

Construire des idéotypes pour des systèmes de culture variés en pois d'hiver

E. Hanocq¹, M.H. Jeuffroy², I. Lejeune-Hénaut¹, N. Munier-Jolain³

¹ : INRA, UMR 1281, 2, Chaussée Brunehaut, Estrées-Mons BP 50136, 80203 Péronne Cedex

² : INRA, UMR 211, Bâtiment EGER, 78850 Thiverval-Grignon

³ : INRA, UMR 102, 17, rue Sully, BP 86510, 21065 Dijon Cedex

Correspondance: Isabelle.Lejeune@mons.inra.fr

Résumé

En Europe, les protéagineux peuvent contribuer à faire face aux besoins en protéines végétales pour l'alimentation animale. Dans ce contexte, l'amélioration du rendement et de sa stabilité est un objectif partagé par les généticiens et les agronomes. Pour le pois, cet objectif pourrait être réalisé au travers du développement de variétés d'hiver qui représentent une alternative intéressante par rapport aux pois de printemps, actuellement les plus cultivés. L'analyse de cette alternative met en évidence la nécessité de réaliser une date de semis précoce à l'automne tout en améliorant la tolérance au gel. Dans ce cadre, un programme d'évolution concertée de l'innovation variétale et des systèmes de culture a été mis en oeuvre. La définition de systèmes de culture adaptés au pois d'hiver a été précisée. Un premier idéotype variétal a été testé dans des systèmes de culture variés grâce à une utilisation couplée d'expérimentations et d'outils de simulation. Cette démarche génère en retour des pistes d'amélioration de l'idéotype initial.

Mots-clés : pois protéagineux, semis d'automne, systèmes de culture, tolérance au gel

Abstract: Ideotypes for various cropping systems in winter peas

In Europe, legume crops can contribute to face the need for plant proteins destined to animal feeding. In this context, searchers in the fields of genetics and agronomy aim at improving yield and yield stability. For the pea crop, this goal could be achieved through the development of winter varieties which represent an interesting alternative to spring peas, those being currently the most cultivated. Analyzing the winter pea suggestion highlights the need for realizing an early autumn sowing while improving the frost tolerance of the crop. In this frame, a concerted action of plant breeding and definition of cropping systems has been carried out. An effort has been made to better define cropping systems adapted to winter peas. A new varietal type has been evaluated in various cropping systems thanks to the joined use of field experimentations and simulation models. This approach has fed back new propositions to improve the initial varietal type.

Keywords: dry pea, autumn sowing, cropping systems, frost tolerance

Introduction

Depuis la réforme de la PAC en 1992, le déficit européen en matières riches en protéines, en particulier pour l'alimentation animale, est resté important, et a même été aggravé par la suspension de l'utilisation des farines et graisses animales : la consommation européenne de matières riches en protéines pour la complémentation en alimentation animale est de 16,3 millions de tonnes (en équivalent protéines) avec un taux de couverture par les matières riches en protéines européennes de 28 % (statistiques de l'Union Nationale Interprofessionnelle des Plantes riches en Protéines, 2007). Alors que 60 % des

besoins sont couverts par des importations de soja, les protéagineux (pois, lupin, féverole) contribuent à satisfaire une partie de ces besoins.

En Europe, la culture du pois, essentiellement pois de printemps, a progressé très rapidement au début des années 80, favorisée par la commercialisation de variétés "afila" (dans lesquelles une partie des folioles sont transformées en vrilles) moins sensibles à la verse et aux maladies et plus faciles à récolter. Cependant, les surfaces cultivées en pois, après avoir atteint un pic de plus de 750 000 ha en 1992, n'ont cessé de diminuer depuis le début des années 90 pour de multiples raisons : baisse du soutien des prix à partir de 1992, développement de la maladie racinaire *Aphanomyces euteiches*, mais aussi en grande partie à cause de l'instabilité forte des rendements et d'une absence apparente de progression de ce rendement. Cette instabilité est en partie liée au fait que la période d'élaboration du nombre de graines, composante déterminante du rendement, se produit, pour les pois de printemps, à des périodes où les risques de stress hydriques et thermiques sont fréquents, deux contraintes auxquelles le pois est particulièrement sensible (Guillioni *et al.*, 2003). Le semis du pois protéagineux en automne semble *a priori* un moyen efficace pour augmenter la productivité et surtout régulariser le rendement, et ceci pour plusieurs raisons : i) allongement de la durée du cycle qui permet de mieux valoriser l'énergie solaire disponible et conduit à une production de biomasse plus élevée et corrélativement à un rendement en graines plus élevé si l'indice de récolte est maintenu ; ii) décalage du cycle reproducteur de la plante (plus précoce par rapport au pois de printemps) permettant de réduire la fréquence et l'intensité des stress abiotiques (températures élevées et/ou besoins en irrigation) pendant la période sensible de la floraison. Un rendement potentiel supérieur ferait ainsi du pois d'hiver une alternative intéressante par rapport au pois de printemps et cette piste a donc été exploitée par les sélectionneurs et les agronomes. Dès le début des années 80, des variétés de type hiver ont été inscrites mais elles étaient trop sensibles au gel, ce qui réduisait fortement leur intérêt, en particulier dans le Nord de la France. Par ailleurs, d'un point de vue agronomique, des réflexions sur l'introduction du pois d'hiver dans les systèmes de culture ont soulevé plusieurs interrogations. D'une part, les conditions de semis aux périodes classiques de semis des pois d'hiver (première quinzaine de novembre pour le Nord de la France et la région parisienne) sont parfois caractérisées par des états du sol trop humides, ce qui favorise le tassement du sol, auquel le pois est très sensible (Doré *et al.*, 1998). Par conséquent, des dates de semis plus précoces seraient plus intéressantes. Cependant, le calendrier de travail dans les exploitations agricoles est déjà chargé à cette période, donc il n'est pas si évident d'introduire une nouvelle culture à semer à l'automne. La sélection de pois d'hiver plus tolérants au gel et mieux adaptés doit donc répondre à plusieurs objectifs *a priori* contradictoires : il faut avancer les semis pour réduire les risques de tassement de sol, mais i) sans entrer en compétition avec d'autres chantiers de travail dans les exploitations agricoles, ii) sans accroître les risques de gel et les risques de maladie, et iii) sans réduire l'intérêt d'une culture à date de semis décalée pour la gestion des adventices sur la parcelle.

