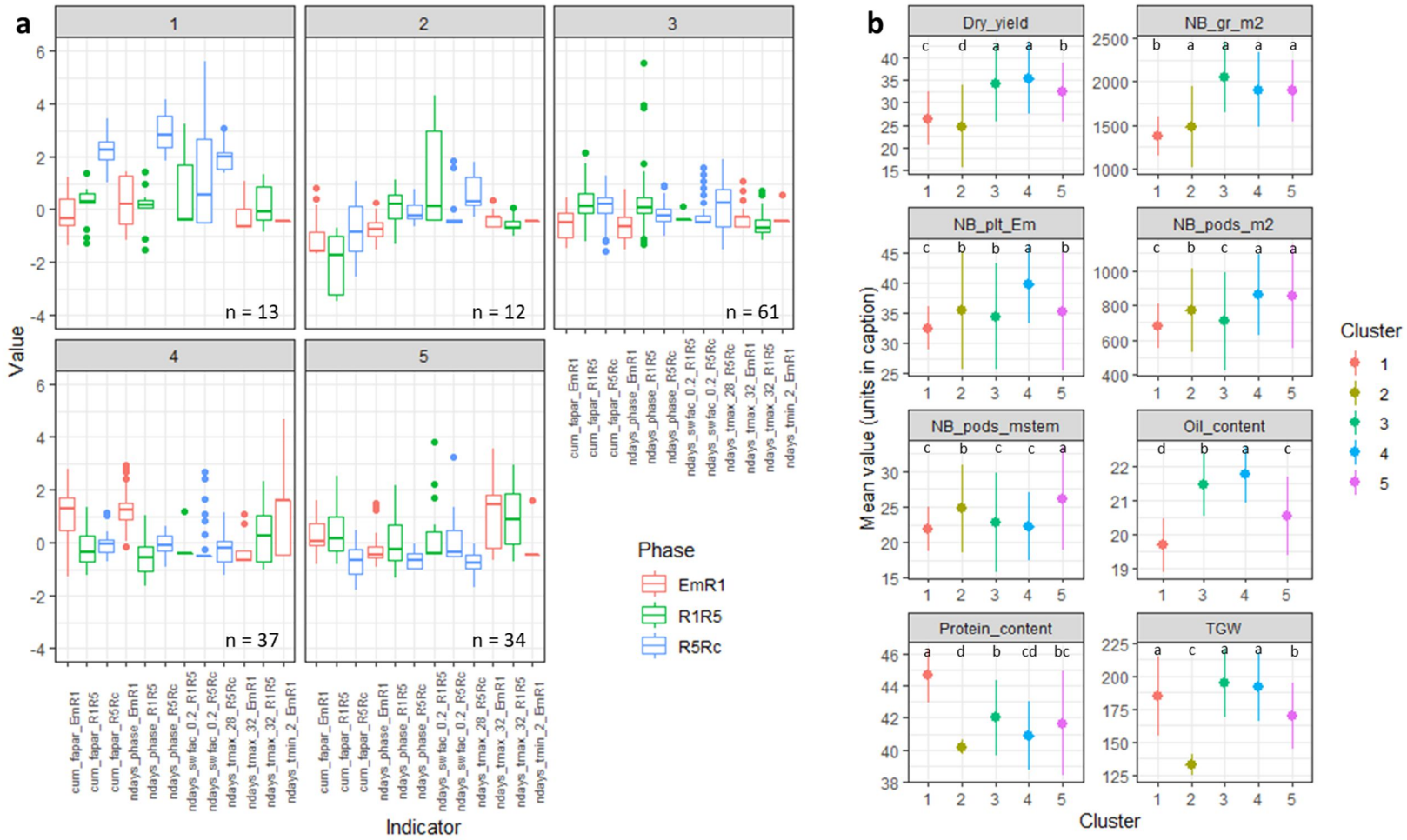


Figure 34 : Représentation graphique (a) des valeurs centrées-réduites des indicateurs (cf Tableau A en annexes) caractérisant chaque classe pour les différentes phases du cycle EmR1, R1R5 et R5Rc. Le nombre d'USMs constitutives de chaque classe a été reporté sur le graphique correspondant, (b) des observations moyennes au champ ainsi que de leur écart-type pour chaque classe. Dry_yield : rendement sec (q/ha), NB_gr_m2 : Nombre de grains par m², NB_plt_Em : Nombre de plantes au m², NB_pods_m2 : Nombre de gousses par m², NB_pods_mstem : Nombre de gousses sur la tige principale, Oil_content : Teneur en huile de la graine (%), Protein_content : Teneur en protéines des grains (%), TGW : Poids de Mille Grains (g). L'effet des classes sur les observations est très significatif au seuil $p < 0.001$. Les moyennes possèdant une lettre commune ne sont pas significativement différentes pour $p < 0.01$ selon le test de Student Newman Keuls.

5.2.3.5. Impact des situations environnementales sur les dynamiques de différents processus

La Figure 35 montre les dynamiques de l'indicateur de stress hydrique *swfac*, dela fraction du rayonnement intercepté *fapar* et de la quantité d'azote fixée *Qfix* pour le cultivar Ecudor dans 5 situations issues des 5 classes déterminées précédemment. La première classe, représentée par la première colonne, montre un stress hydrique important débutant à la floraison (ligne pointillée rouge) et persistant jusqu'à la récolte malgré plusieurs irrigations. Ce stress a impacté la fraction de rayonnement interceptée, avec un décrochement autour du début remplissage (ligne pointillée verte). La fixation symbiotique a été fortement impactée par ces conditions à partir de la floraison avec un maximum de 150 kg d'azote fixés.

Pour la classe 2, le *fapar* a été diminué sur la phase R1R5 juste après un épisode intense de stress hydrique autour du stade floraison. Ces conditions ont limité la fixation symbiotique à un maximum de 200 Kg/ha.

Les classes 3 et 4, qui présentaient les meilleures performances en termes de rendement grain et de PMG, se sont trouvées les moins impactées par le stress hydrique pendant la phase R5Rec, au cours de laquelle s'effectue la remobilisation de l'azote dans les grains. La fixation d'azote et le *fapar* n'ont pas été limitants dans ces situations avec 300 kg d'azote fixés par hectare et un *fapar* proche de 1 entre R1et Rec.

Dans l'environnement de la classe 5, Ecudor a subi un stress hydrique au cours de la phase de remplissage des grains R5Rec. Cet incident n'a pas impacté le *fapar* mais un décrochement s'est produit sur la dynamique de *Qfix* entre les lignes pointillées verte et bleue (stades R5 et Récolte).

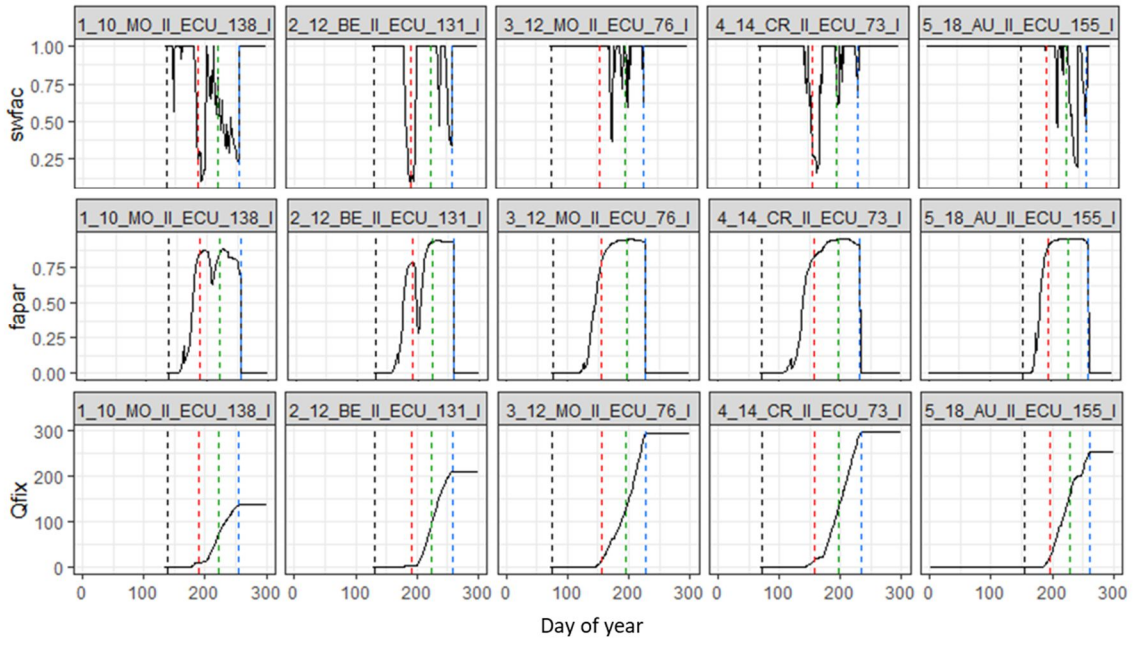


Figure 35 : Représentation graphique des dynamiques de *swfac* (stress hydrique), *fapar* (sans unités) et fixation symbiotique *Qfix* (kg N/ha) du cultivar Ecudor (GMII) dans 5 USMs représentatives des classes d'environnements définies précédemment, classées par ordre croissant de gauche à droite, le premier nombre du code étant le numéro de la classe. Les lignes pointillées verticales représentent les différents stades phénologiques. Noir : semis, rouge : floraison, vert : début du remplissage, bleu : récolte. Les USMs représentées sont de gauche à droite : Mondonville-2010-semis JJ138-irrigué, Béziers-2012-semis JJ131-irrigué, Mondonville-2012-semis JJ76-irrigué, En Crambade-2010-semis JJ73-irrigué, Auzeville-2018-semis JJ 155-irrigué.

5.2.3.6. Qu'est-ce qui explique les bonnes performances du semis précoce dans certaines situations ?

La Figure 36 représente les dynamiques de l'indicateur de stress hydrique *swfac* de 4 cultivars de groupes de maturité contrastés (Sultana-GM 000, Isidor-GM I, Santana-GM I/II, Ecudor-GM II) dans l'expérimentation d'Auzeville en 2017 conduite sans irrigation. Cette situation montrait des performances significativement supérieures en semis précoce (21 mars) par rapport à un semis conventionnel (10 mai). Quel que soit le génotype étudié, les stress hydriques ont été plus présents sur les deux phases R1R5 et R5Rc pour la date de semis précoce alors qu'ils étaient concentrés sur la phase R5Rc pour le semis conventionnel. Dans le cas d'un semis précoce, la durée et l'intensité du stress hydrique ont été plus fortes sur la phase R1R5 et aussi intense mais plus courte au cours de la phase R5Rc. Pour le semis conventionnel, le stress hydrique était relativement court et faible sur la phase R1R5 mais a été très marqué pendant la phase de remplissage R5Rc, tant en intensité qu'en durée. La durée du stress hydrique et son intensité ont montré une augmentation avec le groupe de maturité (de la gauche vers la droite), plus particulièrement pour la date de semis conventionnelle. Le décalage du cycle en semis précoce a permis d'esquiver le déficit hydrique débutant au jour 200, la récolte ayant eu lieu autour du jour 220 *versus* 250 en semis conventionnel.

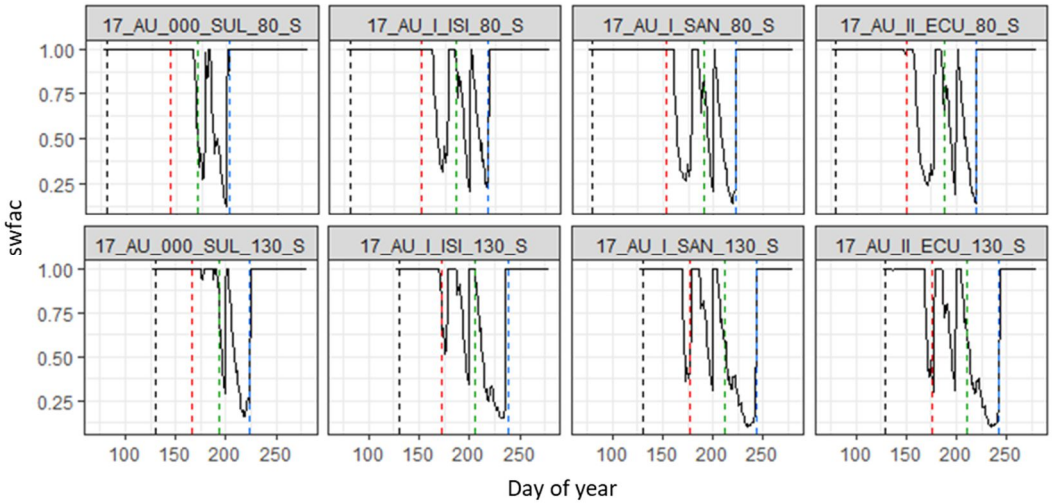


Figure 36 : Représentation graphique de la dynamique de l'indicateur de stress hydrique *swfac* pour 4 cultivars (Sultana-GM000, Isidor-GMI, Santana-GMI/II, Ecudor-GMII) dans l'expérimentation d'Auzeville en 2017 conduite sans irrigation. La première ligne correspond au semis précoce (21 mars) et la seconde au semis conventionnel (10 mai). Les lignes pointillées verticales représentent les différents stades phénologiques. Noir : semis, rouge : début floraison, vert : début du remplissage, bleu : récolte.

5.2.3.7. Quand est-il intéressant de semer un cultivar précoce ?

Certaines situations n'ont montré aucune différence significative de rendement entre cultivars précoces et tardifs. C'est le cas de l'expérimentation d'Auzeville en 2017 pour la date de semis conventionnelle (10 mai) et en 2018 pour la conduite non-irriguée en date de semis conventionnelle également (24 avril). La Figure 37 représente les dynamiques de l'indicateur de stress hydrique *swfac* pour les cultivars Sultana (GM 000) et Ecudor (GM II) dans ces situations. Dans les trois situations, Sultana a subi moins de stress hydrique que le cultivar Ecudor, en intensité et en durée. Le cultivar précoce n'a été impacté par le stress hydrique sévère que pendant la fin de la période de remplissage (R5 à récolte), les nombres de gousses et de grains à remplir n'ont donc pas ou peu été impactés puisque ces composantes se mettent en place au cours de la phase R1R5. Ecudor a au contraire subi des stress hydriques durant toute la phase reproductrice, avec un stress hydrique particulièrement long et intense dès le début de la phase de remplissage. Ce positionnement du stress a directement impacté le PMG.

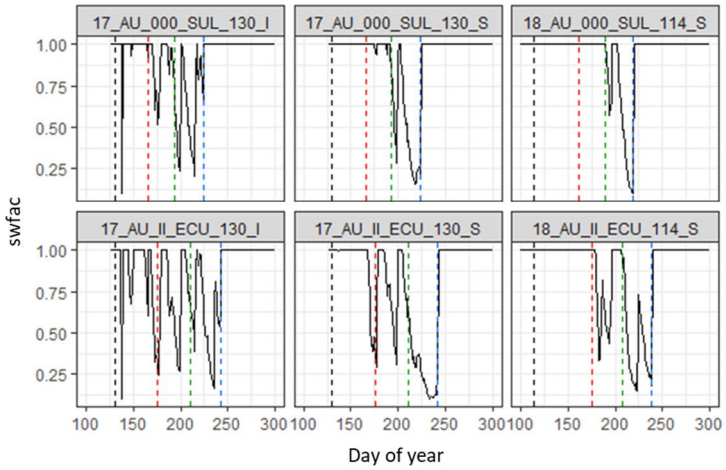


Figure 37 : Représentation graphique de l'indice de stress hydrique *swfac* subi par les cultivars Sultana (GM000) et Ecudor (GMII) pour trois situations où les rendements n'étaient pas significativement différents entre cultivars précoces et tardifs. Les USMs représentées sont de gauche à droite : Auzeville-2017-semis JJ130- irrigué puis non-irrigué, Auzeville-2018-semis JJ114-non-irrigué.

5.2.4. **Discussion**

Dans cette étude nous avons étudié l'impact des environnements pédoclimatiques et des pratiques culturales sur les performances de cultivars de soja de groupes de maturité communément cultivés dans le Sud-Ouest de la France. L'analyse des effets n'a pas été effectuée avec un modèle AMMI spécifique de l'étude des interactions G x E x C (Sudarić et al., 2006) mais par des analyses par site-année en fonction du dispositif utilisé. En effet, les dispositifs expérimentaux et les cultivars étudiés n'étaient pas communs à tous les sites-années, ce qui compliquait l'utilisation de ce type d'outils statistiques. Si les dispositifs avaient été raisonnés dès le départ en 2010 pour être mis en place sur la durée, il aurait été possible d'utiliser des analyses BLUES pour pondérer les résultats par site et BLUPS (Damesa et al., 2017 ; Hu, 2015) pour pondérer les sites entre eux et ainsi mettre en évidence plus facilement les performances des génotypes. L'objectif des expérimentations réalisées dans cette étude était principalement de comprendre les effets de date de semis sur la performance du soja, en expérimentant des variétés et conduite hydriques contrastées couplé à un diagnostic des interactions G x E x C via un modèle de culture. Ainsi, un phénotypage « complet » (nombreux traits, avec mesures en dynamique) sur un nombre limité de plateformes de phénotypage a été privilégié à la mise en place d'un large réseau multi-local. Les modèles dynamiques de cultures étant aujourd'hui complémentaires aux méthodes « statistiques » utilisées pour comprendre/ prévoir la performance de génotypes dans des environnements variés (Van Eeuwijk et al., 2016). Les conduites hydriques contrastées (avec ou sans irrigation) à partir de 2013 ont cependant permis de confirmer l'importance de l'apport en eau pour les performances du soja, ce traitement ayant l'effet le plus significatif ($p < 0.001$) sur les différentes composantes de rendement étudiées. Cet effet de l'irrigation a déjà été largement mis en évidence dans la littérature (Karam et al., 2005 ; Korte et al., 1983b, 1983a). La classification d'une date en semis

précoce rassemble des situations de semis très précoce et précoce (~1.5 mois à 1 mois par rapport à la période conventionnelle de semis) puisqu'en fonction des sites il était possible de semer plus ou moins tôt. A Béziers, par exemple, où le réchauffement était plus précoce, l'humidité plus faible et la texture du sol plus sableuse, le premier semis a été possible fin février alors qu'à En Crambade, où le sol est argileux, le semis n'a pas été possible avant mi-mars en moyenne. Généraliser les réponses des performances aux dates de semis, cultivars et conduites hydriques à partir d'analyses statistiques individuelles par expérimentation a entraîné une perte d'informations. En effet, cette méthode a pu agréger ensemble des situations présentant des niveaux de significativité différents d'une conduite sur une variable de performance de la culture, même si le regroupement par classes de significativité (i.e. $0.01< p <0.1$) a permis de limiter ce problème. Malgré tout, il a été possible d'identifier des situations propices au semis précoce, intervenant avant début avril. Ces situations, rencontrées en 2017 à Auzeville et en 2013 sur le site d'En Crambade étaient toutes deux conduites sans irrigation. Dans ces deux situations, le semis précoce, comparativement au semis conventionnel, a permis d'esquiver un stress hydrique sévère dès le début de la phase de remplissage des gousses, cette phase phénologique (R5 – R6) étant la plus sensible au manque d'eau chez le soja (Pardo et al., 2015). Ce résultat qui reste à confirmer par modélisation sur une série climatique plus longue suggère l'intérêt du semis précoce pour la culture du soja en conditions de contrainte hydrique.

Les indicateurs calculés à partir des données climatiques et des stress simulés par le modèle STICS l'ont été en faisant l'hypothèse que le stress hydrique, les températures et le rayonnement intercepté étaient les éléments impactant le plus fortement les performances du soja. Les résultats de la PLSR sur ces indicateurs ont montré 32.4 % d'explication de la variation du rendement. Cette étape a permis de mettre en évidence des températures critiques en fonction des phases phénologiques. Par exemple, une température de l'air supérieure à 28°C pendant la phase de remplissage a impacté négativement le rendement grain. Nous nous attendions à une température optimale maintenue au-delà de ce seuil pendant le remplissage des grains pour le soja (Egli and Wardlaw, 1980 ; Kumagai and Sameshima, 2014 ; Zhang et al., 2016). Parmi les 41 indicateurs initialement calculés, nous en avons retenu finalement 12 pour classer et caractériser les situations culturales (USMs correspondant à l'ensemble des situations variété x date de semis x eau x lieu x année). La performance avec ces 12 indicateurs s'est avérée satisfaisante puisque la variation inter-classes était de 43.1 %. La classification a été volontairement réalisée à partir d'USMs qui intègrent la dimension variétale (cf. ci-dessous) afin de prendre en compte cet effet et pas uniquement l'effet environnemental comme cela a pu être fait (Chenu et al., 2011 ; Löffler et al., 2005). Ainsi, la classification prend en compte la phénologie des cultivars de soja appartenant à différents groupes de maturité et donc le positionnement des phases sensibles. Les 5 classes retenues ont pu être caractérisées par les indicateurs calculés et les valeurs des observations au champ correspondant à leurs USMs. Les classes 1 et 2, malgré une conduite irriguée, ont présenté les niveaux de stress hydrique (*swfac*) les plus élevés et les rendements les plus faibles des 5 classes déterminées. Les faibles volumes d'irrigation (autour de 20 mm) et leur espacement dans le temps n'ont pas permis de réduire le stress hydrique déjà bien installé dans ces situations. L'irrigation sur le début du cycle a également contribué à produire une masse de matière sèche plus élevée (de 6 à 10 t/ha), ce qui a encore augmenté les besoins en eau. Le stress hydrique a impacté le fonctionnement de

l'activité symbiotique en limitant la quantité d'azote fixée à moins de 150 kgN/ha, principalement pour les cultivars les plus précoces. Cette contrainte a directement impacté le remplissage des grains et donc le rendement en grains final.

Ceci confirme la sensibilité du soja au déficit hydrique, particulièrement pendant la phase de remplissage des grains (Farooq et al., 2017; Pardo et al., 2015). Ces environnements pourraient présenter un intérêt particulier dans le cas d'une sélection de cultivars tolérants à la sécheresse. Il serait intéressant de tester une simulation de ces situations avec une irrigation non-limitante pour évaluer les performances atteignables des cultivars dans ces sites-années. Contrairement à ce que l'on pouvait imaginer, les températures basses en début de cycle (inférieures à 2 °C pendant la phase EmR1) n'ont pas eu d'impact négatif sur le rendement grain (classe 4 proche de la classe 3, sans stress majeur). L'hypothèse selon laquelle le semis précoce diminuerait le nombre de grains par unité de surface en raison d'une performance photosynthétique moindre liée aux basses températures dans la première partie du cycle (Maury et al., 2015) n'a pas été vérifiée. Cette réduction de l'efficience photosynthétique pourrait être compensée par une augmentation de la quantité de rayonnement intercepté par le couvert via un allongement de la durée de la phase phénologique R1-R5. En effet, le nombre de grains et le PMG de la classe 4 étaient au même niveau que ceux de la classe 3. Ces classes ayant été réalisées à partir des 3 cultivars présents dans toutes les expérimentations, il n'a pas été possible de déterminer d'environnement plus propice aux performances d'un cultivar ou d'un autre. Dans les sites-années-conduites testés, le cultivar Santana présentait cependant de meilleures performances dans les situations à haut potentiel (Figure 32) alors que le cultivar Ecudor était particulièrement adapté au site de Béziers où les contraintes hydriques et thermiques étaient plus fortes.