Les premiers efforts des généticiens se sont portés vers l'amélioration de la tolérance au gel et de la tolérance à l'anthracnose pendant les premiers stades végétatifs, qui sont deux stress spécifiques de l'implantation automnale. Une première innovation végétale pour la tolérance au gel (§1) a permis d'envisager l'avancement de la date de semis des pois d'hiver. Grâce au support d'étude constitué par ce matériel végétal, s'est mis en place un programme pluridisciplinaire d'évolution concertée de l'innovation variétale et des systèmes de culture, ayant pour objectif d'avancer significativement la date de semis tout en maintenant le niveau de tolérance au gel et à l'anthracnose ainsi que la précocité de la période de floraison (§2 et 3).

1. Une première innovation végétale en réponse à une question de recherche ciblée

L'amélioration de la tolérance au gel est l'un des verrous génétiques à lever pour développer la culture

du pois d'hiver. Au début des années 70, la génétique classique (sélection globale sur la base de tests au champ et en chambre climatisée) a permis d'améliorer partiellement le niveau de tolérance au gel du pois, mais a également montré ses limites car le niveau de tolérance atteint était encore insuffisant, ce qui n'a pas permis alors un véritable développement des surfaces de pois d'hiver. Par ailleurs, les variétés de pois d'hiver inscrites jusqu'à présent au catalogue variétal officiel du CTPS doivent être semées tardivement à l'automne, dans des conditions souvent plus difficiles (portance plus faible, tassement du sol et battance plus importants). Est-il possible de concevoir et construire un idéotype de pois qui puisse être semé plus précocement à l'automne tout en conservant, voire en améliorant ses capacités de tolérance au gel ?

A partir des années 90, les travaux de recherche menés sur le pois à l'INRA et s'appuyant notamment sur la bibliographie australienne sur les gènes de floraison (Weller et al., 2009, pour une revue récente), ont permis d'entreprendre la dissection des principales composantes physiologiques de la tolérance au gel :

- la possibilité de maintien de la plante à l'état végétatif pendant une longue période hivernale, qui est une des caractéristiques des pois fourragers tolérants au gel utilisés comme géniteurs dans les programmes de création variétale de pois d'hiver (Lejeune-Hénaut et al., 1999); cet aspect est particulièrement important car le passage de l'apex à l'état reproducteur accentue la sensibilité au gel ; on parle d'échappement au gel pour les pois qui peuvent se maintenir à l'état végétatif pendant l'hiver ;
- la tolérance au gel à l'état végétatif (encore appelée tolérance intrinsèque), qui est en relation étroite avec la capacité d'acclimation au froid ; des différences génotypiques de tolérance au gel se manifestent avant que le stade initiation florale ne soit atteint (Lejeune-Hénaut et al., 2005) ; elles sont dues à la mise en œuvre, pendant les phases de températures basses qui précèdent le gel, de mécanismes qui permettent d'éviter ou de tolérer la formation de cristaux de glace au niveau des cellules : c'est le phénomène d'acclimation au froid (encore appelé endurcissement).

Chez le pois, on a étudié le déterminisme génétique de la tolérance au gel en observant le comportement hivernal au champ d'une population de lignées recombinantes¹ issues du croisement entre Champagne, pois fourrager tolérant au gel, et Térése, variété de pois protéagineux de printemps sensible au gel. On a pu montrer que 4 zones du génome (4 QTL²) étaient plus particulièrement impliquées dans les variations observées entre lignées sœurs pour les notes de dégâts de gel (Lejeune-Hénaut *et al.*, 2008). Parmi ces zones, la plus explicative correspond au locus Hr, responsable du maintien de la plante à l'état végétatif lorsque les jours sont courts (Figure 1). Ce résultat a confirmé l'importance de la réponse de l'initiation florale à la photopériode dans le déterminisme génétique de la tolérance au gel chez le pois. Au sein des lignées sœurs, celles qui possèdent, comme Champagne, l'allèle Hr (pas d'initiation florale en jours courts) sont en moyenne plus tolérantes au gel que celles qui possèdent l'allèle hr de Térése (pour ces dernières, l'initiation florale est possible en jours courts et peut se produire avant les périodes hivernales de gel, ce qui augmente les risques de dégâts). Au-delà de la production de connaissances, la population créée pour l'analyse génétique a également été à l'origine d'un matériel végétal innovant. En effet, les résultats de la recherche ont pu être utilisés en création variétale, notamment dans le programme d'innovation variétale pois d'hiver de l'INRA. Des lignées prototypes issues de croisements entre pois d'hiver classique (hr) et certaines lignées recombinantes Hr ont pu être créées. Elles ont été expérimentées dans le cadre d'essais visant à définir des systèmes de

¹ Lignées recombinantes : lignées sœurs obtenues par descendance monogaine à partir d'un croisement initial; 150 à 200 lignées recombinantes représentent quasiment toutes les combinaisons possibles entre les caractères des deux parents du croisement.

² QTL : Quantitative Trait Locus, zone du génome responsable de la variation d'un caractère quantitatif.

culture pour le pois d'hiver et naturellement intégrées dans des programmes de sélection de pois d'hiver (voir §2 et 3).