L'utilisation du modèle de culture STICS pour caractériser *a posteriori* les contraintes abiotiques subies par les cultivars dans les différentes situations culturales a permis de valider l'impact du stress hydrique (ici au travers de l'indicateur de stress stomatique *swfac*) sur la mise en place des composantes de rendement ou d'autres processus tels que la fixation symbiotique. C'est le positionnement, l'intensité et la durée de ce stress qui déterminent les performances finales d'un cultivar pour une date de semis donnée, les contraintes hydriques sévères à partir du remplissage des gousses s'avérant très pénalisante pour l'élaboration du rendement du soja. Ainsi, les situations permettant au semis précoce de réaliser des rendements supérieurs au semis conventionnel (Auzeville 2017 et En Crambade 2013 non-irrigué) se traduisaient par des profils de stress décalés par rapport à la date conventionnelle. L'hypothèse d'esquive du stress hydrique en semis précoce est donc validée, d'autant plus pour les cultivars tardifs qui ont une phase reproductrice plus longue que les précoces.

La même réponse au stress hydrique a été mise en évidence dans les situations où les cultivars précoces ont atteint les mêmes rendements que les cultivars tardifs (Auzeville 2017 non-irrigué). C'est en effet une intensité et une durée de stress hydrique minorée par rapport à celles vécues par un cultivar tardif qui ont permis à ces cultivars précoces d'atteindre un rendement similaire. Les cultivars précoces ont été performants uniquement dans le cas de semis conventionnels, ce qui peut s'expliquer par le caractère plus déterminé faisant qu'un avortement des fleurs lié au froid en début de cycle (Ohnishi et al., 2010) ne pourra pas être rattrapé sur les

nœuds supérieurs par la suite comme pour les cultivars tardifs plus indéterminés. Il ne s'agit cependant que d'une première étape dans la compréhension de la réponse du soja aux situations environnementales. En effet, le choix du formalisme de croissance « déterminé » dans cette calibration du soja avec STICS au lieu du formalisme « indéterminé » ne permet pas de visualiser la mise en place des organes (gousses), ni les relations source-puits qui résultent de la concurrence pour les ressources carbonées dans le cas d'une floraison indéterminée. Dans cette étude, le rendement grain dépend de l'accumulation de biomasse uniquement. Il serait pourtant intéressant de prévoir la mise en place des composantes de rendement en fonction des conditions photo-thermiques induites par un décalage de la date de semis pour envisager des couples « cultivars-date de semis » adaptés. Un allongement de la phase R1R5 permettrait par exemple d'augmenter les composantes de rendement en situations favorables (Kantolic and Slafer, 2001). Ce type d'étude nécessiterait une nouvelle calibration du modèle STICS en activant les formalismes « indéterminé » et « impact des stress sur le développement » (accélération de la vitesse de développement en cas de stress hydrique). Avant de procéder à une telle calibration, la simulation de la réponse d'un cultivar de groupe de maturité plus tardif (GM III) permettrait de tester cette hypothèse. Il sera également possible de calibrer le modèle STICS pour chaque cultivar étudié et non par groupe de maturité pour améliorer la finesse des analyses. La réponse des cultivars au déficit hydrique pourra être ajustée à partir des paramètres de réponse à la contrainte hydrique *psiturg* et *psisto* pour mieux représenter la réponse variétale dans les différents environnements.

5.2.5. **Conclusion**

Dans cette étude nous avons cherché à comprendre l'effet de la date de semis sur les performances de cultivars de soja cultivés dans le Sud-Ouest de la France. Cette compréhension s'est appuyée sur une analyse statistique des performances des cultivars par expérimentation au champ couplée à une caractérisation des environnements grâce à la modélisation agronomique. Cette analyse combinée a permis de caractériser finement les évènements vécus par les plantes au cours des différentes phases phénologiques. Le semis conventionnel a dans la majorité des cas présenté des performances supérieures au semis précoce en raison des conditions photo-thermiques rencontrées par les plantes. En effet, dans le cas d'un semis conventionnel, seule la photopériode ralentit le développement du soja de l'émergence au début du remplissage, puisque la température est proche de l'optimum du soja à ce moment-là. En revanche, dans le cas d'un semis précoce, les températures sub-optimales (plus faibles) de l'émergence à la floraison s'ajoutent à l'effet de la photopériode pour ralentir le développement mais également la croissance, ce qui impacte les performances de la culture. Le semis précoce s'est avéré intéressant dans les situations présentant des stress hydriques sévères durant la phase de remplissage, l'avancée du cycle permettant d'esquiver une partie du stress en permettant un remplissage des grains dans des situations moins limitantes et une accélération de leur dessèchement après le stade R8 (maturité). Le stress thermique au cours du remplissage n'est pas à négliger pour le soja, malgré le caractère thermophile de cette espèce. Une température supérieure à 28°C a en effet impacté fortement les performances en limitant le remplissage des grains et donc le PMG. Des études approfondies de la mise en place des composantes de

rendement (nombre de nœuds, gousses et graines) seront nécessaires pour identifier les stratégies possibles de culture de soja dans des situations hydriques contraintes. Ces stratégies pourront passer par l'adaptation de la date de semis, du groupe de maturité ou de la conduite hydrique.

5.3. Conclusion du chapitre et perspectives

Ce chapitre nous a permis d'utiliser les informations produites au cours des premières étapes de la thèse afin de caractériser et comprendre les interactions génotype x environnement x conduite culturale qui impactent les performances du soja. Nous avons pu valider l'hypothèse d'intérêt du semis précoce pour esquiver le stress hydrique, en particulier pour les cultivars les plus tardifs. En effet, les cultivars précoces n'ont pas pu atteindre des performances satisfaisantes dans ces situations. Cependant, de nouvelles conduites culturales devront être testées, puisque nous avons vu que l'interception lumineuse est limitante dans le cas d'un semis précoce. Des expérimentations maximisant cette interception en augmentant la densité de semis et en diminuant l'espacement entre rangs donneraient certainement des résultats différents et permettraient aux cultivars précoces d'accumuler plus de biomasse. Nous avons également montré qu'un excès de chaleur (température maximale journalière > 28°C) au cours du remplissage pouvait fortement impacter le rendement grain du soja, alors que nous nous attendions à un seuil plus élevé.

Par ailleurs, il s'est avéré que la conduite « irrigation raisonnée » ne garantissait pas une absence de stress hydrique pénalisant le rendement. Il semble nécessaire d'adapter les règles de décision d'irrigation pour les environnements présentant une forte évapotranspiration.

Pour aller plus loin, il serait intéressant d'explorer par simulation différentes conduites culturales sous les climats actuels et futurs, à la manière de ce qui a été réalisé avec SPA (Cf. Chapitre 2). Cela permettrait de calculer des probabilités de réussite de la culture en fonction des conduites (i.e. semis précoce avec ou sans irrigation, divers groupes de maturité) et également de proposer des couples « conduite-cultivars » pour des environnements donnés. La classification et la caractérisation d'environnements, à la manière des TPE[3] largement utilisés en sélection végétale, permettra également de proposer des traits variétaux adaptés aux conditions environnementales à venir. Cette étape pourrait être explorée à la suite de cette thèse.

A retenir

- ✓ Le semis précoce permet de décaler significativement le cycle du soja par rapport au stress hydrique pour les cultivars tardifs
- ✓ Une conduite « irrigation raisonnée » ne garantit pas une absence de stress hydrique pénalisant le rendement dans des environnements à forte demande évaporative
- ✓ Le remplissage des grains est impacté par des températures maximales journalières supérieures à 28°C
- ✓ Le semis précoce pourrait être plus performant si l'interception du rayonnement était maximisée (notamment par une distance entre rangs plus faible)

[3]Target Population of Environments

Chapitre 6. Discussion générale

Afin d'accompagner le développement de la culture de soja en France dans un contexte de changement climatique et de transition agroécologique, nous nous sommes appuyés dans cette thèse sur une démarche intégrée comprenant trois approches interconnectées **Figure 38** : de l'expérimentation mono-factorielle en plateforme « plantes en pot » ; de l'expérimentation multi-factorielle, pluri-annuelle et en réseau ; de la modélisation dynamique plus ou moins complexe.

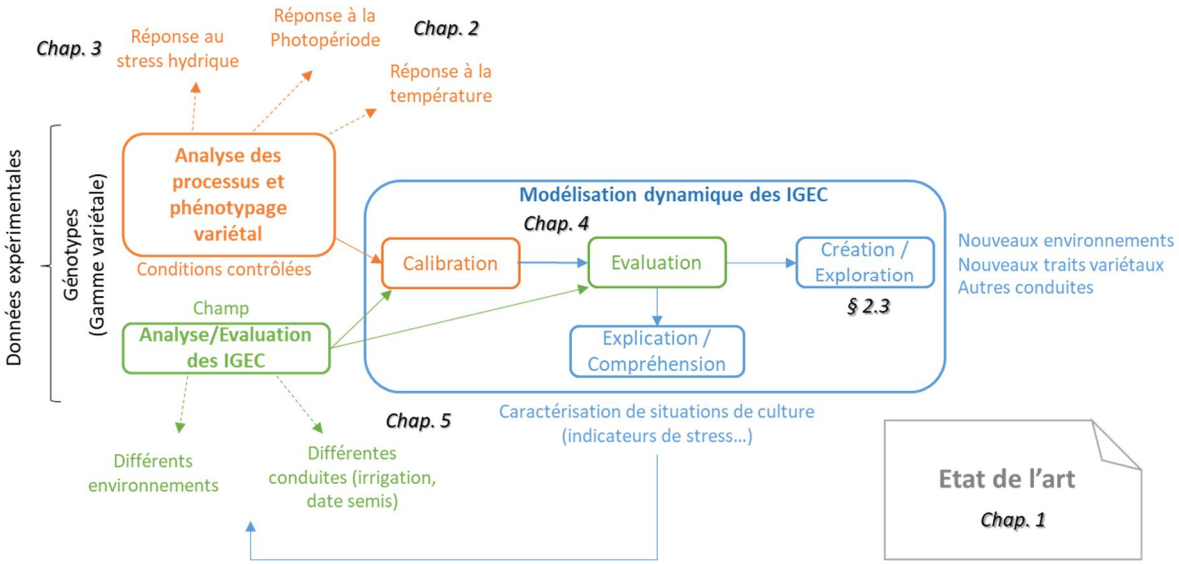


Figure 38: Schéma d'organisation de la thèse.

Nous avons pu phénotyper avec succès les réponses de cultivars représentatifs de la gamme de maturité cultivée en Europe à la température, la photopériode (pour la phénologie) et au stress hydrique (pour les processus de croissance) à partir d'expérimentations en conditions contrôlées et semi-contrôlées (2017-18). Les expérimentations conduites au champ dans le cadre du projet Sojamip (2010-2014) et de la thèse (2017-18) ont permis de générer des données contrastées en termes de dates de semis, conduites hydriques et cultivars, afin de caractériser et d'évaluer les interactions génotype x environnement x conduite culturale (IGEC). L'objectif initial du projet Sojamip était de tester l'intérêt d'un semis précoce pour esquiver la sécheresse (Maury et al., 2015). Ces données de phénotypage ont d'abord été analysées individuellement par site x année, ce qui a permis de caractériser des comportements variétaux vis-à-vis des conditions environnementales rencontrées. Toutes ces données expérimentales ont ensuite permis de calibrer et d'évaluer avec succès deux modèles différant par leur niveau de complexité : (i) SPA, s'apparentant à un modèle agro-climatique et (ii) STICS, modèle agronomique (ou de culture). Le modèle de phénologie SPA a été utilisé pour explorer par simulation de nouvelles zones de culture en France sous les climats actuels et futurs, tout en testant différentes dates de semis y compris celles utilisées en double culture (semis tardifs). Il a ainsi été possible d'explorer plusieurs stratégies d'adaptation de la culture au changement climatique (Debaeke et al., 2017) : le semis précoce et le déplacement des zones de culture qui constituent des

stratégies d'esquive dans le temps et l'espace, et la double culture qui peut être considérée comme une opportunité permise par l'allongement de la durée de végétation annuelle. Le modèle STICS, plus intégratif, a été utilisé pour calculer des indices de stress et ainsi apporter des éléments de compréhension des IGEC survenues au cours des différentes expérimentations au champ.

Les apports méthodologiques et de connaissances, ainsi que leurs limites seront discutées dans les trois parties suivantes:

(i) Comment caractériser la différenciation phénotypique au sein de la variabilité génétique cultivée chez le soja en Europe ?
(ii) Quels apports de la modélisation et quels types de modèle pour les utilisations prévues ?
(iii) Quelles conduites de culture pour le soja dans le futur ?

6.1. Phénotyper la variabilité génétique chez le soja

Cette thèse avait également pour objectif d'actualiser les connaissances sur le fonctionnement de cultivars récents utilisés en France (et en Europe) quant à leurs réponses aux contraintes abiotiques. En effet, du fait de travaux menés en France principalement dans les années 80 et 90 (Brisson, 1989; Burger, 2001; Cetiom, 1986; Desclaux et al., 2000), les connaissances écophysiologiques et le paramétrage des variétés disponibles dans ces travaux nécessitaient une mise à jour pour des cultivars récents. Plusieurs types d'expérimentations ont été conduits afin de permettre le phénotypage de cultivars des groupes de maturité 000 à II : (i) en conditions contrôlées ; (ii) en conditions semi-contrôlées ; (iii) au champ. Les deux premiers types d'expérimentation ont permis de caractériser la réponse des cultivars étudiés à un (i.e. température, FTSW) ou deux facteurs (température et photopériode) au maximum.

Des différences génotypiques ont été mises en évidence à partir de ces expérimentations. Ainsi les cultivars ont montré des températures optimales différentes, ce qui n'était pas attendu au vu de la littérature (Egli and Wardlaw, 1980; Kumagai and Sameshima, 2014; Zhang et al., 2016). L'expérimentation d'étude de phénologie sur la plateforme Heliaphen a montré des réponses très différentes des cultivars en fonction de la date de semis, le cycle cultural des cultivars les plus tardifs (GM II) ayant la même durée que celui des cultivars précoces (GM 000) dans le cas d'un semis tardif en raison de l'effet photopériodique sur la phénologie. Cet élément est à prendre en compte dans le cas des expérimentations multi-sites de caractérisation des groupes de maturité qui sont mis en place par des organismes tels que le GEVES en vue de l'inscription officielle des variétés. En effet, le choix de la date de semis pourrait impacter le classement des cultivars étudiés dans l'essai selon la sensibilité du cultivar à la photopériode. Une solution serait de caractériser directement la durée minimale (en jours) qu'un cultivar requiert pour mener une phase phénologique à terme dans des conditions non limitantes de photopériode et de température. Il faudrait alors procéder en deux temps : 1 – caractériser les températures cardinales à partir du processus de germination par exemple ; 2- phénotyper la durée de phases phénologiques sous une photopériode optimale (non limitante - i.e. 10h) en chambre de culture.

Une simplification pourrait être opérée en homogénéisant la température optimale utilisée dans cette chambre de culture afin d'étudier de manière synchrone plusieurs génotypes.

La réponse des processus étudiés (expansion foliaire, transpiration, activité photosynthétique et sénescence) à la fraction d'eau transpirable du sol (FTSW) a permis de classer ces processus selon leur sensibilité au dessèchement du sol et également de caractériser les cultivars en différents « types » hydriques : « performant » vs « conservateur ». La SLA (Specific Leaf Area) des plantes irriguées au champ pourrait être utilisée comme un indicateur de la réponse de l'expansion foliaire au dessèchement du sol dans un objectif de phénotypage exploratoire (ou simplifié) de ces types hydriques. La caractérisation de la réponse de l'activité photosynthétique au déficit hydrique en plateforme de phénotypage est ici préliminaire puisqu'elle n'a concerné que deux cultivars ; mais celle-ci pourra être élargie à un plus grand nombre de cultivars pour développer des indicateurs de phénotypage simplifiés. Une attention particulière pourrait être donnée aux méthodes de phénotypage, basées sur l'analyse de fluorescence des chlorophylles (Maury et al., 1993; Poormohammad Kiani et al., 2008; Urban et al., 2017; Yin et al., 2010) permettant avec de nouvelles procédures d'envisager un phénotypage à très haut débit. Il pourrait être aussi envisagé de caractériser cette activité photosynthétique à partir de mesures indirectes issues de l'imagerie infra-rouge par caméra embarquées sur drones (Crusiol et al., 2019) ce qui nécessiterait auparavant une activité non négligeable de calibration.

Il serait possible de caractériser plus rapidement ces types au champ à partir de 2 indicateurs que nous avons testés : l'indicateur CID (Carbon Isotope Discrimination) analysé pour les deux types de conduite hydrique (irriguée ou non) et l'indicateur SLA (Specific Leaf Area) pour des plantes irriguées, cet indicateur étant lié au seuil de réponse de l'expansion foliaire au dessèchement du sol. Les expérimentations que nous avons effectuées au champ ne nous ont pas permis pas de vérifier l'intérêt de ces indicateurs pour toutes les années, le phénotypage initial n'ayant pas prévu de considérer ces indicateurs foliaires. Il sera cependant possible de comparer les valeurs de SLA sur les sites où la mesure de la surface foliaire et la pesée des feuilles ont été effectuées. Cette mesure a été effectuée en 2013 et 2014 à Rivières, Mondonville et En Crambade et en 2017 à Auzeville. La caractérisation de l'activité photosynthétique est plus délicate à mener au champ puisque la définition d'une feuille « mature », comme en conditions contrôlées, nécessite de mesurer toutes les feuilles plusieurs fois par semaine. Il serait plus simple de caractériser cette activité à partir de mesures indirectes (comme le statut hydrique des plantes) issues de l'imagerie infra-rouge par caméra embarquée sur drones (Crusiol et al., 2019), ce qui nécessiterait auparavant une activité non négligeable de calibration.

L'évaluation classique des variétés en vue de l'inscription par le CTPS et dans le cadre de la post-inscription par Terres Inovia ne fournit en définitive qu'une liste restreinte de caractéristiques variétales : groupe de maturité, classement relatif pour la productivité et la teneur en protéines, hauteur de plante et de la 1ère gousse, sensibilité aux principales maladies (*cf* exemple issu de www.myvar.fr pour la variété Isidor en annexe). Ces informations pourraient être complétées pour mieux renseigner la réponse à la contrainte hydrique, à la photopériode et à la température afin de mieux positionner le choix variétal pour des dates de

semis et des conduites hydriques contrastées. Nous avons proposé plusieurs caractères complémentaires à renseigner pour typer directement certains comportements variétaux ou pour calibrer des modèles de simulation. Des bancs de phénotypage ont été testés qu'il faudra certainement optimiser pour les intégrer dans une routine d'évaluation opérationnelle.

Dans ce cadre, il serait intéressant d'ajouter le type de croissance (de déterminé à indéterminé) de la variété. Cette information est déjà disponible sur les « fiches produit » des entreprises semencières mais pourrait être complétée par le temps photothermique (en jours) nécessaire à l'apparition des stades floraison (R1) et maturité récolte (R8), à la manière des temps thermiques qui caractérisent les variétés de maïs. Ceci permettrait d'identifier des cultivars adaptés à la double culture puisque l'accélération du développement dans le cas d'une durée de jour descendante serait maximisée. Nous avons pu remarquer que ce temps photothermique pouvait être plus faible chez des cultivars tardifs très sensibles à la photopériode que chez des cultivars précoces qui ont été sélectionnés pour être cultivés plus au Nord et donc y montrer moins de réponse à la photopériode. Le caractère indéterminé est intéressant dans le cadre d'un semis précoce, puisqu'il permet de moduler la durée de la phase R1-R5 où le nombre de nœuds et de gousses se définit. Un semis précoce aura pour effet de placer cette phase du cycle dans des durées de jours longues pour des cultivars tardifs. Le semis précoce a tendance à produire des plantes plus « trapues », dont les entre-nœuds sont plus courts, avec des feuilles plus petites et plus épaisses. Le différentiel de surface entre semis précoce et conventionnel pourrait être caractérisé afin de qualifier les cultivars et ainsi proposer des densités de semis et écartements ajustés pour maximiser l'interception lumineuse. Par ailleurs, les températures froides en début de cycle ont pour effet de diminuer la vitesse d'accumulation de biomasse par rapport à un semis conventionnel, et par là même la couverture du sol, ce qui justifie encore l'optimisation de l'interception lumineuse par une modification de la répartition des plantes.

L'architecture des plantes est également à prendre en compte si l'on souhaite préconiser des cultivars adaptés aux agriculteurs. En effet, tous les cultivars ne forment pas le même nombre de ramifications, ce qui nécessite d'adapter les densités de semis pour atteindre des potentiels similaires.

La réponse au déficit hydrique n'est pas la même pour tous les cultivars. Nous avons pu observer différents « types » de réponses au stress hydrique chez les cultivars que nous avons étudiés. Les caractériser par un phénotypage adapté ou des indicateurs simples permettrait de les cultiver dans les conditions les mieux adaptées. Il faudrait par exemple éviter de cultiver un type « performant » qui continue de transpirer pour des FTSW faibles dans des conditions où la ressource hydrique est faible et plutôt le réserver pour des situations à haut potentiel où une irrigation serait possible.

6.2. **Apports et utilisations de la modélisation**

Une des principales questions de recherche dans cette thèse se rapportait à la performance des modèles de culture pour le soja. Nous avons pu tester deux modèles dans ce travail : (i) un modèle de culture générique (STICS) déjà bien évalué pour de nombreuses cultures et appliqué

à de nombreuses utilisations (Bergez et al., 2012; Launay and Guerif, 2005; Tribouillois et al., 2018) mais assez peu pour le soja (Jégo et al., 2010) et (ii) un modèle simplifié (SPA), que nous avons développé pour répondre à une problématique particulière de modélisation de la réponse phénologique du soja à la photopériode et à la température. Ces modèles n'ont pas été utilisés dans le même but dans la thèse; ils ne peuvent pas répondre aux mêmes questions de par leur construction.

De fait, SPA, un modèle agro-climatique de phénologie, est tout à fait adapté à l'évaluation des zones de culture potentielles du soja à partir d'un paramétrage moindre (5 paramètres génotypiques), et de données climatiques et géographiques (i.e. latitude) maillées. Le phénotypage simplifié des températures cardinales de développement proposé dans la thèse est très adapté pour le paramétrage de ce type de modèle, puisqu'il permet de qualifier précisément et relativement facilement les cultivars étudiés. Il reste cependant possible de simplifier le paramétrage de SPA en utilisant des températures moyennes sans grandes conséquences sur les performances. Dans le Chapitre 2, nous avons fait le choix d'étendre les températures cardinales à toutes les phases du cycle, alors que l'on trouve dans la littérature des températures différentes par phase (Boote et al., 2003; Salmerón and Purcell, 2016; Setiyono et al., 2007). Cette simplification ne nous a pas desservi puisque le modèle a pu représenter correctement des phénologies au champ sur la base de données de calibration mais aussi d'évaluation. Cet élément permet de mettre en évidence l'intérêt d'un phénotypage simplifié. Si la morphologie des plantes conduites en pots sur la plateforme Heliaphen, bien qu'en extérieur, différait fortement des plantes au champ avec un développement et une hauteur plus importants, ceci n'a pas affecté le paramétrage de la réponse photo-thermique et donc la possibilité d'une utilisation de SPA pour la prédiction de la phénologie au champ.