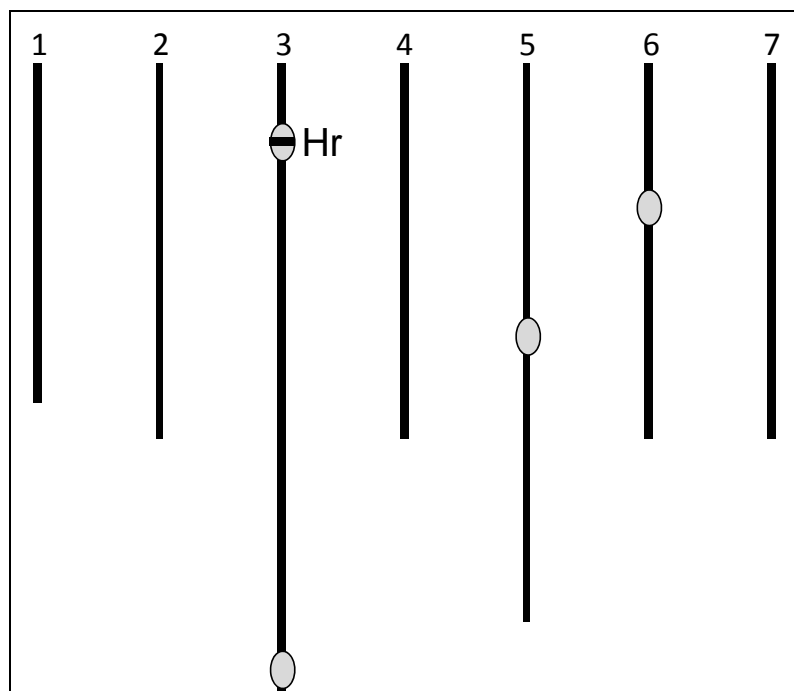


Figure 1 : Représentation schématique des zones du génome impliquées dans le contrôle génétique de la tolérance au gel chez le pois. Les lignes verticales représentent les 7 groupes de liaison du pois ; les formes ovales représentent les principaux QTL de tolérance au gel détectés à partir du croisement Champagne x Térésé ; la position du locus Hr, qui contrôle l'intensité de la réponse de l'initiation florale à la photopériode, est indiquée sur le groupe de liaison 3 et correspond au QTL le plus explicatif de la tolérance au gel.

2. La définition de systèmes de culture pour le pois d'hiver et la caractérisation des pois Hr

Des caractéristiques particulières pour les pois Hr

En plus de leur forte réponse à la photopériode pour le passage à l'état reproducteur et de leur meilleure tolérance au gel, les lignées Hr de la descendance Champagne x Térésé possèdent des caractéristiques morphologiques qui les différencient des pois d'hiver habituels. Pendant toute la période hivernale, les plantes Hr se présentent sous la forme d'une rosette (Figure 2) : elles possèdent de nombreuses ramifications à port rampant et leurs organes aériens, entre-nœuds et feuilles, ont une taille réduite. Au printemps suivant, lorsque la longueur du jour augmente, les tiges reprennent un port dressé. La création d'un tel matériel végétal, différent par sa phénologie et sa morphologie des variétés classiques de pois d'hiver a généré des besoins de caractérisation/modélisation du comportement du matériel végétal pour établir des éléments de comparaison avec le matériel classique.

La nécessité de décrire les facteurs limitants des pois d'hiver en général et des pois Hr en particulier

Nous avons vu que l'instabilité des rendements est un souci majeur pour la culture du pois. C'est pourquoi l'analyse des performances variétales dans différents milieux (combinaison lieu x année x système de culture) est indispensable pour améliorer la connaissance des variétés et optimiser les conditions de culture et les réseaux d'évaluation. Cette démarche est applicable aux pois d'hiver en général et aux pois Hr en particulier, d'autant que pour ces derniers la possibilité de maintien à l'état végétatif en jours courts permet d'envisager une date de semis plus précoce à l'automne, ce qui induit des conditions de croissance différentes de celles des pois d'hiver habituels. La démarche d'analyse des interactions génotype x milieu est présentée en détail par ailleurs (Christophe Lecomte, ce colloque). Son application au pois d'hiver a nécessité en particulier de décrire et modéliser deux variables clés : i) la date d'initiation florale en prenant en compte l'effet variétal Hr/hr, ainsi que ii) le

niveau de tolérance au gel qui varie à partir de la levée en fonction du stade de la plante, des températures auxquelles elle est soumise et des caractéristiques variétales.



Figure 2 : Pois de type Hr semé à l'automne. Les plantes présentent un port dit en rosette, c'est-à-dire rampant, avec de nombreuses ramifications, des entre-nœuds courts et des organes foliaires de taille réduite ; elles resteront à l'état végétatif pendant tout l'hiver.

L'évaluation du potentiel de croissance des pois d'hiver

L'introduction du gène Hr dans du matériel agronomique a conduit à des modifications phénologiques et morphologiques significatives par rapport à des variétés classiques de pois d'hiver, dont il était nécessaire d'évaluer l'incidence. La dynamique architecturale modifiée au cours du cycle entraîne-t-elle des modifications dans le prélèvement des ressources par le couvert végétal ? Le décalage de la date de semis proposé pour ce matériel végétal innovant est-il approprié et apporte-t-il un bénéfice pour les performances de la culture ? En effet, tant la modification architecturale par son effet sur la mise en place de la surface foliaire, que les décalages de stades phénologiques peuvent avoir une influence considérable sur le prélèvement du carbone et de l'azote et sur la répartition de ces flux entre les compartiments aérien et souterrain, et donc à terme sur le potentiel de rendement et sa stabilité (Ney and Duc, 1996 ; Guillioni and Lecoœur, 2005 ; Lejeune-Hénaut *et al.*, 2005 ; Vocanson and Jeuffroy, 2008).

Dans l'objectif d'évaluation de l'innovation proposée par les généticiens, des expérimentations ont été conduites au champ sur deux génotypes (un type classique, variété de pois d'hiver commerciale, et un type Hr) semés à trois dates de semis (un semis classique fin octobre, un semis précoce *a priori* adapté au type Hr et un semis de printemps).

Quelle que soit la date de semis, le génotype de pois d'hiver classique présente une croissance plus importante en début de cycle par rapport au type Hr. Cependant cette différence s'estompe au cours du cycle, et à maturité la production de biomasse est comparable entre les deux types (Figure 3). En revanche quel que soit le génotype, la biomasse accumulée est plus importante en semis d'hiver précoce (environ + 15% par rapport à la date de semis d'hiver classique), ce qui est cohérent avec l'allongement de la durée du cycle de développement.