Le modèle STICS a été calibré uniquement à partir de données produites au champ (hors températures cardinales) et d'une optimisation statistique des paramètres. La première phase de modélisation de la phénologie avec SPA nous a permis de confirmer l'importance d'un paramétrage de la sensibilité à la photopériode par groupe de maturité, comme cela a déjà été montré par (Setiyono et al., 2007) pour des GM de I à III. En calibrant la phénologie de cette manière dans STICS, nous avons largement amélioré ses performances par rapport à une sensibilité calibrée pour l'espèce. Nous avons ainsi obtenu des RMSE de 7 jours contre 10 jours dans des travaux préliminaires (Sojamip, 2014). Ces résultats sont proches de ceux obtenus avec SPA. Au départ, nous avions développé SPA pensant que STICS n'arriverait pas à bien représenter la phénologie spécifiquement pour le soja, mais ce ne fut pas le cas à l'évidence. Il est par ailleurs intéressant de noter qu'avec deux formalismes totalement différents, ces deux modèles peuvent simuler des dates d'apparition de stades avec le même degré de précision. En effet, STICS applique un frein photopériodique de manière linéaire depuis l'émergence jusqu'au début du remplissage (R5), entre deux bornes de durées de jour (critique et optimale), alors que SPA applique cette fonction jusqu'à la fin de la simulation (dans notre cas R7).

Une bonne représentation de la phénologie a permis au modèle STICS de simuler plus finement les accumulations de biomasse, la fixation symbiotique et l'absorption d'azote (Chapitre 4). L'intérêt de STICS par rapport à SPA est de pouvoir simuler également les dynamiques de croissance (racinaire et végétative), d'interception lumineuse, de fixation/absorption d'azote et

de calculer d'éventuels stress (hydrique, thermique, azoté). Ce modèle a pu être utilisé pour diagnostiquer les situations rencontrées dans les expérimentations au champ. En effet, le calcul de variables dynamiques a permis de disséquer la réponse des cultivars de manière plus fine que par une simple analyse statistique des performances à la récolte. La modélisation agronomique est dans ce cas un outil puissant de visualisation de la réponse de processus précis à des conditions données (i.e. conduite culturale, températures). La réponse des processus d'expansion foliaire, de transpiration et d'activité photosynthétique au stress hydrique a été modélisée de manière statistique avec un modèle *nls*[4] dans le Chapitre 3. En revanche, les valeurs de seuils produites au cours de cette étape n'ont pas pu être utilisées telles quelles comme paramètres d'entrée du modèle STICS. Il sera nécessaire d'opérer une transformation de ces valeurs pour représenter et comparer les réponses des processus avec ces deux types de modèles. Dans ce cas, l'intérêt serait de calibrer les cultivars testés dans le Chapitre 3 à partir des données expérimentales afin de comparer leur réponse en pot et au champ de la même manière qu'avec SPA pour la phénologie.

Dans la thèse, nous avons fait le choix d'utiliser des modèles mécanistes (agro-climatique et agronomique), capables de représenter des processus et leurs interactions, afin de comprendre des évènements de manière holistique. Cependant, d'autres types de modèles peuvent être utilisés pour explorer des zones de culture potentielles comme par exemple les modèles statistiques de niche (Guilpart et al., 2019) ou encore des modèles « gene to phenotype » (Chenu et al., 2017; Messina et al., 2018; Technow et al., 2015) qui intègrent la dimension génotypique et sont de plus en plus utilisés par les sélectionneurs. Il pourrait également être intéressant de proposer un hybride entre les deux modèles que nous avons utilisés dans la thèse à la manière du modèle SIMPLE (Zhao et al., 2019) qui nécessite d'une part un paramétrage simplifié tout en permettant de simuler des performances finales. L'acquisition de données pour ce type de modèle pourra passer par du phénotypage haut débit assisté par phenomobile ou drone (Burud et al., 2017; Qiu et al., 2019; Yu et al., 2016), méthode qui se développe fortement depuis quelques années ou par le couplage avec des données satellites à haute résolution spatiale et forte revisite temporelle (Sentinel-2 ~ 10 m tous les 5 jours).

6.3. Quelles conduites de culture pour le soja dans le futur

Ces deux étapes de phénotypage et d'intégration des connaissances par le biais de modèles agro-climatique et écophysiologique étaient un préalable à la conception et à l'évaluation de nouvelles stratégies culturales pour le soja dans un contexte de changement climatique. Grâce au couplage de données climatiques, d'observations au champ et de sorties du modèle STICS, nous avons pu calculer des indicateurs phéno-climatiques et agronomiques ayant un impact sur les performances du soja. Ces indicateurs ont mis en évidence des limitations thermiques sur la phase de remplissage des grains à un niveau auquel nous ne nous attendions pas (> 28°C). Le

[4] nonlinear least-squares

soja étant une plante thermophile, nous attendions ce seuil pour des températures plus élevées. La classification d'environnements à partir de ces indicateurs nous a montré que le positionnement, la durée et l'intensité des stress hydriques au cours du cycle du soja étaient déterminants pour les performances de la culture. Cet élément est à prendre en compte dans la gestion de l'irrigation. En effet, la fréquence et la dose d'irrigation devraient être adaptées pour limiter les pertes de rendement, surtout pour des environnements présentant une forte demande climatique, des sols à faible réserve hydrique et des cultivars bien développés. La stratégie de semis précoce initiée dans le projet Sojamip a montré son intérêt pour décaler le cycle du soja et éviter de trop forts stress hydriques au cours de la phase R1-R5 (Chapitre 5). Par ailleurs, une des craintes évoquées par rapport à ce type de conduite, à savoir une limitation des performances par les températures froides en début de cycle, n'est finalement pas avérée. Le calcul des indicateurs phéno-climatiques nous a permis de mettre ceci en évidence, les performances restant satisfaisantes dans les situations caractérisées par les températures froides en début de cycle.

Il est important de tenir compte d'un biais dans les données « champ ». En effet, il est recommandé de cultiver les variétés précoces en augmentant la densité de semis et en diminuant l'écartement entre lignes de semis (Terres Inovia, 2017). Or, dans nos expérimentations, nous avons simplement augmenté la densité de semis pour tous les groupes de maturité (ce qui a par ailleurs entraîné une verse des variétés tardives en conditions irriguées) sans modifier l'écartement entre rangs. Des expérimentations conduites en ce sens, en resserrant les rangs des GM précoces, ou de tous les cultivars en semis précoce, permettraient d'améliorer l'interception de la lumière et potentiellement d'obtenir des performances supérieures au semis conventionnel, particulièrement en conduite non-irriguée. Dans nos essais, les cultivars tardifs ont mieux profité du semis précoce, qui a entraîné un allongement de la phase R1-R5 et donc une augmentation du nombre de nœuds fructifères. Nous nous attendions à cette réponse qui a déjà été mise en évidence dans la littérature (Salmeron et al., 2014). L'utilisation de cultivars de groupes de maturité plus tardifs (GM III) que ceux étudiés dans le cadre du projet Sojamip devrait être testée afin d'augmenter encore le potentiel d'allongement de cette phase. Ceci aurait un intérêt principal : maximiser le nombre de nœuds fructifères et potentiellement « récupérer » le rendement sur les nœuds les plus élevés dans le cas d'un stress hydrique.

Par ailleurs, la caractérisation de la réponse des cultivars à la température et aux interactions entre température et photopériode nous a permis de mettre en évidence des réponses phénologiques qui pourraient permettre une extension des zones de culture du soja plus au Nord. Un des enseignements de l'étude phénologique réalisée à partir de SPA est l'augmentation des surfaces de soja potentiellement cultivables en double culture en France sous les climats futurs. Cependant, nous n'avons pas pris en compte l'humidité du sol nécessaire à l'émergence et à une récolte dans de bonnes conditions en fin de cycle. L'utilisation du modèle SIMPLE a montré qu'il était possible d'estimer les probabilités de germination-levée pour le soja dans une gamme de conditions notamment plus sèches et plus froides (Lamichhane et al., 2020).

Le modèle STICS pourra être utilisé pour simuler *a minima* ces conditions pour les climats actuels et futurs. Dans un second temps, ce modèle pourra être utilisé pour simuler différentes combinaisons de groupes de maturité – dates de semis – conduite hydrique pour des séries

climatiques longues. Cette étape n'a pas été réalisée au cours de la thèse mais la calibration du modèle est suffisante pour y procéder dans le Sud-Ouest de la France.

6.4. **Perspectives**

Les travaux réalisés dans la thèse ont permis d'actualiser les connaissances écophysiologiques et agronomiques sur le soja appliqué aux cultivars actuellement utilisés en France et en Europe. La calibration et l'évaluation de deux modèles montre qu'il est possible de représenter simplement des processus complexes. Cependant, de nouvelles questions se posent à la suite de ces travaux.

Nous avons phénotypé la phénologie à l'échelle du cultivar mais nous avons calibré (par simplification) les caractéristiques phénologiques des cultivars à partir du groupe de maturité dans le modèle STICS ; sachant que des différences de phénologies entre cultivars ont été identifiées dans un même groupe de maturité. Il semble nécessaire de poursuivre cette démarche avec un paramétrage « cultivar » de la phénologie dans le modèle STICS, comme cela a été fait pour SPA. L'intégration de la réponse des cultivars au stress hydrique permettra de préconiser des associations conduite-cultivar plus fines en fonction des environnements rencontrés. Le phénotypage de la densité racinaire sera également capitale pour adapter le soja à des environnements de moins en moins pourvus en eau. La calibration du modèle STICS est aujourd'hui assez limitée dans ce domaine puisque seules les profondeurs et vitesses d'enracinement ont été calibrées.

Le modèle STICS est capable de représenter la mise en place des nœuds et des gousses sur la plante de soja mais de manière générique. Une calibration à ce niveau de détail serait possible à partir des données produites au cours des expérimentations de phénologie (Chapitre 1) et au champ depuis 2012 (Chapitre 5). Mais serait-elle suffisamment pertinente au vu de la généricité poussée de STICS ? Pour cela, une comparaison pourrait être tentée avec un modèle comme SOYPOD (Egli, 2015) qui est uniquement dédié à la phénologie et à la simulation de la mise en place des gousses par nœud.

Par ailleurs, les expérimentations à venir devront tenir compte de la répartition des plantes pour maximiser l'interception lumineuse, tout en restant compatible avec les pratiques des agriculteurs. Il est cependant possible d'utiliser des données déjà produites sur des expérimentations de densités de semis pour augmenter le domaine de validité du modèle STICS et ensuite tester ces hypothèses sans lancer de nouvelles expérimentations dans un premier temps. Pour l'instant, le modèle a été validé sur des situations du Sud-Ouest de la France. Une évaluation sur des données françaises permettrait de valider (ou non) la robustesse de STICS sur ces environnements. Les données produites pour l'inscription des variétés et la post-inscription permettraient de tester assez largement la réponse productive et la phénologie d'une gamme large de variétés et d'environnements. Cette étape est indispensable avant de chercher à simuler plus avant de nouvelles conduites dans ces environnements.

Le modèle SPA, qui ne représente aujourd'hui que la phénologie en conditions non limitantes en eau, pourra être amélioré par l'adjonction d'un module de stress hydrique, à partir des

données de phénologie produites dans le cadre des expérimentations de réponse au stress hydrique (Chapitre 3). Sa validation au niveau France est par ailleurs prévue début 2020 à partir des données historiques du GEVES. Ceci permettra de donner plus de poids à la simulation avec SPA des zones de culture potentielles du soja en France. STICS pourra alors être utilisé pour préciser la potentialité de production pour divers groupes de maturité dans ces zones où la culture de soja est jugée possible. La calibration du modèle STICS se poursuivra dans le cadre du projet européen LegumeGap en 2020 qui ambitionne d'évaluer les « yield gaps » à l'échelle européenne en s'appuyant sur la modélisation.

Liste des publications et communications

- **Articles dans des revues internationales à comité de lecture**

Publié :

Schoving C., Stöckle C.O., Colombet C., Champolivier L., Debaeke P., Maury P., 2020. Combining simple phenotyping and photothermal algorithm for the prediction of soybean phenology: application to a range of common cultivars grown in Europe, Front. Plant Sci. 10: 1755. https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01755

Lamichhane, J.R., Constantin, J., **Schoving, C**., Maury, P., Debaeke, P., Aubertot, J.N., Dürr, C., 2020. Analysis of soybean germination, emergence, and prediction of a possible northward establishment of the crop under climate change. Eur. J. Agron. 113. https://doi.org/10.1016/j.eja.2019.125972

- **Revue nationale sans comité de lecture**

Schoving, C., Alric, F., Berger, M., Chambert, C., Champolivier, L., Colombet, C., Gras, A., Jeanson, P., Labalette, F., Marchand, D., Stöckle, C.O., Debaeke, P., Maury, P., 2019. Comprendre et prédire la phénologie du soja pour adapter la culture à de nouveaux environnements climatiques, Innovations Agronomiques, INRA, 74, pp.1-14.

- **Rapports diplômants**

Schoving, C., 2014. Caractérisation des zones de culture du maïs en Europe par l'analyse historique de variables environnementales. Mémoire d'ingénieur, AgroSup Dijon, 50 p.

- **Communications dans des congrès et colloques**

Congrès internationaux

Schoving, C., Alric, F., Berger, M., Chambert, C., Champolivier, L., Colombet, C., Gras, A., Jeanson, P., Labalette, F., Marchand, D., Stöckle, C.O., Debaeke, P., Maury, P., (2019). Comprendre et prédire la phénologie du soja pour adapter la culture à de nouveaux environnements climatiques. « RFL2 Rencontres Francophones Légumineuses ». Toulouse, France, 17-18 octobre 2018. (poster, résumé).

Schoving C., Stöckle C.O., Colombet C., Champolivier L., Debaeke P., Maury P., (2018). Effect of temperatures and daylength on phenology for contrasted genotypes grown in Europe. "ESA European Society of Agronomy". Genève, 27-21 août 2018. (communication orale).

Congrès nationaux (hors thèse)

Chevigny, E., Kersaudy, L., Macera, A., Meyer, L., **Schoving, C**., Quiquerez, A., Journaux L., Curmi, P., (2014), Identification des types de sols viticoles par leurs signatures spectrales visible-proche infrarouge traitées par des méthodes non linéaires. Conférence: 12ème JES Journée Etude des Sols. Le Bourget-du-Lac, 30 juin-4 juillet 2014. (poster).

- ## Workshops internationaux

Schoving C., Stöckle C.O., Colombet C., Champolivier L., Debaeke P., Maury P., (2018) Soybean genotypes display contrasted phenology response to temperature and day length in France. Workshop Innisoy. Hokkaido (JPN), 7-8 septembre 2018 (communication orale).

Schoving C., Debaeke P., Maury P., (2017) Field & pot experiments 2017. Workshop Innisoy. Müncheberg (DEU), 27-28 juillet 2017. (communication orale).

Curriculum Vitae

Céline Schoving
2, place René Char, bat. F2, 31320 Castanet-Tolosan
schoving@gmail.com
+33 6 49 40 81 40

Formation et diplômes

2013-14 | AgroSup Dijon (21) | ***Diplôme d'Ingénieur Agronome*** – spécialité Agronomie | Options : Statistiques, Sélection végétale, Biotechnologies

2007-08 | LEGTA Courcelles-Chaussy (57) | ***Certificat de Spécialisation*** Responsable Technico-Commercial | Option : Agrofournitures et Jardinerie

2005-07 | Université Henri Poincaré Nancy (54) | ***Licence*** de Biologie et Géologie

2003-05 | Lycée Agricole Courcelles-Chaussy (57) | ***BTSA*** – Technologies Végétales | Option : Agronomie et Systèmes de Cultures

2003 | Lycée Arthur Varoquaux (54) | ***Baccalauréat Technologique – STL*** | Option : Biochimie – Génie Biologique

Expérience professionnelle

Depuis décembre 2016 | ***Doctorante*** | INRA Toulouse (31) – UMR AGIR, équipe VASCO. Projet Sojamip (https://www6.inra.fr/sojamip).

Septembre 2015 – Novembre 2016 | ***Manager Opérationnel*** | Station de recherche Colza d'hiver d'Epuiseau (41) – Pioneer Génétique

Juillet 2014 – Août 2015 | ***Associée de Recherche Senior*** | Station de recherche Colza d'hiver d'Epuiseau (41) – Pioneer Génétique

Mars à Juillet 2014 | ***Stagiaire Ingénieure*** en Agronomie (R&D) | Station de recherche Maïs de Pacé (35) – Pioneer Génétique

Juin 2009 – Février 2013 | ***Ingénieure Technique Terrain*** | Région Lorraine & Haute-Marne – Pioneer Semences

Juin 2008 – Juin 2009 | ***Responsable Technico-Commercial*** | secteur Moselle (57) - SODIPA

2004-2005 (11 semaines) | ***Stagiaire BTS*** en expérimentation végétale | Jeandelize (54) - EMC2

Autres compétences

Langues | Français : courant | Anglais : Compétence professionnelle (TOEIC : 760 en 2013)

Logiciels | Matlab, Office, qGIS, R, STICS

Références

Acock, B., Reddy, V. R., Whisler, F. D., Baker, D. N., McKinion, J. M., Hodges, H. F., et al. (1985). The soybean crop simulator GLYCIM: model documentation. *Washingt. USDA*.

Adiredjo, A. L., Navaud, O., Muños, S., Langlade, N. B., Lamaze, T., and Grieu, P. (2014). Genetic control of water use efficiency and leaf carbon isotope discrimination in sunflower (Helianthus annuus L.) subjected to two drought scenarios. *PLoS One* 9, e101218. doi:10.1371/journal.pone.0101218.

Agreste (2018). Données de production Grandes Cultures (national + régions) au 01/08/2018. Paris.

Agreste Conjoncture (2018). Synthèse grandes cultures. Paris.

Akhter, J., Sabir, S. A., Lateef, Z., Ashraf, M. Y., and Haq, M. A. (2008). Relationships between carbon isotope discrimination and grain yield, water-use efficiency and growth parameters in wheat (triticum aestivum l.) under different water regimes. *Pakistan J. Bot.* 40, 1441–1454.

Al-Assily, K. A., and Mohamed, K. A. (2002). Soil moistured deficit effect on some soybean genotypes production in Upper Egypt. *Arab Univ. J. Agric. Sci.* 10, 153–163. Available at: http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=EG2003001755 [Accessed December 2, 2019].

Ala, A., Musa, Y., and Padjung, R. (2017). Strategy of Soybean Management (Glycine max L.) to Cope with Extreme Climate Using CropSyst © Model. *J. Agric. Sci.*

Allard, R. W., and Bradshaw, A. D. (1964). Implications of Genotype-Environmental Interactions in Applied Plant Breeding1. *Crop Sci.* 4, 503. doi:10.2135/cropsci1964.0011183x000400050021x.

Allen, D. J., and Ort, D. R. (2001). Impacts of chilling temperatures on photosynthesis in warm-climate plants. *Trends Plant Sci.* 6, 36–42. doi:10.1016/S1360-1385(00)01808-2.

Allen, M. R., Dube, O. P., Solecki, W., Aragón–Durand, F., Cramer, W., Humphreys, S., et al. (2018). Framing and Context. In: Global warming of 1.5°C. An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the.

Allen, R. G., Luis, S. P., RAES, D., and Smith, M. (1998). FAO Irrigation and Drainage Paper No. 56. Crop Evapotranspiration (guidelines for computing crop water requirements). *Irrig. Drain.* 300, 300. doi:10.1016/j.eja.2010.12.001.

Alliprandini, L. F., Abatti, C., Bertagnolli, P. F., Cavassim, J. E., Gabe, H. L., Kurek, A., et al. (2009). Understanding soybean maturity groups in brazil: Environment, cultivar classifi cation, and stability. *Crop Sci.* 49, 801–808. doi:10.2135/cropsci2008.07.0390.

Alves, B. J. R., Boddey, R. M., and Urquiaga, S. (2003). The success of BNF in soybean in Brazil. in *Plant and Soil*, 1–9. doi:10.1023/A:1024191913296.

Amarger, N., Mariotti, A., Mariotti, F., Durr, J. C., Bourguignon, C., and Lagacherie, B. (1979). Estimate of symbiotically fixed nitrogen in field grown soybeans using variations in15N Natural abundance. *Plant Soil* 52, 269–280. doi:10.1007/BF02184565.

Andreucci, M. P. P., Moot, D. J. J., Black, A. D. D., and Sedcole, R. (2016). A comparison of cardinal temperatures estimated by linear and nonlinear models for germination and bulb growth of forage brassicas. *Eur. J. Agron.* 81, 52–63. doi:10.1016/j.eja.2016.08.010.

Andrianasolo, F. N., Casadebaig, P., Langlade, N., Debaeke, P., and Maury, P. (2016). Effects of plant growth stage and leaf aging on the response of transpiration and photosynthesis to water deficit in sunflower. *Funct. Plant Biol.* 43, 797–805. doi:10.1016/j.neurobiolaging.2008.03.012.

Anothai, J., Patanothai, A., Jogloy, S., Pannangpetch, K., Boote, K. J., and Hoogenboom, G. (2008). A sequential approach for determining the cultivar coefficients of peanut lines using end-of-season data of crop performance trials. *F. Crop. Res.* 108, 169–178. doi:10.1016/j.fcr.2008.04.012.

Archontoulis, S. V., Miguez, F. E., and Moore, K. J. (2014). A methodology and an optimization tool to calibrate phenology of short-day species included in the APSIM PLANT model: Application to soybean. *Environ. Model. Softw.* 62, 465–477. doi:10.1016/j.envsoft.2014.04.009.

Bacanamwo, M., Purcell1, L. C., and Purcell, L. C. (1999). Soybean dry matter and N accumulation responses to flooding stress, N sources and hypoxia. doi:10.1093/jxb/50.334.689.

Badaruddin, M., and Meyer, D. W. (1994). Grain legume effects on soil nitrogen, grain yield, and nitrogen nutrition of wheat. *Crop Sci.* 34, 1304–1309. doi:10.2135/cropsci1994.0011183X003400050030x.

Baier, W. (1979). Note on the terminology of crop-weather models. *Agric. Meteorol.* 20, 137–145. doi:10.1016/0002-1571(79)90032-3.

Bakhshandeh, E., Ghadiryan, R., and Kamkar, B. (2010). A Rapid and Non-Destructive Method to Determine the Leaflet , Trifoliate and Total Leaf Area of Soybean. *Asian Australas. J. Plant Sci. Biotechnol.* 4, 19–23.

Barbour, M. M., Warren, C. R., Farquhar, G. D., Forrester, G., and Brown, H. (2010). Variability in mesophyll conductance between barley genotypes, and effects on transpiration efficiency and carbon isotope discrimination. *Plant, Cell Environ.* 33, 1176–1185. doi:10.1111/j.1365-3040.2010.02138.x.

Barroux, R. (2017). La population mondiale atteindra 9,8 milliards d'habitants en 2050. *Le Monde*.

Bastidas, A. M., Setiyono, T. D., Dobermann, A., Cassman, K. G., Elmore, R. W., Graef, G. L., et al. (2008). Soybean sowing date: The vegetative, reproductive, and agronomic impacts. *Crop Sci.* 48, 727–740. doi:10.2135/cropsci2006.05.0292.

Battisti, R., Parker, P. S., Sentelhas, P. C., and Nendel, C. (2017a). Gauging the sources of uncertainty in soybean yield simulations using the MONICA model. *Agric. Syst.* 155, 9–18. doi:10.1016/j.agsy.2017.04.004.

Battisti, R., and Sentelhas, P. C. (2017). Improvement of soybean resilience to drought through deep root system in Brazil. *Agron. J.* 109, 1612–1622. doi:10.2134/agronj2017.01.0023.

Battisti, R., Sentelhas, P. C., and Boote, K. J. (2018a). Sensitivity and requirement of improvements of four soybean crop simulation models for climate change studies in Southern Brazil. *Int. J. Biometeorol.* 62, 823–832. doi:10.1007/s00484-017-1483-1.

Battisti, R., Sentelhas, P. C., Boote, K. J., Gil, G. M., Farias, J. R. B., and Basso, C. J. (2017b). Assessment of soybean yield with altered water-related genetic improvement traits under climate change in Southern Brazil. *Eur. J. Agron.* 83, 1–14. doi:10.1016/j.eja.2016.11.004.

Battisti, R., Sentelhas, P. C., Parker, P. S., Nendel, C., Câmara, G. M. D. S., Farias, J. R. B., et al. (2018b). Assessment of crop-management strategies to improve soybean resilience to climate change in Southern Brazil. *Crop Pasture Sci.* 69, 154–162. doi:10.1071/CP17293.

Benjamin, J. G., and Nielsen, D. C. (2006). Water deficit effects on root distribution of soybean, field pea and chickpea. *F. Crop. Res.* 97, 248–253. doi:10.1016/j.fcr.2005.10.005.

Bergez, J. E., Charron, M. H., Leenhardt, D., and Poupa, J. C. (2012). MO USTICS: A generic dynamic plot-based biodecisional model. *Comput. Electron. Agric.* 82, 8–14. doi:10.1016/j.compag.2011.12.006.

Bernard, R. L. (1972). Two Genes Affecting Stem Termination in Soybeans. *Crop Sci.* 12, 235. doi:10.2135/cropsci1972.0011183X001200020028x.

Blanchet, N., Casadebaig, P., Debaeke, P., Duruflé, H., Gody, L., Gosseau, F., et al. (2018). Data describing the eco-physiological responses of twenty-four sunflower genotypes to water deficit. *Data Br.* 21, 1296–1301. doi:10.1016/j.dib.2018.10.045.

Bonny, S. (2008). Genetically modified glyphosate-tolerant soybean in the USA: Adoption factors, impacts and prospects. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 28, 21–32. doi:10.1051/agro:2007044.

Boote, K. J. (2011). "Improving Soybean Cultivars for Adaptation to Climate Change and Climate Variability," in *Crop Adaptation to Climate Change* (Oxford, UK: Wiley-Blackwell), 370–395. doi:10.1002/9780470960929.ch26.

Boote, K. J., Jones, J. W., Batchelor, W. D., Nafziger, E. D., and Myers, O. (2003). Genetic Coefficients in the CROPGRO–Soybean Model Florida Agric. Exp. Stn. Journal Series no. R-08652. Supported in part by grants from the United Soybean Board and the Soybean Research and Development Council. *Agron. J.* 95, 32–51. doi:10.2134/agronj2003.3200.

Boote, K. J., Jones, J. W., and Hoogenboom, G. (1998a). "Simulation of crop growth: CROPGRO Model," in *Agricultural Systems Modeling and Simulation* (Marcel Dekker), 651–692. doi:citeulike-article-id:2472461.

Boote, K. J., Jones, J. W., Hoogenboom, G., and Pickering, N. B. (1998b). The CROPGRO model for grain legumes. *Underst. options Agric. Prod.* 1983, 99–128. doi:10.1007/978-94-017-3624-4_6.

Boote, K. J., Jones, J. W., and Pickering, N. B. (1996). Potential uses and limitations of crop models. *Agron. J.* 88, 704–716. doi:10.2134/agronj1996.00021962008800050005x.

Bowers, G. R. (1995). An Early Soybean Production System for Drought Avoidance. *J. Prod. Agric.* 8, 112. doi:10.2134/jpa1995.fpage.

Boyer, J. S. (1970). Leaf Enlargement and Metabolic Rates in Corn, Soybean, and Sunflower at Various Leaf Water Potentials. *Plant Physiol.* 46, 233–235. doi:10.1104/pp.46.2.233.

Brancourt-Hulmel, M. (1999). Crop diagnosis and probe genotypes for interpreting genotype environment interaction in winter wheat trials. *Theor. Appl. Genet.* 99, 1018–1030. doi:10.1007/s001220051410.

Brevedan, R. E., and Egli, D. B. (2003). Short Periods of Water Stress during Seed Filling, Leaf

Senescence, and Yield of Soybean. *Crop Sci.* 43, 2083–2088. doi:10.2135/cropsci2003.2083.

Brisson, N., and Levrault, F. (2010). *Livre vert du projet CLIMATOR*.

Brisson, N. (1989). Modèle de simulation de la culture de soja et de son fonctionnement hydrique : estimation agrométéorologique des potentialités de production.

Brisson, N., Bussière, F., Ozier-Lafontaine, H., Tournebize, R., and Sinoquet, H. (2004). Adaptation of the crop model STICS to intercropping. Theoretical basis and parameterisation. *Agronomie* 24, 409–421. doi:10.1051/agro:2004031.

Brisson, N., Gary, C., Justes, E., Roche, R., Mary, B., Ripoche, D., et al. (2003). An overview of the crop model STICS. *Eur. J. Agron.* 18, 309–332. doi:10.1016/S1161-0301(02)00110-7.

Brisson, N., Launay, M., Mary, B., and Beaudoin, N. (2009). *Conceptual Basis, Formalisations and Parameterization of the Stics Crop Model*. Available at: http://www.quae.com/en/r1291-conceptual-basis-formalisations-and-parameterization-of-the-stics-crop-model.html.

Brisson, N., Mary, B., Ripoche, D., Jeuffroy, M. H., Ruget, F., Nicoullaud, B., et al. (1998). STICS: A generic model for the simulation of crops and their water and nitrogen balances. I. Theory and parameterization applied to wheat and corn. *Agronomie* 18, 311–346. doi:10.1051/agro:19980501.

Brisson, N., Ruget, F., Gate, P., Lorgeou, J., Nicoullaud, B., Tayot, X., et al. (2002). STICS: A generic model for simulating crops and their water and nitrogen balances. II. Model validation for wheat and maize. *Agronomie* 22, 69–92. doi:10.1051/agro:2001005.

Brisson, N., Seguin, B., and Bertuzzi, P. (1992). Agrometeorological soil water balance for crop simulation models. *Agric. For. Meteorol.* 59, 267–287. doi:10.1016/0168-1923(92)90097-N.

Bruand, A., Pérez Fernández, P., and Duval, O. (2003). Use of class pedotransfer functions based on texture and bulk density of clods to generate water retention curves. *Soil Use Manag.* 19, 232–242. doi:10.1079/sum2003196.

Buis, S., Wallach, D., Guillaume, S., Varella, H., Lecharpentier, P., Launay, M., et al. (2011). "The STICS Crop Model and Associated Software for Analysis, Parameterization, and Evaluation," in *Methods of introducing system models into agricultural research* doi:10.2134/advagricsystmodel2.c14.

Bunce, J. (2016). Variation among Soybean Cultivars in Mesophyll Conductance and Leaf Water Use Efficiency. *Plants* 5, 44. doi:10.3390/plants5040044.

Bunce, J. A. (1977). Leaf elongation in relation to leaf water potential in soybean. *J. Exp. Bot.* 28, 156–161. doi:10.1093/jxb/28.1.156.

Burger, P. (2001). Variabilité de la teneur en protéines de la graine de soja : analyse par voie d'enquète et étude d'itinéraires techniques visant de hautes teneurs.

Burud, I., Lange, G., Lillemo, M., Bleken, E., Grimstad, L., and Johan From, P. (2017). Exploring Robots and UAVs as Phenotyping Tools in Plant Breeding. *IFAC-PapersOnLine* 50, 11479–11484. doi:10.1016/j.ifacol.2017.08.1591.

Cabelguenne, M., Debaeke, P., and Bouniols, A. (1999). EPICphase, a version of the EPIC

model simulating the effects of water and nitrogen stress on biomass and yield, taking account of developmental stages: Validation on maize, sunflower, sorghum, soybean and winter wheat. *Agric. Syst.* 60, 175–196. doi:10.1016/S0308-521X(99)00027-X.

Cafaro La Menza, N., Monzon, J. P., Specht, J. E., and Grassini, P. (2017). Is soybean yield limited by nitrogen supply? *F. Crop. Res.* 213, 204–212. doi:10.1016/j.fcr.2017.08.009.

Caffaro, S. . V. ., Martigmone, R. . A. ., Torres, R. ., and Nakayama, F. (1988). Photoperiod regulation of vegetative growth and meristem behavior toward flower initiation of an indeterminate Soybean. *Bot. Gaz.* 149, 311–316. doi:10.1086/337720.

Casadebaig, P., Debaeke, P., and Lecoeur, J. (2008). Thresholds for leaf expansion and transpiration response to soil water deficit in a range of sunflower genotypes. *Eur. J. Agron.* 28, 646–654. doi:10.1016/j.eja.2008.02.001.

Casadebaig, P., Guilioni, L., Lecoeur, J., Christophe, A., Champolivier, L., and Debaeke, P. (2011). SUNFLO, a model to simulate genotype-specific performance of the sunflower crop in contrasting environments. *Agric. For. Meteorol.* 151, 163–178. doi:10.1016/j.agrformet.2010.09.012.

Caubel, J., de Cortázar-Atauri, I. G., Launay, M., de Noblet-Ducoudré, N., Huard, F., Bertuzzi, P., et al. (2015). Broadening the scope for ecoclimatic indicators to assess crop climate suitability according to ecophysiological, technical and quality criteria. *Agric. For. Meteorol.* 207, 94–106. doi:10.1016/j.agrformet.2015.02.005.

Cetiom (1986). *Le soja – Physiologie de la plante et adaptation aux conditions françaises.* Cetiom. Paris.

Chapman, S. C. (2008). Use of crop models to understand genotype by environment interactions for drought in real-world and simulated plant breeding trials. *Euphytica* 161, 195–208. doi:10.1007/s10681-007-9623-z.

Chenu, K., Cooper, M., Hammer, G. L., Mathews, K. L., Dreccer, M. F., and Chapman, S. C. (2011). Environment characterization as an aid to wheat improvement: Interpreting genotype-environment interactions by modelling water-deficit patterns in North-Eastern Australia. *J. Exp. Bot.* 62, 1743–1755. doi:10.1093/jxb/erq459.

Chenu, K., Porter, J. R., Martre, P., Basso, B., Chapman, S. C., Ewert, F., et al. (2017). Contribution of Crop Models to Adaptation in Wheat. *Trends Plant Sci.* 22, 472–490. doi:10.1016/j.tplants.2017.02.003.

Chowdhury, J. A., Karim, M. A., Khaliq, Q. A., Ahmed, A. U., and Khan, M. S. A. (2016). Effect of drought stress on gas exchange characteristics of four soybean genotypes. *Online) Bangladesh J. Agril. Res* 7122, 195–205.

Clovis, P. J., Jackson, K., Marcelo, B., Murilo, V. D. C., Leandro, M., Pierozan Junior, C., et al. (2015). Phenological and quantitative plant development changes in soybean cultivars caused by sowing date and their relation to yield. *African J. Agric. Res.* 10, 515–523. doi:10.5897/AJAR2014.9325.

Cober, E., Curtis, D., Stewart, D., and Morrison, M. (2014). Quantifying the Effects of Photoperiod, Temperature and Daily Irradiance on Flowering Time of Soybean Isolines. *Plants* 3, 476–497. doi:10.3390/plants3040476.

COCERAL (2017). EU - 28 Oilseeds crop forecast - December 2017. *Forecast. Ref. to Crop. Harvest. 2016 2017 respectively*.

Colson, J., Bouniols, A., and Jones, J. W. (1995). Soybean reproductive development: Adapting a model for European cultivars. *Agron. J.* 87, 1129–1139. doi:10.2134/agronj1995.00021962008700060015x.

Constantin, J., Willaume, M., Murgue, C., Lacroix, B., and Therond, O. (2015). The soil-crop models STICS and AqYield predict yield and soil water content for irrigated crops equally well with limited data. *Agric. For. Meteorol.* 206, 55–68. doi:10.1016/j.agrformet.2015.02.011.

Coucheney, E., Buis, S., Launay, M., Constantin, J., Mary, B., García de Cortázar-Atauri, I., et al. (2015). Accuracy, robustness and behavior of the STICS soil-crop model for plant, water and nitrogen outputs: Evaluation over a wide range of agro-environmental conditions in France. *Environ. Model. Softw.* 64, 177–190. doi:10.1016/j.envsoft.2014.11.024.

Covell, S., Ellis, R. H., Roberts, E. H., and Summerfield, R. J. (1986). The influence of temperature on seed germination rate in grain legumes: I. A comparison of chickpea, lentil, soyabean and cowpea at constant temperatures. *J. Exp. Bot.* 37, 705–715. doi:10.1093/jxb/37.5.705.

Cregan, P. B., and Hartwig, E. E. (1984). Characterization of flowering response to photoperiod in diverse soybean genotypes. *Crop Sci.* 24, 659–662. doi:10.2135/cropsci1984.0011183X002400040008x.

Crusiol, L. G. T., Nanni, M. R., Furlanetto, R. H., Sibaldelli, R. N. R., Cezar, E., Mertz-Henning, L. M., et al. (2019). UAV-based thermal imaging in the assessment of water status of soybean plants. *Int. J. Remote Sens.* doi:10.1080/01431161.2019.1673914.

Daba, K., Warkentin, T. D., Bueckert, R., Todd, C. D., and Tar'an, B. (2016). Determination of Photoperiod-Sensitive Phase in Chickpea (Cicer arietinum L.). *Front. Plant Sci.* 7, 478. doi:10.3389/fpls.2016.00478.

Damesa, T. M., Möhring, J., Worku, M., and Piepho, H. P. (2017). One step at a time: Stage-wise analysis of a series of experiments. *Agron. J.* 109, 845–857. doi:10.2134/agronj2016.07.0395.

Dardanelli, J. L., Balzarini, M., Martínez, M. J., Cuniberti, M., Resnik, S., Ramunda, S. F., et al. (2006). Soybean maturity groups, environments, and their interaction define mega-environments for seed composition in Argentina. *Crop Sci.* 46, 1939–1947. doi:10.2135/cropsci2005.12-0480.

Debaeke, P., Burger, P., and Brisson, N. (2001). A simple model to simulate n 2 symbiotic fixation of annual grain legumes : application to soybean (Glycine max. (L.) Merr.). in *Proc. 2nd Int. ESA Symp. Modelling Cropping Systems, Florence (Italy), 16-18 July 2001*, 17–18.

Debaeke, P., Pellerin, S., and Scopel, E. (2017). Climate-smart cropping systems for temperate and tropical agriculture: mitigation, adaptation and trade-offs. *Cah. Agric.* 26, 34002. doi:10.1051/cagri/2017028.

Desclaux, D., Huynh, T. T., and Roumet, P. (2000). Identification of soybean plant characteristics that indicate the timing of drought stress. *Crop Sci.* 40, 716–722. doi:10.2135/cropsci2000.403716x.

Devi, J. M., Sinclair, T. R., Chen, P., and Carter, T. E. (2014). Evaluation of elite southern

maturity soybean breeding lines for drought-tolerant traits. *Agron. J.* 106, 1947–1954. doi:10.2134/agronj14.0242.

Devi, M. J., Taliercio, E. W., and Sinclair, T. R. (2015). Leaf expansion of soybean subjected to high and low atmospheric vapour pressure deficits. *J. Exp. Bot.* 66, 1845–1850. doi:10.1093/jxb/eru520.

Divito, G. A., Echeverría, H. E., Andrade, F. H., and Sadras, V. O. (2016). Soybean shows an attenuated nitrogen dilution curve irrespective of maturity group and sowing date. *F. Crop. Res.* 186, 1–9. doi:10.1016/j.fcr.2015.11.004.

Donau Soja (2019). Donau Soja Standard. 1–9.

Earl, H. J. (2003). A precise gravimetric method for simulating drought stress in pot experiments. in *Crop Science* (Crop Science Society of America), 1868–1873. doi:10.2135/cropsci2003.1868.

Edwards, J. T., and Purcell, L. C. (2005). Soybean yield and biomass responses to increasing plant population among diverse maturity groups: I. Agronomic characteristics. *Crop Sci.* 45, 1770–1777. doi:10.2135/cropsci2004.0564.

Egli, D. B. (2015). Pod set in soybean: Investigations with soypodp, a whole plant model. *Agron. J.* 107, 349–360. doi:10.2134/agronj14.0330.

Egli, D. B., and Bruening, W. P. (2000). Potential of early-maturing soybean cultivars in late plantings. *Agron. J.* 92, 532–537. doi:10.2134/agronj2000.923532x.

Egli, D. B., and Wardlaw, I. F. (1980). Temperature Response of Seed Growth Characteristics of Soybeans1. *Agron. J.* 72, 560. doi:10.2134/agronj1980.00021962007200030036x.

Ellis, R. H., Collinson, S. T., Hudson, D., and Patefield, W. M. (1992). The analysis of reciprocal transfer experiments to estimate the durations of the photoperiod-sensitive and photoperiod-insensitive phases of plant development: An example in soya bean. *Ann. Bot.* 70, 87–92. doi:10.1093/oxfordjournals.aob.a088443.

FAC (2016). Classement des échanges commerciaux de produits agricoles.

Falasca, S. L., Ulberich, A. C., and Ulberich, E. (2012). Developing an agro-climatic zoning model to determine potential production areas for castor bean (Ricinus communis L.). *Ind. Crops Prod.* 40, 185–191. doi:10.1016/j.indcrop.2012.02.044.

Falconnier, G. N., Journet, E.-P., Bedoussac, L., Vermue, A., Chlébowski, F., Beaudoin, N., et al. (2019). Calibration and evaluation of the STICS soil-crop model for faba bean to explain variability in yield and N2 fixation. *Eur. J. Agron.* 104, 63–77. doi:S1161030119300085.

Fang, Y., and Xiong, L. (2015). General mechanisms of drought response and their application in drought resistance improvement in plants. *Cell. Mol. Life Sci.* 72, 673–689. doi:10.1007/s00018-014-1767-0.

FAO (2006). Prospects for food, nutrition, agriculture and major commodity groups. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Grobal Perspective Studies Unit, Rome. *World Agric. Towar. 2030/2050*. doi:http://dx.doi.org/10.1007/s10266-011-0028-z.

FAOSTAT (2018a). Data crops : Soybean.

FAOSTAT (2018b). FAOSTAT - Data. Available at: http://www.fao.org/faostat/en/#data/TP.

Farooq, M., Gogoi, N., Barthakur, S., Baroowa, B., Bharadwaj, N., Alghamdi, S. S., et al. (2017). Drought Stress in Grain Legumes during Reproduction and Grain Filling. *J. Agron. Crop Sci.* 203, 81–102. doi:10.1111/jac.12169.

Farooq, M., Kobayashi, N., Ito, O., Wahid, A., and Serraj, R. (2010). Broader leaves result in better performance of indica rice under drought stress. *J. Plant Physiol.* 167, 1066–1075. doi:10.1016/j.jplph.2010.03.003.

Farquhar, G. D., Ehleringer, J. R., and Hubick, K. T. (1989). Discrimination and Photosynthesis. *Annu. Rev. Plant Biol.* 40, 503–537. doi:1040-2519/89/0601-503.

Fehlenberg, V., Baumann, M., Gasparri, N. I., Piquer-Rodriguez, M., Gavier-Pizarro, G., and Kuemmerle, T. (2017). The role of soybean production as an underlying driver of deforestation in the South American Chaco. *Glob. Environ. Chang.* 45, 24–34. doi:10.1016/j.gloenvcha.2017.05.001.

Fehr, W. R., and Caviness, C. E. (1977). Stages of Soybean Development. *Spec. Rep.* 80, 11. Available at: http://www.agencia.cnptia.embrapa.br/Repositorio/STAGES.+FEHR_000g50w2l4s02wx5ok0dkla0sik2sqav.pdf%5Cnhttps://books.google.de/books?id=DrJQHQAACAAJ.

Flénet, F., Kiniry, J. R., Board, J. E., Westgate, M. E., and Reicosky, D. C. (1996). Row spacing effects on light extinction coefficients of corn, sorghum, soybean, and sunflower. *Agron. J.* 88, 185–190. doi:10.2134/agronj1996.00021962008800020011x.

Garner, W. W., and Allard, H. A. (1920). Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. *Mon. Weather Rev.* 48, 415–415. doi:10.1175/1520-0493(1920)48<415b:EOTRLO>2.0.CO;2.

Ghosh, P. K., Mohanty, M., Bandyopadhyay, K. K., Painuli, D. K., and Misra, A. K. (2006). Growth, competition, yield advantage and economics in soybean/pigeonpea intercropping system in semi-arid tropics of India: I. Effect of subsoiling. *F. Crop. Res.* 96, 80–89. doi:10.1016/j.fcr.2005.05.009.

Gil-Quintana, E., Larrainzar, E., Seminario, A., Díaz-Leal, J. L., Alamillo, J. M., Pineda, M., et al. (2013). Local inhibition of nitrogen fixation and nodule metabolism in drought-stressed soybean. *J. Exp. Bot.* 64, 2171–2182. doi:10.1093/jxb/ert074.

González, A. D., Frostell, B., and Carlsson-Kanyama, A. (2011). Protein efficiency per unit energy and per unit greenhouse gas emissions: Potential contribution of diet choices to climate change mitigation. *Food Policy* 36, 562–570. doi:10.1016/j.foodpol.2011.07.003.

Gosseau, F., Blanchet, N., Varès, D., Burger, P., Campergue, D., Colombet, C., et al. (2018). Heliaphen, an outdoor high-throughput phenotyping platform designed to integrate genetics and crop modeling. *bioRxiv*, 362715. doi:10.1101/362715.

Gosselet, N. (2018). Marché mondial des Oléagineux : Juin 2018. Paris.

Grimm, S. S., Jones, J. W., Boote, K. J., and Hesketh, J. D. (1993). Parameter estimation for predicting flowering date of soybean cultivars. *Crop Sci.* 33, 137–144. doi:10.2135/cropsci1993.0011183X003300010025x.

Guillaume, S., Bergez, J. E., Wallach, D., and Justes, E. (2011). Methodological comparison of calibration procedures for durum wheat parameters in the STICS model. *Eur. J. Agron.* 35, 115–126. doi:10.1016/j.eja.2011.05.003.

Guilpart, N., Iizumi, T., Ben Ari, T., and Makowski, D. (2019). Assessing area suitable for diversification crops: an example on soybean in Europe under climate change using machine learning. in *European Conference on Crop Diversification* Available at: https://www.researchgate.net/publication/336810715 [Accessed December 12, 2019].

Gunadi, H., Baja, S., and Riadi, M. (2018). Evaluation of the CropSyst Model on Soybean (Glycine max L.) in the Tropics.

Hadley, P., Roberts, E. H., Summerfield, R. J., and Minchin, F. R. (1984). Effects of temperature and photoperiod on flowering in soybean [Glycine max (L.) Merrill]: a quantitative model. *Ann. Bot.* 53, 669–681. doi:10.1093/oxfordjournals.aob.a086732.

Hammer, G., Cooper, M., Tardieu, F., Welch, S., Walsh, B., van Eeuwijk, F., et al. (2006). Models for navigating biological complexity in breeding improved crop plants. *Trends Plant Sci.* 11, 587–593. doi:10.1016/j.tplants.2006.10.006.

Hammer, G. L., Kropff, M. J., Sinclair, T. R., and Porter, J. R. (2002). Future contributions of crop modelling - From heuristics and supporting decision making to understanding genetic regulation and aiding crop improvement. in *European Journal of Agronomy*, 15–31. doi:10.1016/S1161-0301(02)00093-X.

Han, T., Wu, C., Tong, Z., Mentreddy, R. S., Tan, K., and Gai, J. (2006). Postflowering photoperiod regulates vegetative growth and reproductive development of soybean. *Environ. Exp. Bot.* 55, 120–129. doi:10.1016/j.envexpbot.2004.10.006.