Quelle que soit la date de semis, on observe des différences importantes de cinétiques d'absorption du rayonnement entre les génotypes : la mise en place de la surface foliaire est plus rapide pour le génotype classique, avec un début de la phase exponentielle de mise en place de la surface foliaire retardé d'au moins 200 degrés jours pour le type Hr. Ce retard est lié au caractère morphologique de port en rosette en jours courts, caractéristique des types Hr. Pour ce génotype, les ramifications se développent tardivement, mais avec une dynamique très rapide (fort taux de ramification) qui rattrape partiellement le retard observé par rapport au type hiver classique. Pour une optimisation du potentiel

de rendement, l'absorption du rayonnement doit être maximale à la floraison. En semis précoce, malgré une cinétique retardée, le type Hr, tout comme le génotype classique, a atteint l'optimum d'interception du rayonnement au début de la floraison. En revanche, pour la date de semis classique l'interception maximale du rayonnement n'est pas atteinte à la floraison par le pois Hr, contrairement au génotype de pois d'hiver classique.

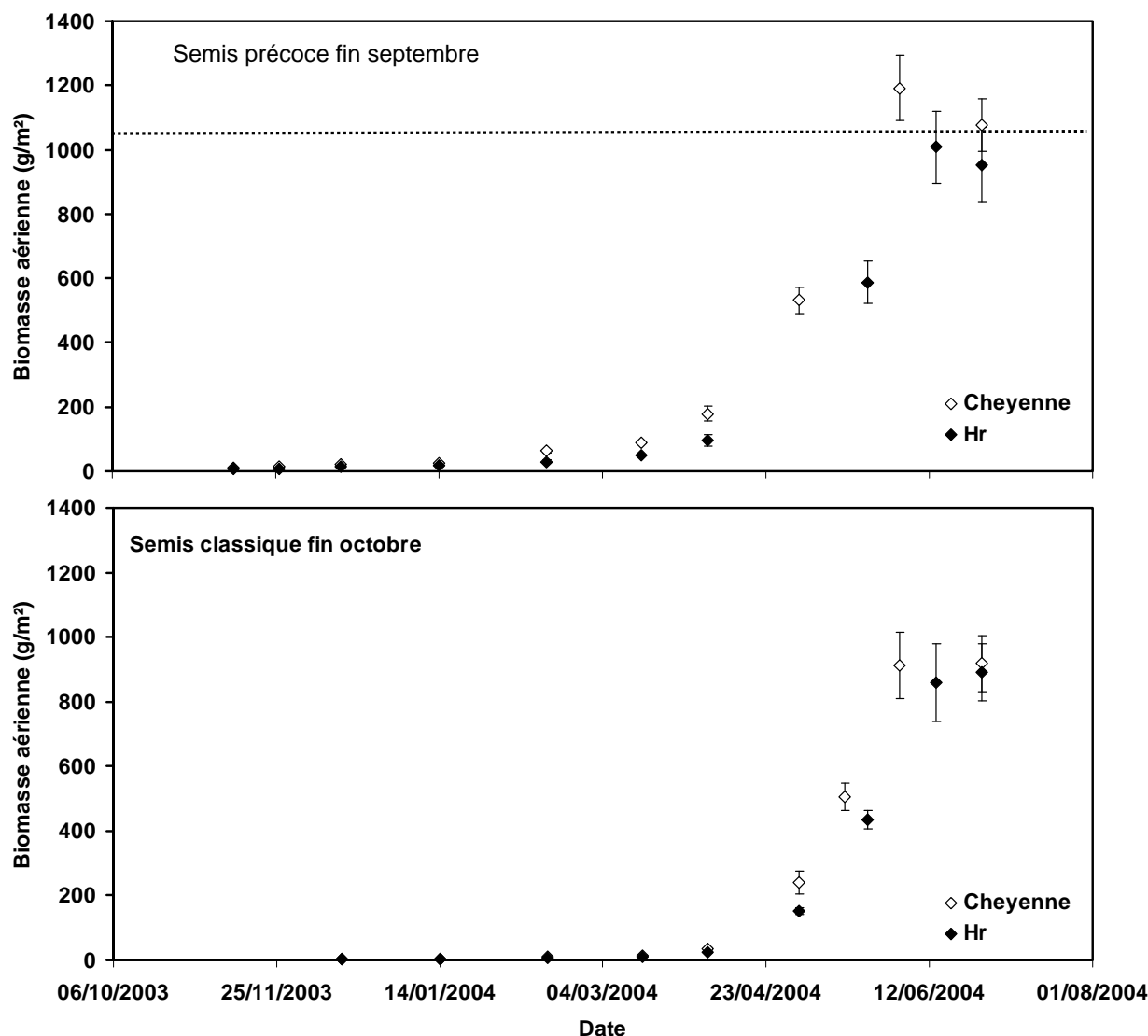


Figure 3 : Accumulation de matière sèche aérienne par le peuplement pour deux génotypes à deux dates de semis : Cheyenne (variété commerciale type hr) et un génotype Hr.

La mise en place du système racinaire est un enjeu important sur le pois qui présente un système racinaire peu profond et peu ramifié pénalisant en particulier les capacités du couvert en fin de cycle pour la résistance aux stress biotiques. L'évolution du ratio aérien/racinaire au cours du temps en fonction de la biomasse totale indique très peu de différence entre génotypes, alors que la différence entre dates de semis est très marquée : en semis précoce, l'allocation de carbone au système racinaire est plus importante (ratio aérien/racinaire plus élevé, à biomasse totale équivalente, pour le semis précoce). Cette modification d'allocation se traduit par une biomasse racinaire à la récolte de 40 % supérieure pour le semis précoce. Cette augmentation, pour un mois de décalage de semis, est considérable et probablement d'un ordre de grandeur semblable à ce qu'on peut trouver dans la diversité génétique. Une analyse des profils racinaires au cours du cycle indique que cette

augmentation de la biomasse racinaire se traduit par une augmentation de la densité racinaire dans les 50 premiers centimètres du profil à stade équivalent. La comparaison des systèmes racinaires entre génotypes et entre semis de fin d'automne et de printemps, dans une autre situation culturale, a montré des différences au profit de la variété Hr et des dates de semis de printemps (Vocanson *et al.*, 2006a). Cette étude a par ailleurs permis de montrer que la dynamique d'évolution du système racinaire était davantage corrélée à la somme des rayonnements depuis le semis qu'à la somme des températures, unité classiquement utilisée pour caractériser le développement végétatif (Vocanson *et al.*, 2006a), mais qu'elle était également sensible à l'état structural du sol (Vocanson *et al.*, 2006b).