Hartigan, J. A., and Wong, M. A. (1979). Algorithm AS 136: A K-Means Clustering Algorithm. *Appl. Stat.* 28, 100. doi:10.2307/2346830.

Henchion, M., Hayes, M., Mullen, A., Fenelon, M., and Tiwari, B. (2017). Future Protein Supply and Demand: Strategies and Factors Influencing a Sustainable Equilibrium. *Foods* 6, 53. doi:10.3390/foods6070053.

Hodges, T., and French, V. (1985). Soyphen: Soybean Growth Stages Modeled from Temperature, Daylength, and Water Availability. *Agron. J.* 77, 500–505. doi:10.2134/agronj1985.00021962007700030031x.

Hsiao, T. C. (1973). PLANT RESPONSES TO WATER STRESS. Available at: www.annualreviews.org [Accessed December 14, 2019].

Hu, M. (2013). Effects of Late Planting Dates , Maturity Groups and Management Systems on Growth , Development and Yield of Soybean in South.

Hu, M., and Wiatrak, P. (2012). Effect of planting date on soybean growth, yield, and grain quality: Review. *Agron. J.* 104, 785–790. doi:10.2134/agronj2011.0382.

Hu, X. (2015). A comprehensive comparison between ANOVA and BLUP to valuate location-specific genotype effects for rape cultivar trials with random locations. *F. Crop. Res.* 179, 144–149. doi:10.1016/j.fcr.2015.04.023.

Hufstetler, E. V., Boerma, H. R., Carter, T. E., and Earl, H. J. (2007). Genotypic variation for three physiological traits affecting drought tolerance in soybean. *Crop Sci.* 47, 25–35. doi:10.2135/cropsci2006.04.0243.

Hughes, R. M., and Herridge, D. F. (1989). Effect of Tillage on Yield, Nodulation and Nitrogen Fixation of Soybean in Far North-Coastal New South Wales. *Aust. J. Exp. Agric.* 29, 671–677. doi:10.1071/EA9890671.

Hundal, S. S., Kaur, P., and Malikpuri, S. D. S. (2003). Agroclimatic models for prediction of growth and yield of indian mustard (Brassica juncea). *Indian J. Agric. Sci.* 73, 142–144.

Hymowitz, T. (2004). "Speciation and Cytogenetics," in *Soybeans: Improvement, Production, and Uses* (American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, and Soil Science Society of America), 97–136. doi:10.2134/agronmonogr16.3ed.c4.

IPCC (2014). Climate Change 2014 synthesis report summary chapter for policymakers. *IPCC*, 31. doi:10.1017/CBO9781107415324.

IPCC (2018a). Global warming of 1,5°C. Incheon.

IPCC (2018b). Impacts of 1.5°C global warming on natural and human systems. In: Global warming of 1.5°C. An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of. *Glob. Warm. 1.5°C. An IPCC Spec. Rep. impacts Glob. Warm. 1.5°C above pre-industrial levels Relat. Glob. Greenh. gas Emiss. pathways, Context Strength. Glob. response to Threat Clim. Chang.* doi:10.1093/aje/kwp410.

ISAAA (2016). Global Status of Commercialized Biotech/GM Crops: 2016. Ithaca, NY doi:10.1017/S0014479706343797.

Jégo, G., Pattey, E., Bourgeois, G., Morrison, M. J., Drury, C. F., Tremblay, N., et al. (2010). Calibration and performance evaluation of soybean and spring wheat cultivars using the STICS crop model in Eastern Canada. *F. Crop. Res.* 117, 183–196. doi:10.1016/j.fcr.2010.03.008.

Jeuffroy, M. H., Casadebaig, P., Debaeke, P., Loyce, C., and Meynard, J. M. (2014). Agronomic model uses to predict cultivar performance in various environments and cropping systems. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 34, 121–137. doi:10.1007/s13593-013-0170-9.

Jeuffroy, M. H., and Recous, S. (1999). Azodyn: A simple model simulating the date of nitrogen deficiency for decision support in wheat fertilization. *Eur. J. Agron.* 10, 129–144. doi:10.1016/S1161-0301(98)00059-8.

Jones, J. W., Hoogenboom, G., Porter, C. H., Boote, K. J., Batchelor, W. D., Hunt, L. A., et al. (2003). The DSSAT cropping system model. in *European Journal of Agronomy* (Elsevier), 235–265. doi:10.1016/S1161-0301(02)00107-7.

Jouffret, P., Labalette, F., and Parachini, E. (2015). Analyse multicritère de la production de soja dans des exploitations agricoles contrastées du Sud-Ouest de la France. *OCL* 22, D505. doi:10.1051/ocl/2015029.

Kantolic, A. G., Peralta, G. E., and Slafer, G. A. (2013). Seed number responses to extended photoperiod and shading during reproductive stages in indeterminate soybean. *Eur. J. Agron.* 51, 91–100. doi:10.1016/j.eja.2013.07.006.

Kantolic, A. G., and Slafer, G. A. (2001). Photoperiod sensitivity after flowering and seed number determination in indeterminate soybean cultivars. *F. Crop. Res.* 72, 109–118. doi:10.1016/S0378-4290(01)00168-X.

Kantolic, A. G., and Slafer, G. A. (2007). Development and seed number in indeterminate soybean as affected by timing and duration of exposure to long photoperiods after flowering. *Ann. Bot.* 99, 925–933. doi:10.1093/aob/mcm033.

Karam, F., Masaad, R., Sfeir, T., Mounzer, O., and Rouphael, Y. (2005). Evapotranspiration

and seed yield of field grown soybean under deficit irrigation conditions. *Agric. Water Manag.* 75, 226–244. doi:10.1016/j.agwat.2004.12.015.

Kaspar, T. C., Taylor, H. M., and Shibles, R. M. (1984). Taproot-Elongation Rates of Soybean Cultivars in the Glasshouse and Their Relation to Field Rooting Depth1. *Crop Sci.* 24, 916. doi:10.2135/cropsci1984.0011183x002400050021x.

Keating, B. A., Carberry, P. S., Hammer, G. L., Probert, M. E., Robertson, M. J., Holzworth, D., et al. (2003). "An overview of APSIM, a model designed for farming systems simulation," in *European Journal of Agronomy*, 267–288. doi:10.1016/S1161-0301(02)00108-9.

Kimball, B. A. (2016). Crop responses to elevated CO2 and interactions with H2O, N, and temperature. *Curr. Opin. Plant Biol.* 31, 36–43. doi:10.1016/j.pbi.2016.03.006.

King, C. A., and Purcell, L. C. (2001). Soybean nodule size and relationship to nitrogen fixation response to water deficit. *Crop Sci.* 41, 1099–1107. doi:10.2135/cropsci2001.4141099x.

King, C. A., and Purcell, L. C. (2017). Evaluation of methods for estimating transpiration response to soil drying for container-grown plants. *Crop Sci.* 57, 2143–2148. doi:10.2135/cropsci2016.12.1000.

King, C. A., Purcell, L. C., and Brye, K. R. (2009). Differential wilting among soybean genotypes in response to water deficit. *Crop Sci.* 49, 290–298. doi:10.2135/cropsci2008.04.0219.

Kogan, F., Kussul, N., Adamenko, T., Skakun, S., Kravchenko, O., Kryvobok, O., et al. (2013). Winter wheat yield forecasting in Ukraine based on Earth observation, meteorologicaldata and biophysical models. *Int. J. Appl. Earth Obs. Geoinf.* 23, 192–203. doi:10.1016/j.jag.2013.01.002.

Korte, L. L., Specht, J. E., Williams, J. H., and Sorensen, R. C. (1983a). Irrigation of Soybean Genotypes During Reproductive Ontogeny II. Yield Component Responses1. *Crop Sci.* 23, 528. doi:10.2135/cropsci1983.0011183x002300030020x.

Korte, L. L., Williams, J. H., Specht, J. E., and Sorensen, R. C. (1983b). Irrigation of Soybean Genotypes During Reproductive Ontogeny. I. Agronomic Responses1. *Crop Sci.* 23, 521. doi:10.2135/cropsci1983.0011183x002300030019x.

Kumagai, E., and Sameshima, R. (2014). Genotypic differences in soybean yield responses to increasing temperature in a cool climate are related to maturity group. *Agric. For. Meteorol.* 198, 265–272. doi:10.1016/j.agrformet.2014.08.016.

Kumbhar, A. M., Buriro, U. A., Kumbhar, M. B., Oad, F. C., Jamro, G. H., and Chachar, Q. I. (2007). Yield of wheat, cotton, berseem and soybean under different crop sequences and fertility regimes. *Asian J. Plant Sci.* 6, 143–147.

Kurasch, A. K., Hahn, V., Leiser, W. L., Vollmann, J., Schori, A., Bétrix, C. A., et al. (2017). Identification of mega-environments in Europe and effect of allelic variation at maturity E loci on adaptation of European soybean. *Plant Cell Environ.* 40, 765–778. doi:10.1111/pce.12896.

Lamichhane, J. R., Constantin, J., Schoving, C., Maury, P., Debaeke, P., Aubertot, J.-N., et al. (2019). Analysis of soybean germination, emergence, and prediction of a possible northward expansion of the crop under climate change. *bioRxiv*, 632976. doi:10.1101/632976.

Lamichhane, J. R., Constantin, J., Schoving, C., Maury, P., Debaeke, P., Aubertot, J. N., et al. (2020). Analysis of soybean germination, emergence, and prediction of a possible northward establishment of the crop under climate change. *Eur. J. Agron.* 113. doi:10.1016/j.eja.2019.125972.

Launay, M., and Guerif, M. (2005). Assimilating remote sensing data into a crop model to improve predictive performance for spatial applications. *Agric. Ecosyst. Environ.* 111, 321–339. doi:10.1016/j.agee.2005.06.005.

Lecerf, J., and Fressin, C. (1995). L'intérêt nutritionnel du soja. *Nutr. Clin. Metab.* 9, 137–144. doi:10.1016/S0985-0562(05)80091-3.

Lecoeur, J., and Sinclair, T. R. (1996). Field pea transpiration and leaf growth in response to soil water deficits. *Crop Sci.* 36, 331–335. doi:10.2135/cropsci1996.0011183X003600020020x.

Lersten, N., and Carlson, J. (2004). Vegetative Morphology. *Soybeans Improv. Prod. Uses*, 15–57. doi:10.2134/agronmonogr16.3ed.c2.

Liu, F., Andersen, M. N., Jacobsen, S.-E. E., and Jensen, C. R. (2005). Stomatal control and water use efficiency of soybean (Glycine max L. Merr.) during progressive soil drying. *Environ. Exp. Bot.* 54, 33–40. doi:10.1016/j.envexpbot.2004.05.002.

Liu, F., Jensen, C. R., and Andersen, M. N. (2003). Hydraulic and chemical signals in the control of leaf expansion and stomatal conductance in soybean exposed to drought stress. *Funct. Plant Biol.* 30, 65. doi:10.1071/fp02170.

Liu, F., and Stützel, H. (2004). Biomass partitioning, specific leaf area, and water use efficiency of vegetable amaranth (Amaranthus spp.) in response to drought stress. *Sci. Hortic. (Amsterdam).* 102, 15–27. doi:10.1016/j.scienta.2003.11.014.

Lobell, D. B., and Asseng, S. (2017). Comparing estimates of climate change impacts from process- based and statistical crop models. *Environ. Res. Lett.* 12, 1–12. doi:10.1088/1748-9326/015001.

Lobell, D. B., and Burke, M. B. (2010). On the use of statistical models to predict crop yield responses to climate change. *Agric. For. Meteorol.* 150, 1443–1452. doi:10.1016/j.agrformet.2010.07.008.

Löffler, C. M., Wei, J., Fast, T., Gogerty, J., Langton, S., Bergman, M., et al. (2005). Classification of maize environments using crop simulation and geographic information systems. *Crop Sci.* 45, 1708–1716. doi:10.2135/cropsci2004.0370.

Lu, S., Zhao, X., Hu, Y., Liu, S., Nan, H., Li, X., et al. (2017). Natural variation at the soybean J locus improves adaptation to the tropics and enhances yield. *Nat. Genet.* 49, 773–779. doi:10.1038/ng.3819.

Luo, Q. (2011). Temperature thresholds and crop production: A review. *Clim. Change* 109, 583–598. doi:10.1007/s10584-011-0028-6.

Magrini, M. B., Anton, M., Cholez, C., Corre-Hellou, G., Duc, G., Jeuffroy, M. H., et al. (2016). Why are grain-legumes rarely present in cropping systems despite their environmental and nutritional benefits? Analyzing lock-in in the French agrifood system. *Ecol. Econ.* 126, 152–162. doi:10.1016/j.ecolecon.2016.03.024.

Mahieu, P. J. le, and Brinkman, M. A. (1990). Double-cropping soybean after harvesting small

grains as forage in the north central USA. *J. Prod. Agric.* 3, 385–389. doi:10.2134/jpa1990.0385.

Major, D. J., Johnson, D. R., Tanner, J. W., and Anderson, I. C. (1975). Effects of Daylength and Temperature on Soybean Development. *Crop Sci.* 15, 174. doi:10.2135/cropsci1975.0011183X001500020009x.

Makowski, D., Wallach, D., and Meynard, J. M. (2001). Statistical methods for predicting responses to applied nitrogen and calculating optimal nitrogen rates. *Agron. J.* 93, 531–539. doi:10.2134/agronj2001.933531x.

Marchand, G., Mayjonade, B., Varès, D., Blanchet, N., Boniface, M. C., Maury, P., et al. (2013). A biomarker based on gene expression indicates plant water status in controlled and natural environments. *Plant, Cell Environ.* 36, 2175–2189. doi:10.1111/pce.12127.

Masson-Delmotte, V., Zhai, P., Pörtner, H.-O., Roberts, D., Skea, J., Shukla, P. R., et al. (2018). IPCC, 2018: Summary for Policymakers. In: Global warming of 1.5°C. An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global. *World Meteorol. Organ.* Available at: https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/sites/2/2018/07/SR15_SPM_High_Res.pdf.

Maury, P., Andrianasolo, F. N., Alric, F., Berger, M., Beugniet, G., Chambert, C., et al. (2015). Le semis très précoce : une stratégie agronomique pour améliorer les performances du soja en France ? *OCL* 22(5). doi:10.1051/ocl/2015028.

Maury, P., Suc, S., Berger, M., and Planchon, C. (1993). Response of photochemical processes of photosynthesis to dinitrogen fixation in soybean. *Plant Physiol.* 101, 493–497. doi:10.1104/pp.101.2.493.

Mays, D. A., Sistani, K. R., and Bishnoi, U. R. (1998). Adverse effects of soybeans on subsequent wheat and triticale crops. *J. Sustain. Agric.* 12, 79. doi:10.1300/J064v12n04_07.

Mcblain, B. A., and Bernard, R. L. (1987). A new gene affecting the time of flowering and maturity in soybeans. *J. Hered.* 78, 160–162. doi:10.1093/oxfordjournals.jhered.a110349.

McCann, R., McFarland, M. J., and Witz, J. A. (1991). Near-surface bare soil temperature model for biophysical models. *Trans. ASAE* 34, 748–0755.

McDonald, M. B. B., Vertucci, C. W. W., and Roos, E. E. E. (1988). Soybean Seed Imbibition: Water Absorption by Seed Parts. *Crop Sci.* 28, 993–997. doi:10.2135/cropsci1988.0011183X002800060026x.

Mechlia, N. Ben, and Carroll, J. J. (1989). Agroclimatic modeling for the simulation of phenology, yield and quality of crop production - I. Citrus response formulation. *Int. J. Biometeorol.* 33, 36–51. doi:10.1007/BF01045896.

Merrien, A. (1994). Soybean water management under French conditions. in *World Soybean Research Conference, V, Chiang Mai, Thailand*, 20–26.

Messina, C. D., Technow, F., Tang, T., Totir, R., Gho, C., and Cooper, M. (2018). Leveraging biological insight and environmental variation to improve phenotypic prediction: Integrating crop growth models (CGM) with whole genome prediction (WGP). *Eur. J. Agron.* 100, 151–162. doi:10.1016/j.eja.2018.01.007.

Meyer, D. W., and Badaruddin, M. (2001). Frost tolerance of ten seedling legume species at four growth stages. *Crop Sci.* 41, 1838–1842. doi:10.2135/cropsci2001.1838.

Mingeau, M. (1975). "Etude de la sensibilite du soja à la secheresse," in (CETIOM), 1–14.

Montoya, F., García, C., Pintos, F., and Otero, A. (2017). Effects of irrigation regime on the growth and yield of irrigated soybean in temperate humid climatic conditions. *Agric. Water Manag.* 193, 30–45. doi:10.1016/j.agwat.2017.08.001.

Moreau-Valancogne, P., Coste, F., Vandewalle, P., Wagner, M. H., Ladonne, F., and Crozat, Y. (2007). Modelling the effects of microclimate on bean seed desiccation rate and seed storage ability: Research article. *Ann. Appl. Biol.* 150, 41–51. doi:10.1111/j.1744-7348.2006.00098.x.

Mutava, R. N., Prince, S. J. K., Syed, N. H., Song, L., Valliyodan, B., Chen, W., et al. (2015). Understanding abiotic stress tolerance mechanisms in soybean: A comparative evaluation of soybean response to drought and flooding stress. *Plant Physiol. Biochem.* 86, 109–120. doi:10.1016/j.plaphy.2014.11.010.

Nageswara Rao, R. C., WILLIAMS, J. H., WADIA, K. D. R., HUBICK, K. T., and FARQUHAR, G. D. (1993). Crop growth, water-use efficiency and carbon isotope discrimination in groundnut (Arachis hypogaea L.) genotypes under end-of season drought conditions. *Ann. Appl. Biol.* 122, 357–367. doi:10.1111/j.1744-7348.1993.tb04041.x.

Nendel, C., Berg, M., Kersebaum, K. C. C., Mirschel, W., Specka, X., Wegehenkel, M., et al. (2011). The MONICA model: Testing predictability for crop growth, soil moisture and nitrogen dynamics. *Ecol. Modell.* 222, 1614–1625. doi:10.1016/j.ecolmodel.2011.02.018.

Nico, M., Miralles, D. J., and Kantolic, A. G. (2015). Post-flowering photoperiod and radiation interaction in soybean yield determination: Direct and indirect photoperiodic effects. *F. Crop. Res.* 176, 45–55. doi:10.1016/j.fcr.2015.02.018.

Noisette, C. (2018). 2017 : +2,5 % de surfaces transgéniques selon l'Isaaa. *inf'OGM*, 2550–2579.

Ohashi, Y., Nakayama, N., Saneoka, H., and Fujita, K. (2006). Effects of drought stress on photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence and stem diameter of soybean plants. *Biol. Plant.* 50, 138–141. doi:10.1007/s10535-005-0089-3.

Ohnishi, S., Miyoshi, T., and Shirai, S. (2010). Low temperature stress at different flower developmental stages affects pollen development, pollination, and pod set in soybean. *Environ. Exp. Bot.* 69, 56–62. doi:10.1016/j.envexpbot.2010.02.007.

Olesen, J. E., Trnka, M., Kersebaum, K. C., Skjelvåg, A. O., Seguin, B., Peltonen-Sainio, P., et al. (2011). Impacts and adaptation of European crop production systems to climate change. *Eur. J. Agron.* 34, 96–112. doi:10.1016/j.eja.2010.11.003.

Pardo, E. M., Vellicce, G. R., Aguirrezabal, L., Pereyra Irujo, G., Rocha, C. M. L., García, M. G., et al. (2015). Drought tolerance screening under controlled conditions predicts ranking of water-limited yield of field-grown soybean genotypes. *J. Agron. Crop Sci.* 201, 95–104. doi:10.1111/jac.12106.

Parent, B., and 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. doi:10.1111/j.1469-8137.2012.04086.x.

Parent, B., Turc, O., Gibon, Y., Stitt, M., and Tardieu, F. (2010). Modelling temperature-compensated physiological rates, based on the co-ordination of responses to temperature of developmental processes. *J. Exp. Bot.* 61, 2057–2069. doi:10.1093/jxb/erq003.

Pedersen, P., and Lauer, J. G. (2004). Response of soybean yield components to management system and planting date. *Agron. J.* 96, 1372–1381. doi:10.2134/agronj2004.1372.

Peirone, L. S., Irujo, G. A. P., Bolton, A., Erreguerena, I., and Aguirrezábal, L. A. N. (2018). Assessing the Efficiency of Phenotyping Early Traits in a Greenhouse Automated Platform for Predicting Drought Tolerance of Soybean in the Field. *Front. Plant Sci.* 9, 1–14. doi:10.3389/fpls.2018.00587.

Penning de Vries, F. W. T. (1989). *Simulation of ecophysiological processes of growth in several annual crops*. IRRI Available at: https://books.google.fr/books?hl=fr&lr=&id=tf86jwZLxzEC&oi=fnd&pg=PR2&dq=Penning+de+Vries+et+al.+(1989)+model&ots=pXhFspDNDi&sig=mvGodvZpPT2iYKtpKOsCDeDa_O8#v=onepage&q=Penning de Vries et al. (1989) model&f=false [Accessed December 2, 2019].

Piper, E. L., Boote, K. J., Jones, J. W., and Grimm, S. S. (1996). Comparison of Two Phenology Models for Predicting Flowering and Maturity Date of Soybean. *Crop Sci.* 36, 1606–1614. doi:doi:10.2135/cropsci1996.0011183X003600060033x.

Plaza-Bonilla, D., Nolot, J. M., Passot, S., Raffaillac, D., and Justes, E. (2016). Grain legume-based rotations managed under conventional tillage need cover crops to mitigate soil organic matter losses. *Soil Tillage Res.* 156, 33–43. doi:10.1016/j.still.2015.09.021.

Poehlman, J. M. (1987). "Breeding Soybeans," in *Breeding Field Crops* (Dordrecht: Springer Netherlands), 421–450. doi:10.1007/978-94-015-7271-2_17.

Poormohammad Kiani, S., Maury, P., Sarrafi, A., and Grieu, P. (2008). QTL analysis of chlorophyll fluorescence parameters in sunflower (Helianthus annuus L.) under well-watered and water-stressed conditions. *Plant Sci.* 175, 565–573. doi:10.1016/j.plantsci.2008.06.002.

Preissel, S., Reckling, M., Schläfke, N., and Zander, P. (2015). Magnitude and farm-economic value of grain legume pre-crop benefits in Europe: A review. *F. Crop. Res.* 175, 64–79. doi:10.1016/j.fcr.2015.01.012.

Puiatti, M., and Sodek, L. (1999). Waterlogging affects nitrogen transport in the xylem of soybean. *Plant Physiol. Biochem.* 37, 767–773. doi:10.1016/S0981-9428(00)86690-5.

Purcell, L. C., Serraj, R., Sinclair, T. R., and De, A. (2004). Soybean N2 fixation estimates, ureide concentration, and yield responses to drought. *Crop Sci.* 44, 484–492. doi:10.2135/cropsci2004.4840.

Qiu, Q., Sun, N., Bai, H., Wang, N., Fan, Z., Wang, Y., et al. (2019). Field-Based High-Throughput Phenotyping for Maize Plant Using 3D LiDAR Point Cloud Generated With a "Phenomobile." *Front. Plant Sci.* 10. doi:10.3389/fpls.2019.00554.

Quinsac, A., Lecomte, V., Bourrel, C., Labalette, F., Ledoux, S., and Jouffret, P. (2014). Panorama et futur de la filière du soja français. *Oléagineux, Corps gras, Lipides.* 17, 345–355. doi:10.1051/ocl.2010.0345.