L'analyse du prélèvement d'azote n'indique pas de différence de comportement entre les génotypes et pour les deux dates de semis : à croissance équivalente, le prélèvement d'azote est identique, démontrant qu'il n'y a aucune déviation de comportement des performances de nutrition azotée par rapport à la théorie de la courbe de dilution. Pendant la période hivernale, le prélèvement d'azote, en raison de la faible croissance du couvert, est très faible (démarrage de la phase exponentielle de croissance au printemps). Par conséquent, l'intérêt de l'implantation d'un couvert en automne pour limiter les fuites de nitrates pendant l'hiver ne peut être validé et retenu comme un des bénéfices environnementaux de la culture du pois en hiver.

En conclusion de cette évaluation écophysiological, deux éléments peuvent être retenus :

- La principale différence entre les génotypes porte sur les cinétiques de mise en place de la surface foliaire, retardée pour les types Hr par rapport au pois d'hiver dit classique, et dont l'incidence varie selon la date de semis (risque de non interception totale du rayonnement au début floraison, avec une date de semis classique). Ce résultat a des conséquences sur le choix de conduite pour le type Hr et/ou sur l'introduction de nouveaux caractères associés à Hr pour la construction d'un idéotype. En associant Hr avec la réalisation de la date de semis précoce, le caractère morphologique de port en rosette n'a pas d'incidence sur le potentiel de rendement. En revanche, dans des systèmes où la date de semis ne peut pas être avancée, il faudrait soit introduire une modification du caractère d'architecture, soit augmenter la densité de semis pour assurer une interception maximale du rayonnement à la floraison, indispensable pour atteindre un rendement élevé.
- La modification de la date de semis entraîne une modification de calendrier phénologique et du ratio rayonnement sur température à chacun des stades. Ceci se traduit par une allocation plus importante de carbone au système racinaire en semis précoce qui se manifeste par une augmentation de l'exploration racinaire dans les 50 premiers centimètres du profil de sol. Ceci pourrait constituer un avantage d'adaptation en fin de cycle en situations stressantes.

L'analyse des caractéristiques phénotypiques à privilégier selon les systèmes de culture

La construction de nouveaux génotypes ayant des caractéristiques particulières requiert beaucoup de temps. De ce fait, il apparaît de plus en plus souhaitable de réaliser une étude prospective approfondie afin de bien définir les critères de sélection à privilégier, compte tenu de l'insertion attendue des nouvelles variétés dans les systèmes de culture. Ainsi, comme nous l'avons dit plus haut, la perspective de disposer de pois d'hiver moins sensibles au gel, et *a priori* moins sensibles aux stress hydriques et thermiques de fin de cycle, était intéressante. Une étude a alors été lancée pour vérifier les performances attendues de ces nouveaux types de pois, compte tenu de leurs conditions de culture (dates de semis spécifiques, en particulier) dans les systèmes de culture des exploitations agricoles (Vocanson, 2006). Cette étude a d'abord permis d'adapter un modèle disponible de simulation de fonctionnement d'une culture de pois à de nouveaux types variétaux et à de nouvelles dates de semis, notamment en incluant un module simulant l'effet de l'état structural du sol et l'effet de variations de la nutrition azotée de la culture, induite par ces tassements du sol (Biarnès *et al.*, 2005). Puis, en utilisant

un couplage entre quatre modèles (Figure 4), l'un simulant l'organisation du travail au sein d'une exploitation agricole (OTELO), l'autre simulant l'évolution de l'état structural du sol (SISOL), un module simulant l'humidité du sol et le dernier simulant le fonctionnement d'un couvert de pois (AFISOL), nous avons pu simuler, pour différents scénarios pédo-climatiques, les performances de différents types de pois.

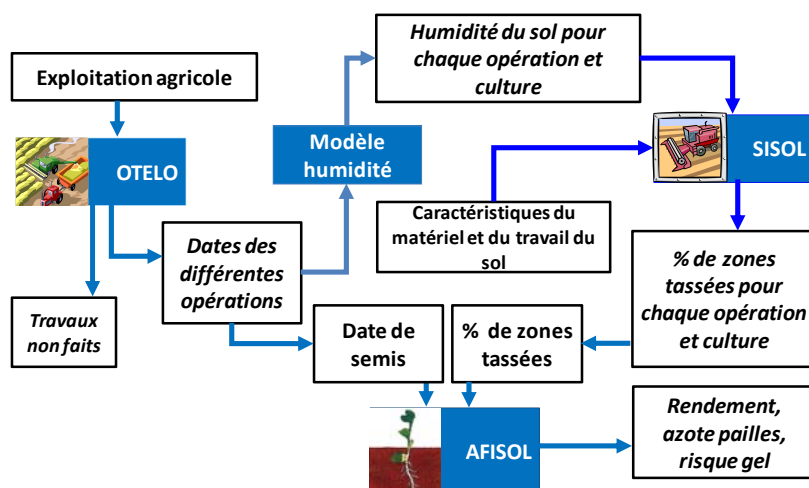


Figure 4 : Utilisation combinée de 4 modèles pour simuler les performances de différents génotypes de pois en tenant compte des conditions de croissance (état structural du sol et conditions pédo-climatiques) induites par les caractéristiques de l'exploitation agricole (Vocanson, 2006)

Le travail a clairement montré que les caractéristiques de l'exploitation agricole (moyens matériels et moyens humains disponibles pour réaliser les travaux, compte tenu de l'assolement choisi) ont des conséquences sur les dates de semis possibles pour le pois, et donc sur les conditions d'humidité du sol au moment du semis. Celles-ci induisent des risques de tassement. En fonction de l'état structural du sol et de la date de semis, le fonctionnement du pois est simulé, permettant ainsi de prédire son rendement et la qualité de ses graines. Il est tout d'abord apparu que les performances du pois étaient souvent meilleures en semis de novembre par rapport à un semis de février, comme observé dans différentes situations expérimentales testées (Mons et Grignon, deux années) (Figures 5 et 6). Cette différence confirme les résultats issus des travaux écophysiologiques présentés plus hauts. La simulation a également permis de montrer que les pertes de rendement liées au tassement du sol induit par les conditions de travail à l'automne sont plus élevées pour des types variétaux de printemps, puis pour les types hiver classiques hr, et très faibles pour les types Hr, le plus souvent semés en bonnes conditions.