Raper, C. D., and Thomas, J. F. (1978). Photoperiodic alteration of dry matter partitioning and seed yield in soybeans. *Crop Sci.* 18, 654–656.

doi:10.2135/cropsci1978.0011183X001800040032x.

Ray, J. D., and 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. doi:10.1093/jxb/49.325.1381.

Riahi, K., Rao, S., Krey, V., Cho, C., Chirkov, V., Fischer, G., et al. (2011). RCP 8.5-A scenario of comparatively high greenhouse gas emissions. *Clim. Change* 109, 33–57. doi:10.1007/s10584-011-0149-y.

Richards, P. D., Myers, R. J., Swinton, S. M., and Walker, R. T. (2012). Exchange rates, soybean supply response, and deforestation in South America. *Glob. Environ. Chang.* 22, 454–462. doi:10.1016/j.gloenvcha.2012.01.004.

Richards, R. A., Rebetzke, G. J., Condon, A. G., and Van Herwaarden, A. F. (2002). Breeding opportunities for increasing the efficiency of water use and crop yield in temperate cereals. *Crop Sci.* 42, 111–121. doi:10.2135/cropsci2002.1110.

Robertson, G. W. (1968). A biometeorological time scale for a cereal crop involving day and night temperatures and photoperiod. *Int. J. Biometeorol.* 12, 191–223. doi:10.1007/BF01553422.

Rojas, M., Lambert, F., Ramirez-Villegas, J., and Challinor, A. J. (2019). Emergence of robust precipitation changes across crop production areas in the 21st century. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 116, 6673–6678. doi:10.1073/pnas.1811463116.

Sadok, W., and Sinclair, T. R. (2009). Genetic variability of transpiration response to vapor pressure defi cit among soybean cultivars. *Crop Sci.* 49, 955–960. doi:10.2135/cropsci2008.09.0560.

Sadras, V. O. (1996). Soil-water thresholds for the responses of leaf expansion and gas exchange: A review. *F. Crop. Res.* 47, 253–266. doi:10.1016/0378-4290(96)00014-7.

Sadras, V. O., and Milroy, S. P. (1996). Soil-water thresholds for the responses of leaf expansion and gas exchange: A review. *F. Crop. Res.* 47, 253–266. doi:10.1016/0378-4290(96)00014-7.

Salem, M. A., Kakani, V. G., Koti, S., and Reddy, K. R. (2007). Pollen-based screening of soybean genotypes for high temperatures. *Crop Sci.* 47, 219–231. doi:10.2135/cropsci2006.07.0443.

Salmeron, M., Gbur, E. E., Bourland, F. M., Buehring, N. W., Earnest, L., Fritschi, F. B., et al. (2014). Soybean maturity group choices for early and late plantings in the midsouth. *Agron. J.* 106, 1893–1901. doi:10.2134/agronj14.0222.

Salmerón, M., and Purcell, L. C. (2016). Simplifying the prediction of phenology with the DSSAT-CROPGRO-soybean model based on relative maturity group and determinacy. *Agric. Syst.* 148, 178–187. doi:10.1016/j.agsy.2016.07.016.

Salmerón, M., Purcell, L. C., Vories, E. D., and Shannon, G. (2017). Simulation of genotype-by-environment interactions on irrigated soybean yields in the U.S. Midsouth. *Agric. Syst.* 150, 120–129. doi:10.1016/j.agsy.2016.10.008.

Salvagiotti, F., Cassman, K. G., Specht, J. E., Walters, D. T., Weiss, A., and Dobermann, A. (2008). Nitrogen uptake, fixation and response to fertilizer N in soybeans: A review. *F. Crop. Res.* 108, 1–13. doi:10.1016/j.fcr.2008.03.001.

Schabenberger, O., Tharp, B. E., Kells, J. J., and Penner, D. (1999). Statistical tests for hormesis and effective dosages in herbicide dose response. *Agron. J.* 91, 713–721. doi:10.2134/agronj1999.914713x.

Schoving, C., Alric, F., Berger, M., Chambert, C., Champolivier, L., Colombet, C., et al. (2019). Comprendre et prédire la phénologie du soja pour adapter la culture à de nouveaux environnements climatiques. *Innov. Agron.* 74, 1–14.

Scott, W. O., and Aldrich, S. R. (1970). *Modern soybean production*. Champaign, Illinois: S & A Publications. Available at: https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19790781104 [Accessed March 19, 2018].

Seifert, C. A., and Lobell, D. B. (2015). Response of double cropping suitability to climate change in the United States. *Environ. Res. Lett.* 10(2), 024002. doi:10.1088/1748-9326/10/2/024002.

Sentelhas, P. C., Battisti, R., Câmara, G. M. S., Farias, J. R. B., Hampf, A. C., and Nendel, C. (2015). The soybean yield gap in Brazil - Magnitude, causes and possible solutions for sustainable production. *J. Agric. Sci.* 153, 1394–1411. doi:10.1017/S0021859615000313.

Serraj, R., Allen, L. H., and Sinclair, T. R. (1999a). Soybean leaf growth and gas exchange response to drought under carbon dioxide enrichment. *Glob. Chang. Biol.* 5, 283–291.

Serraj, R., Sinclair, T. R., and Purcell, L. C. (1999b). Symbiotic N2 fixation response to drought. *J. Exp. Bot.* 50, 143–155. doi:10.1093/jxb/50.331.143.

Setiyono, T. D., Cassman, K. G., Specht, J. E., Dobermann, A., Weiss, A., Yang, H., et al. (2010). Simulation of soybean growth and yield in near-optimal growth conditions. *F. Crop. Res.* 119, 161–174. doi:10.1016/j.fcr.2010.07.007.

Setiyono, T. D., Weiss, A., Specht, J., Bastidas, A. M., Cassman, K. G., and Dobermann, A. (2007). Understanding and modeling the effect of temperature and daylength on soybean phenology under high-yield conditions. *F. Crop. Res.* 100, 257–271. doi:10.1016/j.fcr.2006.07.011.

Shapiro, B. I., Brorsen, B. W., and Doster, D. H. (1992). Adoption of Double-Cropping Soybeans and Wheat. *South. J. Agric. Econ.* 24, 33–40. doi:10.1017/S0081305200018355.

Shiraiwa, T., Sakashita, M., Yagi, Y., and Horie, T. (2006). Nitrogen fixation and seed yield in soybean under moderate high-temperature stress. *Plant Prod. Sci.* 9, 165–167. doi:10.1626/pps.9.165.

Simmonds, N. W. (1981). Genotype (G), environment (E) and GE components of crop yields. *Exp. Agric.* 17, 355–362. doi:10.1017/S0014479700011807.

Sinclair, T. R. (1984). Leaf Area Development in Field-Grown Soybeans1. *Agron. J.* 76, 141. doi:10.2134/agronj1984.00021962007600010034x.

Sinclair, T. R. (1986). Water and nitrogen limitations in soybean grain production I. Model development. *F. Crop. Res.* 15, 125–141. doi:10.1016/0378-4290(86)90082-1.

Sinclair, T. R. (2005). Theoretical analysis of soil and plant traits influencing daily plant water flux on drying soils. *Agron. J.* 97, 1148–1152. doi:10.2134/agronj2004.0286.

Sinclair, T. R., and Ludlow, M. M. (1986). Influence of soil water supply on the plant water balance of four tropical grain legumes. *Aust. J. Plant Physiol.* 13, 329–341. doi:10.1071/PP9860329.

Sinclair, T. R., and Muchow, R. C. (2001). System analysis of plant traits to increase grain yields on limited water supplies. *Agron. J.* 93, 263–270. doi:10.2134/agronj2001.932263x.

Sinclair, T. R., Neumaier, N., Farias, J. R. B., and Nepomuceno, A. L. (2005). Comparison of vegetative development in soybean cultivars for low-latitude environments. *F. Crop. Res.* 92, 53–59. doi:10.1016/j.fcr.2004.08.008.

Sinclair, T. R., Purcell, L. C., King, C. A., Sneller, C. H., Chen, P., and Vadez, V. (2007). Drought tolerance and yield increase of soybean resulting from improved symbiotic N2 fixation. *F. Crop. Res.* 101, 68–71. doi:10.1016/j.fcr.2006.09.010.

Sinclair, T. R., Purcell, L. C., Vadez, V., Serraj, R., Andy King, C., and Nelson, R. (2000). Identification of soybean genotypes with N2 fixation tolerance to water deficits. *Crop Sci.* 40, 1803–1809. doi:10.2135/cropsci2000.4061803x.

Singh, G. (2010). *The soybean : botany, production and uses*.

Solanet, G. (2011). L ' impact des importations européennes de soja. Paris.

Soltani, A., Khooie, F. R., Ghassemi-Golezani, K., and Moghaddam, M. (2000). Thresholds for chickpea leaf expansion and transpiration response to soil water deficit. *F. Crop. Res.* 68, 205–210. doi:10.1016/S0378-4290(00)00122-2.

Souza, G. M., Catuchi, T. A., Bertolli, S. C., and P., S. R. (2013). "Soybean under water deficit: physiological and yield responses.," in *A comprehensive survey of international soybean research-Genetics, physiology, agronomy and nitrogen relationship* (IntechOpen), 273–298. doi:http://dx.doi.org/10.5772/57353.

Soyinfocenter Available at: http://www.soyinfocenter.com/HSS/production_and_trade1.php [Accessed December 2, 2019].

Specht, J. E., Hume, D. J., and Kumudini, S. V (1999). Soybean Yield Potential—A Genetic and Physiological Perspective Joint contribution of 12-194 of the Nebraska Agric. Res. Div. (Journal Paper No. J-12497), Lincoln, NE 68583-0915 and the Dep. of Plant Agriculture, Univ. of Guelph. *Crop Sci.* 39, 1560–1570. doi:10.2135/cropsci1999.3961560x.

Steduto, P., Hsiao, T. C., Raes, D., and Fereres, E. (2009). Aquacrop-the FAO crop model to simulate yield response to water: I. concepts and underlying principles. *Agron. J.* 101, 426–437. doi:10.2134/agronj2008.0139s.

Stockle, C. O., Donatelli, M., Nelson, R., Stöckle, C. O., Donatelli, M., Nelson, R., et al. (2003). CropSyst, a cropping systems simulation model. *Eur. J. Agron.* 18, 289–307. doi:Pii S1161-0301(02)00109-0.

Strullu, L., Beaudoin, N., de Cortàzar Atauri, I. G., and Mary, B. (2014). Simulation of Biomass and Nitrogen Dynamics in Perennial Organs and Shoots of Miscanthus × Giganteus Using the STICS Model. *Bioenergy Res.* 7, 1253–1269. doi:10.1007/s12155-014-9462-4.

Sudarić, A., Šimić, D., and Vratarić, M. (2006). Characterization of genotype by environment interactions in soybean breeding programmes of southeast Europe. *Plant Breed.* 125, 191–194. doi:10.1111/j.1439-0523.2006.01185.x.

Tardieu, F., Granier, C., and Muller, B. (1999a). Modelling leaf expansion in a fluctuating environment: are changes in specific leaf area a consequence of changes in expansion rate? *New Phytol.* 143, 33–43. Available at: https://www.cambridge.org/core/journals/new-

phytologist/article/modelling-leaf-expansion-in-a-fluctuating-environment-are-changes-in-specific-leaf-area-a-consequence-of-changes-in-expansion-rate/735645DF4EE633413737304FD3AABE4F# [Accessed July 15, 2019].

Tardieu, F., National, I., and Recherche, D. (1999b). Modelling leaf expansion in a fluctuating environment : are changes in specific leaf area a consequence of changes in expansion rate ? *New Phytol.*, 33–43.

Technow, F., Messina, C. D., Totir, L. R., and Cooper, M. (2015). Integrating crop growth models with whole genome prediction through approximate Bayesian computation. *PLoS One* 10. doi:10.1371/journal.pone.0130855.

TeKrony, D. M., Egli, D. B., Balles, J., Pfeiffer, T., and Fellows, R. J. (1979). Physiological Maturity in Soybean1. *Agron. J.* 71, 771. doi:10.2134/agronj1979.00021962007100050016x.

Terre Univia (2018a). Charte soja de france. Paris.

Terre Univia (2018b). Les espèces cultivées : le soja. 1.

Terres Inovia (2017). Guide de culture : soja 2017. 1–3. Available at: http://www.terresinovia.fr/fileadmin/cetiom/kiosque/guide_soja_2017/guide_soja_2017Terres-Inovia.pdf.

Terres Inovia (2019). Outil IRRIsoja. Available at: https://www.terresinovia.fr/p/irrisoja.

Terres Univia (2018a). Charte soja de france. Available at: http://www.terresunivia.fr/sites/default/files/Charte Soja de France/charte-soja-de-france-v1.pdf [Accessed September 30, 2019].

Terres Univia (2018b). Chiffres clés - Oléagineux et plantes riches en protéines - 2017.

Tetens, O. (1930). Über einige meteorologische Begriffe. *Z. Geophys.* 6, 297–308. Available at: https://ci.nii.ac.jp/naid/10018074443/ [Accessed February 25, 2019].

Thomas, A. L., Guerreiro, S. M. C., and Sodek, L. (2005). Aerenchyma formation and recovery from hypoxia of the flooded root system of nodulated soybean. *Ann. Bot.* 96, 1191–1198. doi:10.1093/aob/mci272.

Thompson, J. A., Bernard, R. L., and Nelson, R. L. (1997). A third allele at the soybean dt1 locus. *Crop Sci.* 37, 757–762. doi:10.2135/cropsci1997.0011183X003700030011x.

Thornley, J. H., and Johnson, I. R. (1990). *Plant And Crop Modelling*.

Tilman, D., and Clark, M. (2014). Global diets link environmental sustainability and human health. *Nature* 515, 518–522. doi:10.1038/nature13959.

Tribouillois, H., Constantin, J., and Justes, E. (2018). Cover crops mitigate direct greenhouse gases balance but reduce drainage under climate change scenarios in temperate climate with dry summers. *Glob. Chang. Biol.* 24, 2513–2529. doi:10.1111/gcb.14091.

Tribouillois, H., Cristante, P., Estragnat, A., Champclou, D., Vericel, G., Lande, N., et al. (2012). Is sunflower-soybean intercropping an efficient solution for increasing natural resources use efficiency and yield production ? in *Proceedings of the 18th International Sunflower Conference, Mar del Plata (Argentina).*

Tribouillois, H., Dürr, C., Demilly, D., Wagner, M.-H., and Justes, E. (2016). Determination of

Germination Response to Temperature and Water Potential for a Wide Range of Cover Crop Species and Related Functional Groups. *PLoS One* 11(8), e0161185. doi:10.1371/journal.pone.0161185.

Urban, L., Aarrouf, J., and Bidel, L. P. R. (2017). Assessing the effects of water deficit on photosynthesis using parameters derived from measurements of leaf gas exchange and of chlorophyll a fluorescence. *Front. Plant Sci.* 8. doi:10.3389/fpls.2017.02068.

USDA (2018a). Oilseeds : World Markets and Trade.

USDA (2018b). World Agricultural Supply and Demand Estimates : Soybean.

USDA (2019). PSD_Oilseeds. *PSD_Oilseeds*. Available at: https://apps.fas.usda.gov/psdonline/app/index.html#/app/downloads.

Vadez, V., and Kholova, J. (2013). Coping with drought: Resilience versus risk. Targeting the most suitable G*E*M options by crop simulation modeling. *Sci. Chang. Planetaires - Secher.* 24, 274–281. doi:10.1684/sec.2013.0399.

van Bavel, C. H. M. (1953). A Drought Criterion and Its Application in Evaluating Drought Incidence and Hazard1. *Agron. J.* 45, 167. doi:10.2134/agronj1953.00021962004500040009x.

Van Eeuwijk, F. A., Bustos-Korts, D. V., and Malosetti, M. (2016). What should students in plant breeding know about the statistical aspects of genotype × Environment interactions? *Crop Sci.* 56, 2119–2140. doi:10.2135/cropsci2015.06.0375.

Vidal, J. P., Martin, E., Franchistéguy, L., Baillon, M., and Soubeyroux, J. M. (2010). A 50-year high-resolution atmospheric reanalysis over France with the Safran system. *Int. J. Climatol.* 30, 1627–1644. doi:10.1002/joc.2003.

Villalobos-Rodriquez, E., and Shibles, R. (1985). Response of determinate and indeterminate tropical soybean cultivars to water stress. *F. Crop. Res.* 10, 269–281. doi:10.1016/0378-4290(85)90033-4.

Wallach, D., Buis, S., Lecharpentier, P., Bourges, J., Clastre, P., Launay, M., et al. (2011). A package of parameter estimation methods and implementation for the STICS crop-soil model. *Environ. Model. Softw.* 26, 386–394. doi:10.1016/j.envsoft.2010.09.004.

Wallach, D., Makowski, D., Jones, J. W., and Brun, F. (2018). *Working with Dynamic Crop Models: Methods, Tools and Examples for Agriculture and Environment: Third Edition*. doi:10.1016/C2011-0-06987-9.

Wang, E., and Engel, T. (1998). Simulation of phenological development of wheat crops. *Agric. Syst.* 58, 1–24. doi:10.1016/S0308-521X(98)00028-6.

Wang, Z., Reddy, V. R., and Acock, M. C. (1998). Testing for early photoperiod insensitivity in soybean. *Agron. J.* 90, 389–392. doi:10.2134/agronj1998.00021962009000030012x.

Ward, J. H., and Hook, M. E. (1963). Application of an hierarchical grouping procedure to a problem of grouping profiles. *Educ. Psychol. Meas.* XXIII, 69–81.

Woli, P., Jones, J. W., Ingram, K. T., and Fraisse, C. W. (2012). Agricultural reference index for drought (ARID). *Agron. J.* 104, 287–300. doi:10.2134/agronj2011.0286.

Wright, G. C., Rao, R. C. N., and Farquhar, G. D. (1994). Water-use efficiency and carbon isotope discrimination in peanut under water deficit conditions. *Crop Sci.* 34, 92–97.

doi:10.2135/cropsci1994.0011183X003400010016x.

WWF (2014). Le boum du soja: Impacts et solutions. Gland.

Xia, Z., Zhai, H., Liu, B., Kong, F., Yuan, X., Wu, H., et al. (2012). Molecular identification of genes controlling flowering time, maturity, and photoperiod response in soybean. *Plant Syst. Evol.* 298, 1217–1227. doi:10.1007/s00606-012-0628-2.

Xu, M., Xu, Z., Liu, B., Kong, F., Tsubokura, Y., Watanabe, S., et al. (2013). Genetic variation in four maturity genes affects photoperiod insensitivity and PHYA-regulated post-flowering responses of soybean. *BMC Plant Biol.* 13(1), 91. doi:10.1186/1471-2229-13-91.

Yin, X., Kropff, M. J., McLaren, G., and Visperas, R. M. (1995). A nonlinear model for crop development as a function of temperature. *Agric. For. Meteorol.* 77, 1–16. doi:10.1016/0168-1923(95)02236-Q.

Yin, Z., Meng, F., Song, H., He, X., Xu, X., and Yu, D. (2010). Mapping quantitative trait loci associated with chlorophyll a fluorescence parameters in soybean (Glycine max (L.) Merr.). *Planta* 231, 875–885. doi:10.1007/s00425-009-1094-0.

Yu, N., Li, L., Schmitz, N., Tian, L. F., Greenberg, J. A., and Diers, B. W. (2016). Development of methods to improve soybean yield estimation and predict plant maturity with an unmanned aerial vehicle based platform. *Remote Sens. Environ.* 187, 91–101. doi:10.1016/j.rse.2016.10.005.

Yuesheng, W., Jianbing, Q., Junyi, G., and Guangyuang, H. (2006). Classification and characteristic of maturity groups of Chinese landraces of soybean [Glycine max (L.) Merr.]. *Genet. Resour. Crop Evol.* 53, 803–809. doi:10.1007/s10722-004-5731-y.

Zapata, F., Danso, S. K. A., Hardarson, G., and Fried, M. (1987). Time Course of Nitrogen Fixation in Field-Grown Soybean Using Nitrogen-15 Methodology1. *Agron. J.* 79, 172. doi:10.2134/agronj1987.00021962007900010035x.

Zhang, F., Lynch, D. H., and Smith, D. L. (1995). Impact of low root temperatures in soybean [Glycine max. (L.) Merr.] on nodulation and nitrogen fixation. *Environ. Exp. Bot.* 35, 279–285. doi:10.1016/0098-8472(95)00017-7.

Zhang, L. X., Kyei-Boahen, S., Zhang, J., Zhang, M. H., Freeland, T. B., Watson, C. E., et al. (2007). Modifications of Optimum Adaptation Zones for Soybean Maturity Groups in the USA. *Crop Manag.* 6, 1–10. doi:10.1094/CM-2007-0927-01-RS.Abstract.

Zhang, L., Zhu, L., Yu, M., and Zhong, M. (2016). Warming decreases photosynthates and yield of soybean [Glycine max (L.) Merrill] in the North China Plain. *Crop J.* 4, 139–146. doi:10.1016/j.cj.2015.12.003.

Zhang, Q.-Y., Gao, Q.-L., Herbert, S. J., Li, Y.-S., and Hashemi, A. M. (2010). Influence of sowing date on phenological stages, seed growth and marketable yield of four vegetable soybean cultivars in North-eastern USA. *African J. Agric. Res.* 5, 2556–2562. Available at: http://www.academicjournals.org/AJAR.

Zhao, C., Liu, B., Piao, S., Wang, X., Lobell, D. B., Huang, Y., et al. (2017). Temperature increase reduces global yields of major crops in four independent estimates. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 114, 9326–9331. doi:10.1073/pnas.1701762114.

Zhao, C., Liu, B., Xiao, L., Hoogenboom, G., Boote, K. J., Kassie, B. T., et al. (2019). A

SIMPLE crop model. *Eur. J. Agron.* 104, 97–106. doi:10.1016/j.eja.2019.01.009.

Zhe, Y., Lauer, J. G., Borges, R., and de Leon, N. (2010). Effects of genotype × environment interaction on agronomic traits in soybean. *Crop Sci.* 50, 696–702. doi:10.2135/cropsci2008.12.0742.

Zipper, S. C., Qiu, J., and Kucharik, C. J. (2016). Drought effects on US maize and soybean production: Spatiotemporal patterns and historical changes. *Environ. Res. Lett.* 11. doi:10.1088/1748-9326/11/9/094021.

Annexes

Chapitre 2

Supplementary Data

Detailed calculation of the Physiological Development Days

Calculation of $PDD_{c,p}$ (in calendar day) which is the Physiological Development Days (PDD) required to complete the phenological phase "p" for the cultivar "c". Below are the detailed equations for the calculation of $PDD_{c,p}$ on the first day of the phenological phase (d=1), on day "d" of the phenological phase ($1 \leq d \leq PDD_{c,p}$) , and on day $d = PDD_{c,p}$ (the phenological phase is then performed, see equation 1 in the manuscript).