Ensuite, le modèle aide à classer différents idéotypes de pois Hr testés, variant par leur date de floraison et par leur taille de graine (corrélée à leur nombre d'étages fructifères) en regard de leurs performances attendues. Ainsi, pour les différentes conditions pédo-climatiques testées, l'avantage des génotypes Hr apparaît principalement sur la réduction de la variabilité du rendement, par rapport aux génotypes de printemps et aux variétés hr, et plus faiblement sur le rendement lui-même. Par ailleurs, le modèle montre que les rendements stables et élevés sont obtenus si les variétés Hr ont des dates de floraison précoces (beaucoup plus précoces que pour les génotypes existants actuellement, Figure 7) : cette précocité de la floraison apparaît donc comme un progrès génétique indispensable pour garantir l'intérêt des pois de type Hr. Enfin, les résultats de simulation montrent que les performances les plus élevées et les plus stables sont obtenues avec les génotypes à petites graines (P1G1 sur la figure 7) et donc avec un nombre de nœuds reproducteurs élevé (Figure 7). Ce résultat interroge les sélectionneurs, pour lesquels un objectif important de sélection chez le pois de printemps a été de réduire la durée de la floraison des génotypes pour augmenter la taille de la graine, en favorisant les génotypes plus déterminés. Trois options méritent d'être approfondies : 1) la démarche en pois de printemps était une option possible mais pas unique, donc on poursuit la piste de types Hr à floraison longue ; 2) les types printemps et les types Hr sont des types variétaux totalement différents, avec une floraison courte obligatoire pour les premiers (parce qu'ils commencent à fleurir tard, pendant des

périodes chaudes et sèches) et longues possibles pour les seconds (parce qu'ils fleurissent plus tôt et sont donc moins perturbés par des stress hydriques et thermiques de fin de cycle), 3) il est indispensable de sélectionner des Hr à durée de floraison courte, et il devient incontournable de modifier les types Hr.

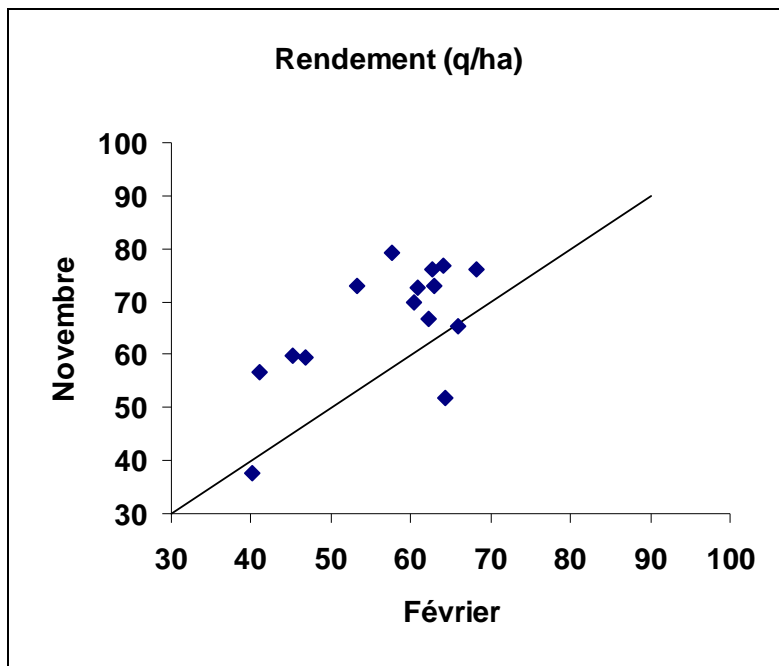


Figure 5 : Influence de la date de semis sur le rendement d'une culture de pois. Chaque parcelle expérimentale est représentée en abscisse par son rendement en semis de printemps (février) et en ordonnée par son rendement en semis d'automne (novembre). Résultats expérimentaux de 2 années (récoltes 2003 et 2004), 2 lieux (Mons et Grignon) et 4 variétés (Baccara, Cheyenne, Dove et la lignée Hr200)

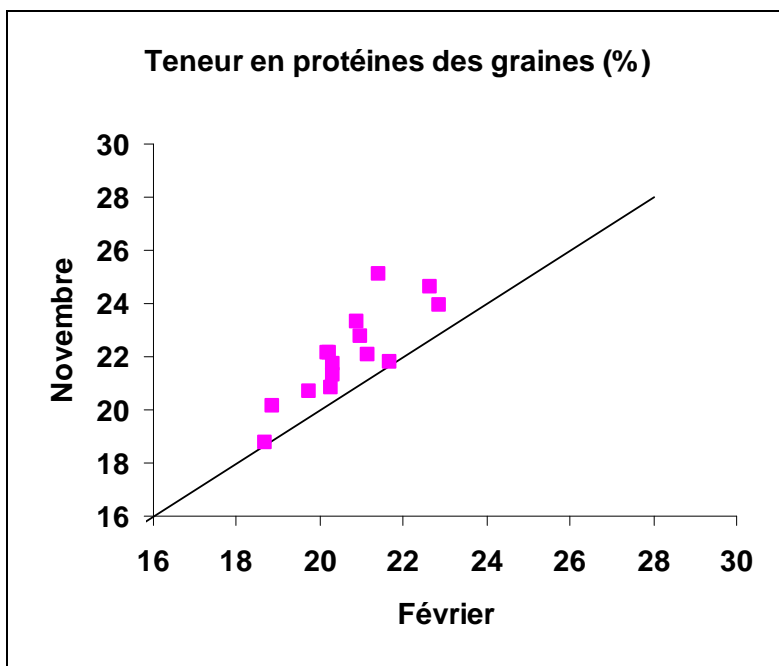


Figure 6 : Influence de la date de semis sur la teneur en protéines d'une récolte de graines de pois. Chaque parcelle expérimentale est représentée en abscisse par son rendement en semis de printemps (février) et en ordonnée par son rendement en semis d'automne (novembre). Résultats expérimentaux de 2 années (récoltes 2003 et 2004), 2 lieux (Mons et Grignon) et 4 variétés (Baccara, Cheyenne, Dove et la lignée Hr200)

La réponse à cette question n'est pas indépendante du gain, sur la date de début floraison, que les généticiens arriveront à obtenir sur les types Hr. Le travail de simulation a également montré que les caractéristiques des génotypes à développer devraient être différentes selon les conditions pédo-climatiques de culture, ce qui questionne le principe actuel de l'inscription de variétés "généralistes" présentant une bonne performance moyenne dans tous les milieux. Plus précisément, on peut envisager de prendre en compte l'interaction génotype x milieu au cours de la phase d'inscription, en

caractérisant précisément les milieux de culture visés, comme réalisé actuellement pour le système d'inscription en gazons. Par ailleurs, la prise en compte des contraintes d'organisation du travail à l'échelle de l'exploitation agricole a permis de quantifier les effets des dates de semis possibles sur les risques de tassement et les conséquences sur la production, selon les types variétaux testés.

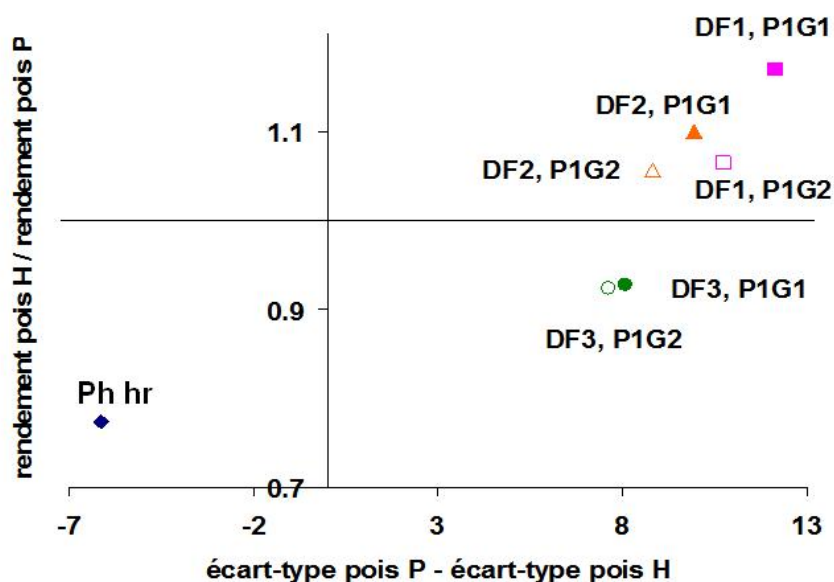


Figure 7 : Comparaison du rendement relatif et de l'écart-type relatif simulés des variétés virtuelles de pois d'hiver testées par rapport à un pois de printemps. Moyenne de trois lieux et deux dates de semis, avec prise en compte des risques de gel. Les droites d'abscisse ET=0 et d'ordonnée rdt relatif = 1 permettent de séparer les situations selon respectivement leur variabilité et leur rendement relatif comparativement à ceux du Pois de Printemps. Variétés testées variant par leur date de floraison (DF1= 20/04, DF2= 10/05, DF3=30/05) et par leur taille de graines (P1G1= 125 mg/graine ; P1G2= 280 mg/graine)

Le décalage des dates de semis induit par l'utilisation des pois d'hiver Hr a d'autres conséquences attendues, notamment sur les risques de maladie (anthracnose) à l'automne, et sur la contribution de la culture à réduire les infestations de mauvaises herbes. Or, ces effets, pourtant connus, n'étaient pas quantifiés au début de notre étude. Cependant, ils peuvent représenter des éléments importants pesant sur le choix des types variétaux dans les exploitations. En effet, si les risques d'anthracnose sont très élevés au début de l'automne (en particulier pour les dates de semis idéales des pois Hr), alors qu'ils diminuent fortement pour des dates de semis plus tardives (celles des pois hr), cela peut soit réduire significativement le rendement (cette maladie ayant une nuisibilité forte), soit induire une utilisation accrue de fongicides, réduisant ainsi l'intérêt environnemental et économique de cette culture. De même, l'introduction, dans les systèmes de culture actuellement chargés en cultures d'hiver (céréales et colza en particulier), d'une culture de printemps, permet de réduire de manière importante les levées d'adventices. Une rotation incluant un pois de printemps permet de réduire de près d'un facteur 1000 la densité de vulpin par rapport à une rotation incluant uniquement des cultures d'hiver (Chauvel *et al.*, 2001). Cet effet, même s'il est légèrement atténué, persiste pour des semis de pois d'hiver en fin d'automne, ce qui permet de gérer les mauvaises herbes sur la rotation en utilisant moins d'herbicides (Munier-Jolain and Collard, 2006). Ces éléments n'étant pas quantifiés, nous n'avons pas pu les introduire dans le modèle de culture utilisé précédemment. Mais la mise au point d'un outil spécifique, basé sur le modèle décisionnel hiérarchique multi-critères DEXi (Jeuffroy et Messéan, 2006), a permis de comparer les conséquences de différents types variétaux sur l'ensemble des risques connus et de fournir des éléments supplémentaires pour le choix des génotypes à développer. Cet outil permet en

effet de considérer simultanément des critères de nature différente, exprimées sous forme qualitative, pour comparer différentes innovations sur des critères de nature différente.