On day d=1:

$$PDD_{c,p} = PDDopt_{c,p} \ / (f(T1)x\ f(P1))$$

On day d ($1 \leq d \leq$ PDDc,p):

$$PDD_{c,p} = PDDopt_{c,p} \ / \sum_{i=1}^{d} (f(Ti)x\ f(Pi)/\ d)$$

On day d=$PDD_{c,p}$ (referenced as equation 1 in the manuscript):

$$PDD_{c,p} = PDDopt_{c,p} \ / \sum_{i=1}^{PDD_{c,p}} (f(Ti)x\ f(Pi)/\ PDD_{c,p})$$

On day d=$PDD_{c,p}$, the equation can be written in simplified form:

$$PDDopt = \sum_{i=1}^{PDD_{c,p}} (f(Ti)x\ f(Pi))$$

Where :

$PDD_{c,p}$: Physiological Development Days (PDD) required to complete the phenological phase "p" for the cultivar "c" (in calendar day)

$PDDopt_{c,p}$: Physiological Development Days (PDD) required to complete the phenological phase "p" for the cultivar "c" in optimal conditions (in calendar day)

f(T) and f(P) are the temperature and photoperiod functions, respectively (in fraction of calendar day)

c : cultivar; p : phase; i: day number

Supplementary Figures

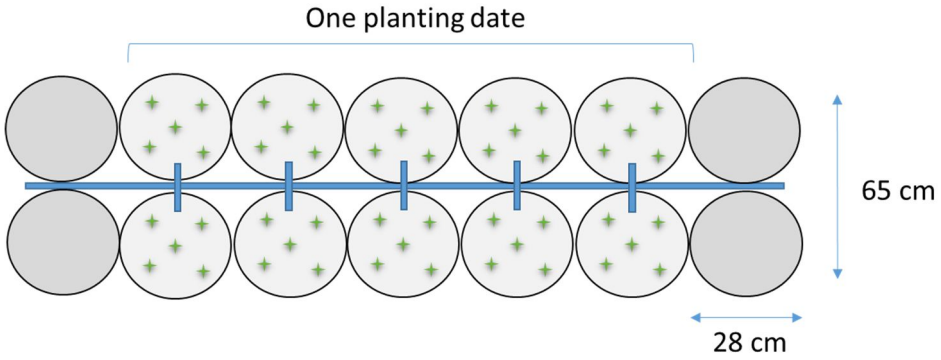


Figure A: Experimental design of EXP2. Each planting date was separated by the others by an empty pot (in grey). Five plants were planted by pot, resulting in a density of 83 plants by square meter.

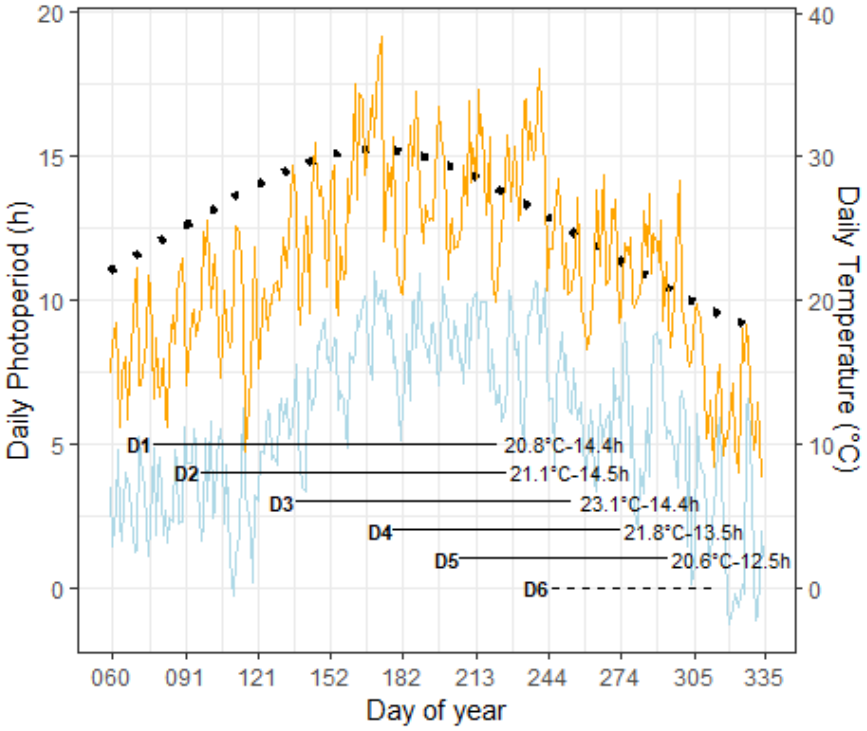


Figure B: Daily photoperiod and temperature during outdoor pot experiment from calendar day 59 (2017-02-28) to 334 (2017-11-30). Dotted bold line: daily photoperiod; Blue line: daily minimum temperature; Orange line: daily maximum temperature. The cycle lengths of the 6 planting dates are represented from VC (unifoliate leaves) to R7 (beginning maturity), except for D6 which ended around R4 stage. Average temperature and daylength during the cycle VC-R7 are reported at the end of each line.

Supplementary Tables

Table A: Soybean development stages used in this study. Adapted from Fehr and Caviness (1977).

Vegetative stages	Abbreviated stage title	Description
VE	Emergence	Cotyledons above the soil surface
VC	Cotyledon	Unifoliate leaves unrolled sufficiently so the leaf edges are not touching
Reproductive stages		
R1	Beginning bloom	One open flower at any node on the main stem
R5	Beginning seed	Seed 3mm (1/8 inch) long in a pod of the four uppermost nodes on the main stem with a fully developed leaf
R7	Beginning maturity	One normal pod on the main stem that has reached its mature pod color

Table B: Final germination percentages for all temperatures tested in EXP1.

Cultivar/Temperature (°C)	3	6.5	10	15	20	25	30	35	37.5	40	43
Klaxon	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	20
RGT_Shouna	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	50
Sultana	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	10
ES_Mentor	75	100	100	100	100	100	100	100	100	100	20
Sigalia	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	19
ES_Pallador	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	3
Isidor	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	0
Santana	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	3
Blancas	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	34
Ecudor	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	18

Table C: Sensitivity analysis of the SPA for Topt parameter. The prediction quality of the R7 stage in EXP3 (field) was tested for and averaged Topt with a new estimation of the other parameters. Performance indicators with optimization by cultivar are reported in the first line.

Stage	Value (°C)	MBE (d)	RMSE (d)	RRMSE	EF (%)
VE-R7	-	-0,7	5,61	0,05	94
VE-R7	Topt av.	-2.42	6.20	0,05	93

Chapitre 4

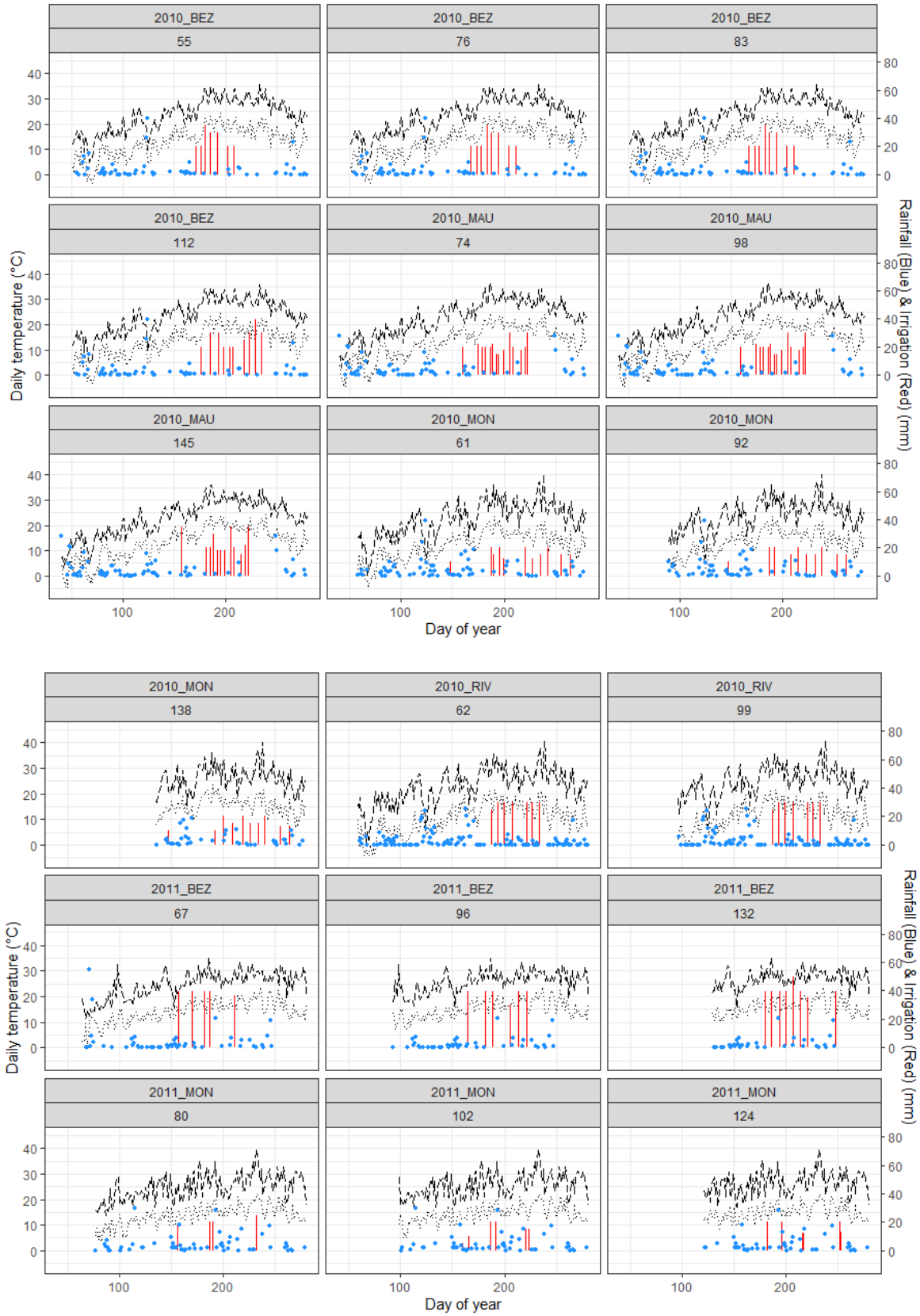
Tableau A : Valeurs des paramètres retenus pour les trois groupes de maturité 000, I et II sur la base de données de calibration et mode d'obtention.

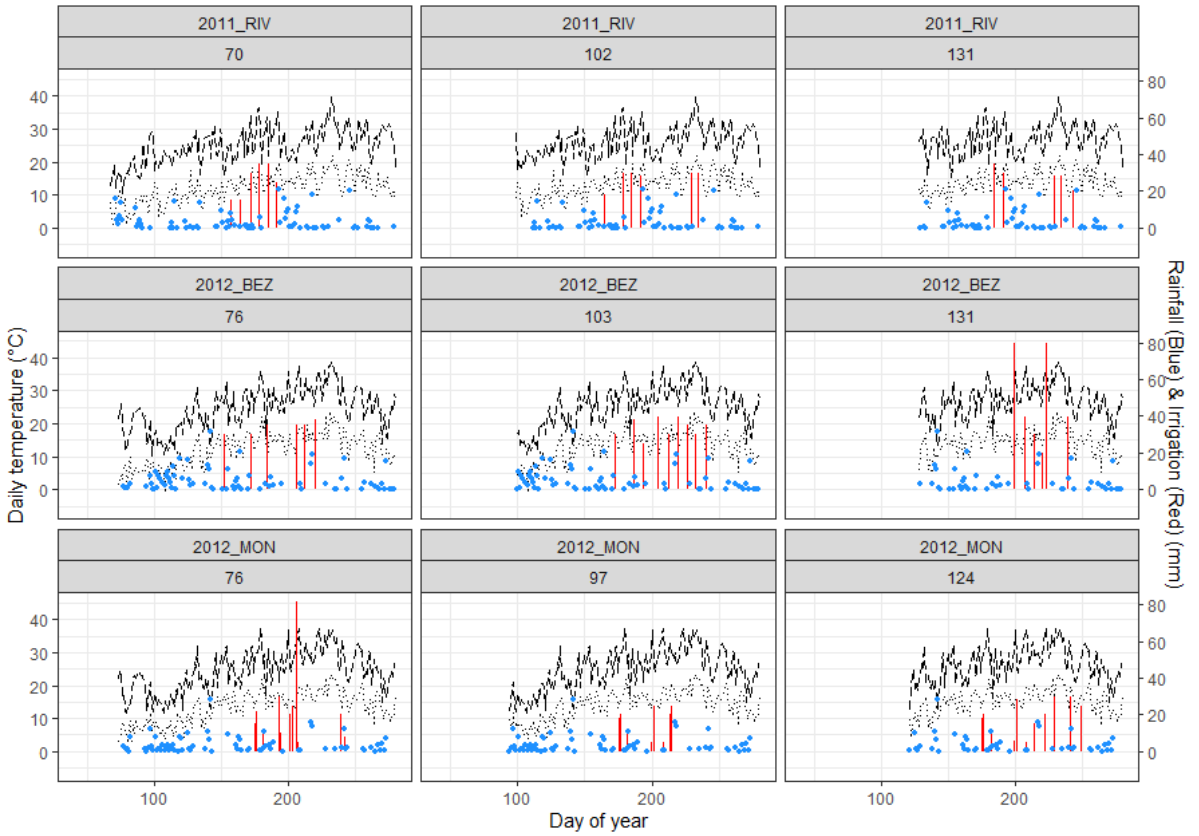
Process	Acronym	Description	Value			Source
			GM000	GMI	GMII	
Emergence	tgmin	minimum temperature below which emergence is stopped	2	2	2	Schoving et al. (2019)
	potgermi	soil water potential under which seed imbibition is impeded	-0.8	-0.8	-0.8	Moreau-Valancogne et al. (2007)
	belong	parameter of the curve of coleoptile elongation	0.005	0.005	0.005	Mathematical optimisation
	celong	parameter of the plantlet elongation curve	8.7	8.7	8.7	Mathematical optimisation
Crop	phobase	basal photoperiod	22	20.4	18.3	Setiyono et al. (2007)
development	phosat	saturating photoperiod	14.5	13.6	12.14	Setiyono et al. (2007)
	stlevdrp	cumulative thermal time between emergence and grain filling	819	1081	843	Mathematical optimisation
	sensiphot	index of photoperiod sensitivity (1=insensitive)	0.75	0.95	0.57	Mathematical optimisation
	stflodrp	cumulative thermal time between anthesis and grain filling	500	402	323	Mathematical optimisation
Leaves	stlevamf	cumulative thermal time between emergence and maximum acceleration of leaf growth	150	350	150	Manual optimisation
	stamflax	cumulative thermal time between maximum acceleration of leaf growth and maximum leaf area index	600	750	700	Manual optimisation
	rapsenturg	threshold soil water content active to simulate water senescence stress	0.5	0.5	0.5	Manual optimisation
	psiturg	potential of the beginning of decrease of the cellular extension (absolute value)	9	9	9	Bunce (1977)
	dlaimaxbrut	maximum rate of the setting up of LAI	0.0005	0.0007	0.0008	Mathematical optimisation
	durvieF	maximal lifespan of an adult leaf	230	230	280	Manual optimisation
	extin	extinction coefficient of photosynthetic active radiation in the canopy	0.85	0.85	0.85	Flénet et al. (1996)
	kmax	maximum crop coefficient for water requirements (= MET/PET)	1.15	1.15	1.15	Allen et al. (1998)
Root growth	croirac	elongation rate of the root apex	0.10	0.09	0.08	Manual optimisation
	sensrsec	index of root sensitivity to drought (1=insensitive)	0.97	0.97	0.97	Manual optimisation
	sensanox	index of anoxia sensitivity (0 = insensitive)	0	0	0	Manual optimisation
	draclong	maximum rate of root length production per plant	400	400	400	Manual optimisation
	longsperac	specific root length	19091	19091	19091	Manual optimisation
Shoot growth	efcroijuv	maximum radiation use efficiency during the juvenile phase	1.2	2.2	1.1	Mathematical optimisation
	efcroiveg	maximum radiation use efficiency during the vegetative stage	2.4	2.8	2.8	Mathematical optimisation
	efcroirepro	maximum radiation use efficiency during the grain filling phase	3.7	2.8	3	Mathematical optimisation
	abscission	fraction of senescent leaves falling to the soil	1	1	1	Measurement

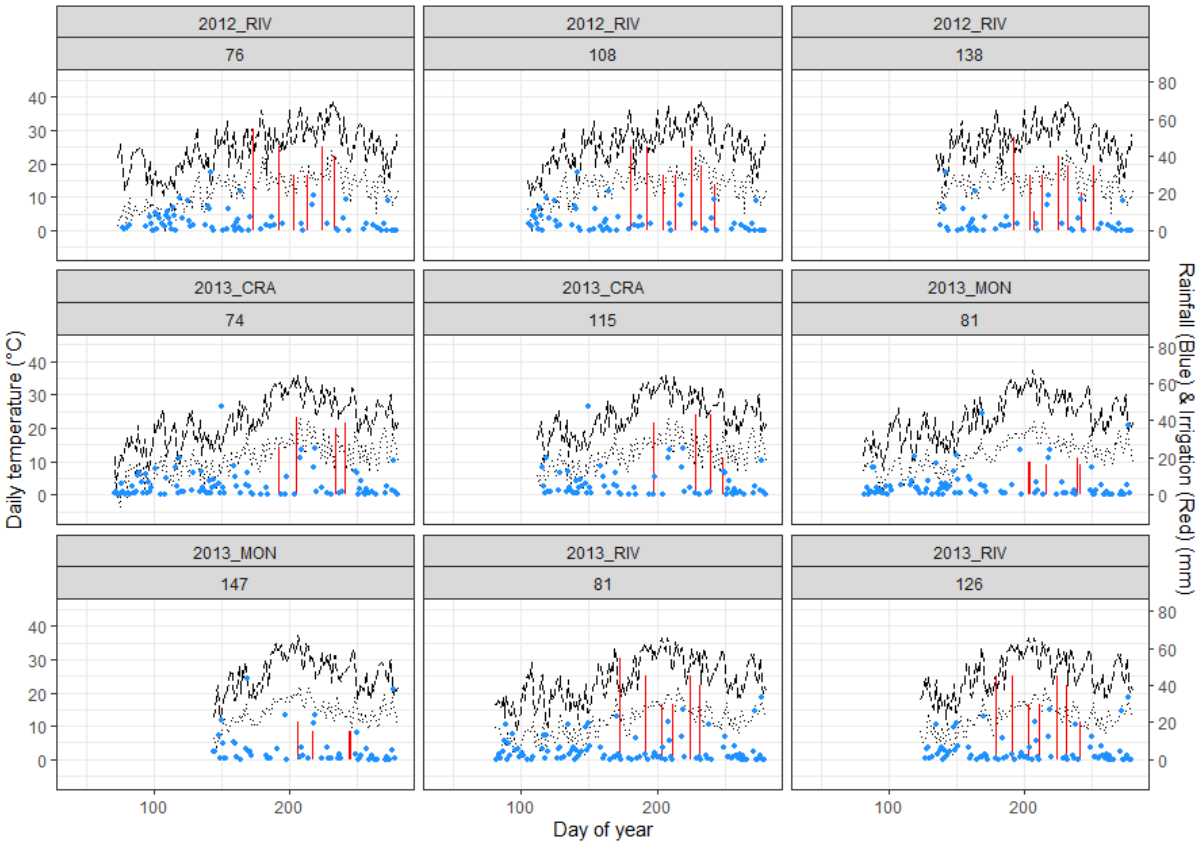
Process	Acronym	Description	Value			Source
			GM000	GMI	GMII	
	ratiosen	fraction of senescent biomass (relative to total biomass)	1	1	1	Measurement
	temin	minimum temperature for development	5	5	5	Schoving et al. (2019)
	teopt	optimal temperature (1/2) for plant growth	28	28	28	Schoving et al. (2019)
	teoptbis	optimal temperature (2/2) for plant growth	32	32	32	Schoving et al. (2019)
	temax	maximal temperature above which plant growth stops	45	45	45	Schoving et al. (2019)
Nitrogen uptake	adil	parameter of the critical dilution curve	3.7	3.7	3.7	Santachiara et al. (2017)
and fixation	bdil	parameter of the critical dilution curve	0.09	0.09	0.09	Santachiara et al. (2017)
	tempnod1	temperature parameter (1/4) used to calculate N fixation by legumes	5	5	5	Manual optimisation
	tempnod2	temperature parameter (2/4) used to calculate N fixation by legumes	25	25	25	Manual optimisation
	tempnod3	temperature parameter (3/4) used to calculate N fixation by legumes	30	30	30	Manual optimisation
	tempnod4	temperature parameter (4/4) used to calculate N fixation by legumes	40	40	40	Manual optimisation
	stlevdno	cumulative thermal time between emergence and the beginning of nodulation	300	400	400	Manual optimisation
	stdnofno	cumulative thermal time between the beginning and the end of nodulation	900	1400	1400	Manual optimisation
	fixmax	maximal N symbiotic fixation rate	12	4.1	9.7	Mathematical optimisation
	vitno	rate of nodule onset expressed as a proportion of fixmax per degree day	0.008	0.0022	0.0011	Mathematical optimisation
	Vmax2	maximum specific N uptake rate with the high affinity transport system	0.051	0.018	0.004	Mathematical optimisation
Yield formation	nbjgrain	number of days used to compute the number of viable grains	12	12	12	Mathematical optimisation
	cgrain	slope of the relationship between grain number and growth rate	0.6	0.038	0.035	Mathematical optimisation
	vitircarbT	rate of increase of the C harvest index vs thermal time	0.00135	0.0014	0.002	Mathematical optimisation
	stdrpmat	cumulative thermal time between grain filling and maturity	521	559	538	Mathematical optimisation
	pgrainmaxi	maximum grain weight (at 0 water content)	0.21	0.25	0.25	Measurement
	nbgrmax	maximum number of fruits per surface area	1800	3100	3500	Measurement
Grain oil content	vitprophuile	rate of increase of oil harvest index vs time	0.00043	0.00045	0.00045	Mathematical optimisation
Grain N content	vitirazo	rate of increase of the N harvest index vs time	0.036	0.040	0.045	Mathematical optimisation

Chapitre 5

Figure A : Diagrammes ombrothermiques et irrigations des expérimentations classées par année, site et dates de semis en jours juliens.




2011_RIV
70
2011_RIV
102
2011_RIV
131
2012_BEZ
76
2012_BEZ
103
2012_BEZ
131
2012_MON
76
2012_MON
97
2012_MON
124
Daily temperature (°C)
Rainfall (Blue) & Irrigation (Red) (mm)
Day of year


2012_RIV
76
2012_RIV
108
2012_RIV
138
2013_CRA
74
2013_CRA
115
2013_MON
81
2013_MON
147
2013_RIV
81
2013_RIV
126
Daily temperature (°C)
Rainfall (Blue) & Irrigation (Red) (mm)
Day of year

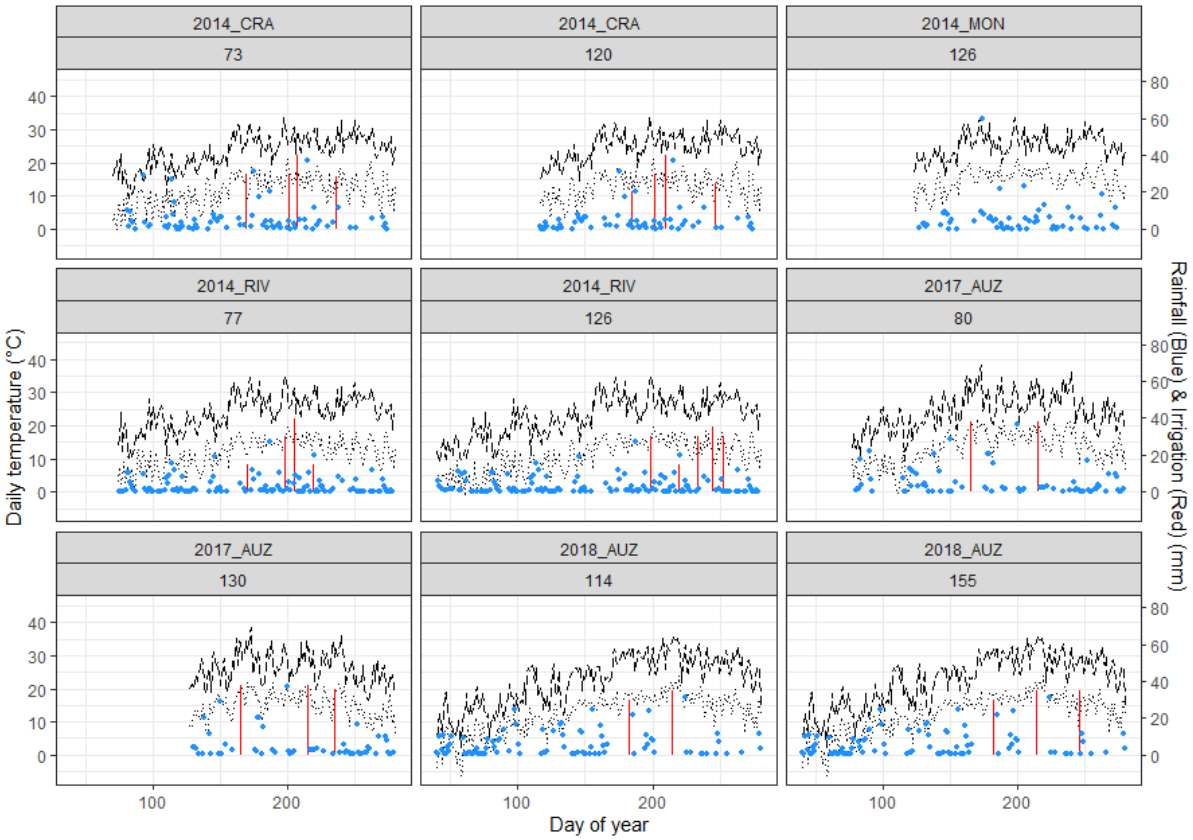

2014_CRA
73
2014_CRA
120
2014_MON
126
2014_RIV
77
2014_RIV
126
2017_AUZ
80
2017_AUZ
130
2018_AUZ
114
2018_AUZ
155
Daily temperature (°C)
Rainfall (Blue) & Irrigation (Red) (mm)
Day of year
0
10
20
30
40
0
20
40
60
80
100
200

Tableau A : Indicateurs calculés, signification et unités. Les indicateurs sont classés par VIP (Variable Importance in Projection) suite à la régression PLS. Le coeeficient reporte l'impact de chaque indicateur sur le rendement grain lorsque le nombre est négatif, l'impact l'est également.

Variable	Description	Unit	Coefficient	VIP
ndays_tmax_28_R5Rc	Number of days Tmax is more than 28°C from grain filling to harvest	days	-1.10	1.78
cum_fapar_EmR1	Cumulated fapar from emergence to flowering	unitless	1.65	1.71
ndays_tmax_30_R5Rc	Number of days Tmax is more than 30°C from grain filling to harvest	days	-0.98	1.69
cum_trg.n._R5Rc	Cumulated active radiations from grain filling to harvest	MJ.m-2	-0.12	1.50
ndays_tmax_32_R5Rc	Number of days Tmax is more than 32°C from grain filling to harvest	days	-0.88	1.46
cum_Ratm_R5Rc	Cumulated atmospheric radiations from grain filling to harvest	MJ.m-2	0.03	1.43
ndays_phase_R5Rc	Number of days of grain filling to harvest phase	days	0.03	1.40
ndays_swfac_0.2_R5Rc	Number of days swfac is less than 0.2 from grain filling to harvest	days	-1.05	1.39
cum_precip_R5Rc	Cumulated rainfall from grain filling to harvest	mm	0.03	1.35
cum_trg.n._EmR1	Cumulated active radiations from emergence to flowering	MJ.m-2	1.04	1.31
cum_fapar_R5Rc	Cumulated fapar from grain filling to harvest	unitless	0.07	1.19
ndays_swfac_0.4_R5Rc	Number of days swfac is less than 0.4 from grain filling to harvest	days	-0.64	1.12
ndays_swfac_0.2_R1R5	Number of days swfac is less than 0.2 from flowering to begin grain filling	days	-1.04	1.04
cum_Ratm_EmR1	Cumulated atmospheric radiations from emergence to flowering	MJ.m-2	0.46	1.00
ndays_tmax_32_EmR1	Number of days Tmax is more than 32°C from emergence to flowering	days	-0.98	0.97
ndays_tmin_6_R5Rc	Number of days Tmin is less than 6°C from grain filling to harvest	days	0.08	0.94
ndays_phase_EmR1	Number of days of emergence to flowering phase	days	0.20	0.91
ndays_tmin_2_EmR1	Number of days Tmin is less than 2°C from emergence to flowering	days	-0.79	0.90
ndays_swfac_0.6_R5Rc	Number of days swfac is less than 0.6 from grain filling to harvest	days	-0.04	0.88
ndays_tmax_32_R1R5	Number of days Tmax is more than 32°C from flowering to begin grain filling	days	-0.76	0.88
ndays_tmin_6_EmR1	Number of days Tmin is less than 6°C from emergence to flowering	days	-0.85	0.86
cum_fapar_R1R5	Cumulated fapar from flowering to begin grain filling	unitless	0.97	0.85

Variable	Description	Unit	Coefficient	VIP
ndays_tmin_4_R5Rc	Number of days Tmin is less than 4°C from grain filling to harvest	days	-0.12	0.81
ndays_tmin_4_EmR1	Number of days Tmin is less than 4°C from emergence to flowering	days	-0.59	0.78
ndays_tmax_28_R1R5	Number of days Tmax is more than 28°C from flowering to begin grain filling	days	0.65	0.77
ndays_swfac_0.2_EmR1	Number of days swfac is less than 0.2 from emergence to flowering	days	-0.51	0.71
ndays_tmax_30_EmR1	Number of days Tmax is more than 30°C from emergence to flowering	days	0.21	0.70
ndays_tmin_2_R5Rc	Number of days Tmin is less than 2°C from grain filling to harvest	days	-0.85	0.70
ndays_tmax_28_EmR1	Number of days Tmax is more than 28°C from emergence to flowering	days	0.29	0.69
cum_precip_EmR1	Cumulated rainfall from emergence to flowering	mm	0.52	0.67
ndays_swfac_0.4_R1R5	Number of days swfac is less than 0.4 from flowering to begin grain filling	days	-0.35	0.66
ndays_tmax_30_R1R5	Number of days Tmax is more than 30°C from flowering to begin grain filling	days	-0.35	0.63
ndays_tmin_4_R1R5	Number of days Tmin is less than 4°C from flowering to begin grain filling	days	0.05	0.59
ndays_tmin_6_R1R5	Number of days Tmin is less than 6°C from flowering to begin grain filling	days	0.05	0.59
ndays_swfac_0.6_EmR1	Number of days swfac is less than 0.6 from emergence to flowering	days	0.70	0.56
ndays_swfac_0.4_EmR1	Number of days swfac is less than 0.4 from emergence to flowering	days	-0.35	0.50
ndays_swfac_0.6_R1R5	Number of days swfac is less than 0.6 from flowering to begin grain filling	days	0.07	0.48
cum_precip_R1R5	Cumulated rainfall from flowering to begin grain filling	mm	0.29	0.42
ndays_phase_R1R5	Number of days of flowering to begin grain filling phase	days	-0.04	0.29
cum_trg.n._R1R5	Cumulated active radiations from flowering to begin grain filling	MJ.m-2	0.17	0.28
cum_Ratm_R1R5	Cumulated atmospheric radiations from flowering to begin grain filling	MJ.m-2	0.07	0.24

Tableau B : Récapitulatif des unités de simulation (USMs) par classe. Les codes représentent : l'année de semis, le site, le groupe de maturité du cultivar, le nom du cultivar, la date de semis en jours juliens, la conduite hydrique (I : « Irriguée », S : « Sec »).

Cluster				
1	2	3	4	5
10_MA_I_ISI_145_I	10_BE_I_ISI_55_I	10_BE_I_ISI_112_I	12_RI_I_ISI_108_I	10_RI_I_ISI_62_I	10_BE_II_ECU_112_I
10_MA_I_ISI_98_I	10_BE_II_ECU_55_I	10_BE_I_ISI_76_I	12_RI_I_ISI_138_I	10_RI_II_ECU_62_I	11_MO_II_ECU_124_I
10_MA_II_ECU_145_I	11_BE_I_ISI_132_I	10_BE_II_ECU_76_I	12_RI_I_ISI_76_I	13_CR_I_ISI_115_I	13_MO_I_ISI_147_I
10_MO_I_ISI_138_I	11_BE_I_ISI_96_I	10_MA_I_ISI_74_I	12_RI_II_ECU_108_I	13_CR_I_ISI_115_S	13_MO_I_ISI_147_S
10_MO_I_ISI_61_I	11_BE_I_SAN_132_I	10_MA_II_ECU_74_I	12_RI_II_ECU_138_I	13_CR_I_ISI_74_I	13_MO_I_SAN_147_I
10_MO_I_ISI_92_I	11_BE_I_SAN_96_I	10_MA_II_ECU_98_I	12_RI_II_ECU_76_I	13_CR_I_ISI_74_S	13_MO_I_SAN_147_S
10_MO_II_ECU_138_I	11_BE_II_ECU_132_I	10_RI_I_ISI_99_I	14_CR_I_ISI_120_I	13_CR_I_SAN_115_I	13_MO_I_SAN_81_I
10_MO_II_ECU_61_I	11_BE_II_ECU_96_I	10_RI_II_ECU_99_I	14_CR_I_ISI_120_S	13_CR_I_SAN_115_S	13_MO_II_ECU_147_I
10_MO_II_ECU_92_I	11_RI_I_SAN_70_I	11_BE_I_ISI_67_I	14_CR_I_ISI_73_S	13_CR_I_SAN_74_I	13_MO_II_ECU_147_S
13_MO_I_ISI_81_I	11_RI_II_ECU_70_I	11_BE_I_SAN_67_I	14_CR_I_SAN_120_I	13_CR_I_SAN_74_S	13_MO_II_ECU_81_I
13_MO_I_ISI_81_S	12_BE_I_ISI_131_I	11_BE_II_ECU_67_I	14_CR_I_SAN_120_S	13_CR_II_ECU_115_I	13_RI_I_ISI_126_I
13_MO_I_SAN_81_S	12_BE_II_ECU_131_I	11_MO_I_ISI_102_I	14_CR_II_ECU_120_I	13_CR_II_ECU_115_S	13_RI_I_ISI_126_S
13_MO_II_ECU_81_S		11_MO_I_ISI_124_I	14_CR_II_ECU_120_S	13_CR_II_ECU_74_I	13_RI_I_SAN_126_I
		11_MO_I_ISI_80_I	14_MO_I_ISI_126_I	13_CR_II_ECU_74_S	13_RI_I_SAN_126_S
		11_MO_I_SAN_102_I	14_MO_I_ISI_126_S	13_RI_I_ISI_81_I	13_RI_I_SAN_81_I
		11_MO_I_SAN_124_I	14_MO_I_SAN_126_I	13_RI_I_ISI_81_S	13_RI_II_ECU_126_I
		11_MO_I_SAN_80_I	14_MO_I_SAN_126_S	13_RI_I_SAN_81_S	13_RI_II_ECU_126_S
		11_MO_II_ECU_102_I	14_MO_II_ECU_126_I	13_RI_II_ECU_81_S	13_RI_II_ECU_81_I
		11_MO_II_ECU_80_I	14_MO_II_ECU_126_S	14_CR_I_ISI_73_I	17_AU_I_ISI_130_I
		11_RI_I_ISI_102_I	14_RI_I_ISI_126_I	14_CR_I_SAN_73_I	17_AU_I_ISI_130_S
		11_RI_I_ISI_131_I	14_RI_I_ISI_126_S	14_CR_I_SAN_73_S	17_AU_I_SAN_130_I
		11_RI_I_ISI_70_I	14_RI_I_SAN_126_I	14_CR_II_ECU_73_I	17_AU_I_SAN_130_S
		11_RI_I_SAN_102_I	14_RI_I_SAN_126_S	14_CR_II_ECU_73_S	17_AU_II_ECU_130_I
		11_RI_I_SAN_131_I	18_AU_I_ISI_114_I	14_RI_I_ISI_77_I	17_AU_II_ECU_130_S
		11_RI_II_ECU_102_I	18_AU_II_ECU_114_I	14_RI_I_ISI_77_S	18_AU_I_ISI_114_S
		11_RI_II_ECU_131_I		14_RI_I_SAN_77_I	18_AU_I_ISI_155_I
		12_BE_I_ISI_103_I		14_RI_I_SAN_77_S	18_AU_I_ISI_155_S
		12_BE_I_ISI_76_I		14_RI_II_ECU_126_I	18_AU_I_SAN_114_I
		12_BE_II_ECU_103_I		14_RI_II_ECU_126_S	18_AU_I_SAN_114_S
		12_BE_II_ECU_76_I		14_RI_II_ECU_77_I	18_AU_I_SAN_155_I
		12_MO_I_ISI_124_I		14_RI_II_ECU_77_S	18_AU_I_SAN_155_S
		12_MO_I_ISI_76_I		17_AU_I_ISI_80_I	18_AU_II_ECU_114_S
		12_MO_I_ISI_97_I		17_AU_I_ISI_80_S	18_AU_II_ECU_155_I
		12_MO_II_ECU_124_I		17_AU_I_SAN_80_I	18_AU_II_ECU_155_S
		12_MO_II_ECU_76_I		17_AU_I_SAN_80_S	
		12_MO_II_ECU_97_I		17_AU_II_ECU_80_I	
				17_AU_II_ECU_80_S	

Chapitre 6

myVar www.myvar.fr

Soja

Modifiée le 10/12/2019

ISIDOR
Fiche variété

Identité

Groupe de précocité :	I	**Représentant en France :**	Euralis Semences / Actisem
Année d'inscription :	2004	**Nom de l'obtenteur :**	Euralis Semences (FR)
Pays d'inscription :	France	**Code obtenteur :**	EGA 109

Classification Terres Inovia

Comportement maladies		Autres caractéristiques	
Sensibilité sclérotinia :	PS	**Sensibilité à la verse :**	PS
		Richesse en protéines :	élevée
		Classe de hauteur :	-
		Classe de hauteur des 1ères gousses :	moyenne

Autres caractéristiques

Année	Indice de rendement pluriannuel (et nb années)	Indice de rendement protéines (%/moy.)	Teneur en protéines (%/M.S.)	Poids de Mille Graines (g)	Date-stade début floraison	Hauteur (cm)	Note de verse à maturité (9: versé)	Hauteur 1ères gousses (cm)	Date-stade maturité
2019	93.1 (3)	94.7 (5 essais)	41.7 (5 essais)	203.3 (7 essais)	04/07/2019 (7 essais)	89.2 (7 essais)	1 (2 essais)	15.2 (7 essais)	25/09/2019 (6 essais)
2018	95.1 (3)	95.1 (9 essais)	43.4 (9 essais)	195.7 (6 essais)	02/07/2018 (8 essais)	90 (11 essais)	1.8 (7 essais)	13.6 (11 essais)	21/09/2018 (7 essais)
2017	96.2 (3)	95.2 (11 essais)	43.3 (11 essais)	213.5 (9 essais)	27/06/2017 (9 essais)	89.6 (10 essais)	1.2 (2 essais)	12.5 (10 essais)	25/09/2017 (9 essais)
2016	97.4 (3)	101.8 (10 essais)	43 (9 essais)	216.4 (8 essais)	04/07/2016 (10 essais)	92.9 (10 essais)	2.2 (7 essais)	12.3 (9 essais)	24/09/2016 (6 essais)
2015	96.6 (3)	99.8 (8 essais)	41.6 (8 essais)	205.2 (6 essais)	27/06/2015 (8 essais)	87.9 (9 essais)	-	13.9 (7 essais)	26/09/2015 (8 essais)

Résultats inscription CTPS : source GEVES

Cotation

Cotation finale :	111.3	**Bonification protéines :**	-
Indice rendement 2 ans / témoins (%) :	101.6	**Verse / 2 ans :**	1.8
Nb d'essais pour le rendement / 2 ans :	11		

Résultats détaillés

Année	Indice de rendement / témoins	Témoin 1	Rendement témoin 1	Témoin 2	Rendement témoin 2	Témoin 3	Rendement témoin 3	Nombre d'essais	Teneur protéines (%)	Rendement protéines
2002	103.4	CELIOR	44.9	SAPPORO	46.3	-	-	6	41.9	112.8
2003	99.7	PAOKI	42.3	SAPPORO	42.3	-	-	5	43.2	109.7

Sources GEVES : résultats obtenus dans le réseau national CTPS

Commentaire Terres Inovia pour ISIDOR *(10/12/2019)*

Variété du groupe I, inscrite en 2004 en France. Cette variété est peu sensible à la verse et au sclérotinia. Sa productivité est en retrait ces dernières années, compensée par une bonne richesse en protéines. Variété courte à grosses graines avec un niveau d'insertion de la première gousse moyen.

Abstract

Soybean (*Glycine max*. (L.) Merrill) is a leguminous crop that does not require nitrogen fertilizer, which is grown with few pesticides, has a very good greenhouse gas balance and provides protein-rich seeds (38 to 42% of the dry matter on average). Water is the main limiting factor in soybean production (Merrien, 1994), particularly for cropping systems in southwestern France facing the context of climate change (more frequent droughts) and increasing pressure on the use of water resources for irrigation. A water deficit imposed during the seed filling period is particularly detrimental to soybean yield (Pardo et al., 2015). Facing diversified and diverse production contexts constrained by water, the characteristics of the variety are becoming increasingly important (Maury et al. 2015). The approach implemented in the thesis is based on three well-connected approaches: (i) analysis of key physiological processes under controlled conditions and varietal phenotyping (i.e. phenology response to temperature and photoperiod over a wide varietal range), (ii) evaluation of genotype-environment-crop management interactions (GEMI) for field reference varieties with different planting dates and water management, and (iii) dynamic modelling of GEMI.

The response of 10 genotypes to progressive soil drying was evaluated in 2017 and 2018 on the Heliaphen outdoor platform. The germination response to temperature was studied to characterize the cardinal temperatures of the genotypes tested. It was completed by a pot experiment on the Heliaphen platform, involving several planting dates from March to July, to study the response of these same genotypes to photoperiod and temperature. The information collected during these two experiments made it possible to develop and calibrate a simplified phenology algorithm (SPA). Field experiments combining different planting dates and water managements were carried out as part of the Sojamip project (2010-2014) and the thesis (2017-2018). All these data, produced in the Occitanie region (from Toulouse to Béziers), made it possible to calibrate and evaluate the STICS model for Soybean. The model could be used to perform *a posteriori* diagnosis of the conditions encountered by genotypes in the field.

Our results show the diversity of responses of soybean genotypes grown in Europe to photoperiod, temperature and water stress. The satisfactory performance of the phenology algorithm made it possible to explore the cultivation areas of the varieties studied under current and future climates in France. The study of the response to water stress made it possible to identify genotypes that maintain their stomatal functioning for a longer or shorter period of time ("conservative" vs "efficient" types). The performance of the STICS model was satisfactory, except for the simulation of the yield and characteristics of the grain (oil, nitrogen), highlighting the need for an adaptation of the formalisms for soybean. The model was able to be used to diagnose experimental conditions in the field through the calculation of stress indices. This diagnosis made it possible to show the interest of early planting to delay the soybean cycle and thus reduce the intensity and duration of water stress.

In conclusion, we have shown that the integrated study of GEMIs is necessary to understand the situations that soybean plants have faced. However, it will be necessary to continue the exploration process using STICS to be able to test many cultural practices and varietal traits. This perspective will make it possible to propose soybean ideotypes for water-constrained environments in France and possibly Europe.

Résumé

Le soja (*Glycine max*. (L.) Merrill) est une culture légumineuse ne nécessitant pas d'engrais azoté, conduite avec peu de traitements phytosanitaires, présentant un bilan «gaz à effet de serre» très favorable et fournissant des graines riches en protéines (38 à 42 % de la matière sèche). L'eau est le principal facteur limitant de la production de soja (Merrien, 1994), en particulier pour les systèmes de culture du Sud-Ouest de la France confrontés au changement climatique (sécheresses plus fréquentes) et à la pression grandissante sur l'utilisation des ressources en eau pour l'irrigation. Un déficit hydrique imposé durant la période de remplissage des graines s'avère très pénalisant pour le rendement du soja (Pardo et al., 2015). Face à des contextes de production diversifiés et diversement contraints par l'eau, les caractéristiques de la variété prennent de plus en plus de poids (Maury et al. 2015). La démarche mise en œuvre dans la thèse repose sur trois approches bien connectées : (i) l'analyse de processus physiologiques en conditions contrôlées et le phénotypage variétal (i.e. la réponse de la phénologie à la température et à la photopériode pour une large gamme variétale), (ii) l'évaluation des interactions génotype-environnement-conduite culturale (IGEC) pour des variétés de référence au champ avec différentes dates de semis et conduites hydriques, et (iii) la modélisation dynamique des IGEC.

La réponse de 10 génotypes au dessèchement progressif du sol a été évaluée en 2017 et 2018 sur la plateforme Heliaphen. La réponse de la germination à la température a été étudiée pour caractériser les températures cardinales des génotypes étudiés. Elle a été complétée par une expérimentation en pots sur la plateforme Heliaphen, mettant en jeu plusieurs dates de semis de mars à juillet, pour étudier la réponse de ces génotypes à la photopériode et à la température. Les informations recueillies au cours de ces deux expérimentations ont permis de développer et calibrer un algorithme simplifié de phénologie (dit SPA). Des expérimentations au champ combinant différentes dates de semis et conduites hydriques ont été réalisées dans le cadre du projet Sojamip (2010-2014) et de la thèse (2017-2018). Toutes ces données, produites en Occitanie (de Toulouse à Béziers), ont permis de calibrer et d'évaluer le modèle STICS pour le soja. Le modèle a pu être utilisé pour effectuer un diagnostic *a posteriori* des conditions rencontrées par les génotypes au champ.

Nos résultats montrent la diversité des réponses pour une gamme représentative des génotypes de soja cultivés en Europe vis-à-vis de la photopériode, de la température et du stress hydrique. Les performances satisfaisantes de l'algorithme de phénologie ont permis d'explorer les zones de culture des variétés étudiées sous les climats actuels et futurs en France. L'étude de la réponse au stress hydrique a permis de mettre en évidence des génotypes qui maintiennent plus ou moins longtemps leur fonctionnement stomatique (types « conservateur » et « performant »). Les performances du modèle STICS ont été satisfaisantes, sauf pour la simulation du rendement et des caractéristiques du grain (huile, azote), mettant en évidence le besoin d'une adaptation des formalismes pour le soja. Le modèle a pu être utilisé pour diagnostiquer les conditions expérimentales au champ à partir d'indices de stress. Ce diagnostic a permis de montrer l'intérêt du semis précoce pour décaler le cycle du soja et ainsi réduire l'intensité et la durée des stress hydriques subis.

En conclusion, nous avons montré que l'étude intégrée des IGEC est nécessaire pour comprendre les situations auxquelles les plantes de soja ont dû faire face. Il sera nécessaire de poursuivre la démarche d'exploration en utilisant le modèle STICS pour tester de nombreuses conduites culturales et traits variétaux. Cette perspective permettra de proposer des idéotypes de soja pour les environnements contraints par l'eau en France voire en Europe.