Finalement, ce travail a montré l'importance de prendre en compte les caractéristiques du système de culture dans lequel serait inséré le nouveau type variétal pour préciser les caractéristiques à améliorer pour maximiser ses performances.

3. L'émergence de nouvelles questions de recherche/développement

Les premières expérimentations de matériel végétal Hr, lignées recombinantes issues de Champagne x Tèrese ou lignées dérivées de ces lignées recombinantes, ont fait émerger de nouvelles questions de recherche. En effet, l'introgression de l'allèle Hr dans le matériel végétal agronomique n'a pas induit qu'un « simple » contrôle de l'initiation florale par la photopériode mais a aussi eu des incidences importantes sur l'architecture de la plante et son développement, et donc sur son comportement dans le milieu de culture. Parmi les principales questions suscitées par les travaux exposés précédemment figurent des besoins complémentaires d'amélioration génétique (en particulier contrôler la précocité de floraison et la tolérance à l'anthracnose) et un besoin de réflexion sur les règles d'inscription des variétés.

Comprendre et contrôler la précocité du début et de la fin de la floraison chez les pois Hr

Si l'allèle Hr est favorable à la tolérance au gel, à la fois pour la composante « résistance intrinsèque », et la composante « échappement », il apporte en parallèle une tardiveté pour le début et la fin de la floraison. Ce corollaire est défavorable d'un point de vue agronomique car on veut, pour stabiliser les rendements du pois, que la période de floraison soit suffisamment précoce pour échapper aux périodes de stress hydrique et thermique de fin de cycle. Pour limiter les risques d'exposition à ces stress, plusieurs caractères complémentaires peuvent être intégrés en sélection : précocité de l'initiation florale, précocité du début de la floraison, précocité de la fin de la floraison, vitesse de remplissage des graines, précocité à maturité.

En génétique, les travaux de recherche récents sur le développement du pois ont essentiellement porté sur l'initiation florale et le début de la floraison. Des connaissances et du matériel végétal de recherche sont actuellement exploités et intégrés dans les programmes de sélection de pois Hr, comme le programme d'innovation variétale pois d'hiver de l'INRA. Ainsi, des études sont menées en pois Hr sur un gène majeur de précocité, le gène Lf possédant au moins 4 allèles. Des expériences en serre avec des génotypes « recherche » ont montré que les allèles les plus précoces avaient une incidence forte sur la précocité mais aussi sur le contrôle photopériodique qui pouvait parfois être supprimé (Wenden, 2008). Du matériel végétal plus agronomique de type Hr possédant différents allèles du gène Lf a été construit et intégré dans des programmes de sélection. En cours d'acquisition, les résultats semblent prometteurs. Par ailleurs, en ce qui concerne le début de la floraison, d'autres régions du génome ayant un effet fort sur la précocité ont pu être identifiées. Un travail d'introgression de ces régions a été entrepris en coopération avec tous les acteurs de la filière génétique de pois protéagineux. Enfin, un premier travail d'observation phénotypique est engagé pour rechercher de la variabilité allélique au gène Hr, ce qui permettrait d'identifier un allèle à effet moins fort.

Si l'amélioration de la précocité de l'initiation florale et du début de la floraison est menée en intégrant les résultats de la recherche, un travail de sélection classique sur phénotype est engagé pour les autres composantes de la précocité - précocité de la fin de la floraison, vitesse de remplissage des graines, précocité à maturité. Il a déjà permis d'identifier de la variabilité génétique. L'intégration de ces

caractères à l'effort de sélection par voie classique suscite d'ores et déjà des questions de recherche quant à leur déterminisme génétique, en particulier.

Comprendre et contrôler le développement épidémiologique de l'antracnose chez les pois Hr

La question de la sensibilité aux maladies fongiques aériennes s'est très vite posée pour les pois de type Hr. En effet, leur morphologie particulière à l'automne, avec un port étalé et près du sol, contribue à les soumettre à une forte pression de certains pathogènes aériens et à des conditions d'humidité *a priori* favorables au développement des maladies. C'est en particulier le cas pour l'antracnose due à *Mycosphaerella pinodes*. Une étude récente montre cependant que la lignée recombinante Hr 102 a présenté un meilleur comportement vis-à-vis de l'antracnose, en semis précoce, que les témoins Cheyenne et Dove (Le May *et al.*, 2009). Les auteurs suggèrent que la taille réduite des folioles, autre composante de l'architecture en rosette, pourrait réduire la dispersion des spores par les gouttes d'eau. On peut aussi imaginer que le développement des ramifications avec une dynamique rapide et leur redressement permettent à la plante d'échapper partiellement à l'ascension de la maladie. Des études de génétique quantitative ont par ailleurs montré l'implication du locus Hr dans le contrôle de la résistance partielle à l'antracnose. L'étude de l'interaction entre l'architecture et le développement des maladies aériennes chez le pois est actuellement intégrée à un projet de recherche générique (ANR Systerra Archidémio, 2009-2012), qui a notamment pour objectif de comprendre comment le développement de la plante peut piloter l'épidémie et, corrélativement, quels caractères liés à la plante sont susceptibles de limiter l'évolution de la maladie. Il est prévu, dans le cadre de ce projet, de développer un outil de simulation qui permettra de faire varier les paramètres de la plante et du peuplement et d'aider à la conception de scénarii optimaux pour le développement d'une culture utilisant le minimum de fongicides. Cet outil permettra de concevoir de nouveaux idéotypes et de nouvelles conduites culturales qui devraient être ensuite validées expérimentalement. Enfin, les sources disponibles de résistance à l'antracnose et à la pourriture racinaire causée par *Aphanomyces* ont permis d'engager un programme d'intégration de la résistance partielle à ces deux maladies dans des variétés de type Hr.

Impact de l'apparition d'une innovation sur le dispositif et les règles d'inscription des variétés

L'introduction du gène Hr comme stratégie d'échappement au gel et permettant un semis précoce a donné lieu à une activité de création variétale chez plusieurs sélectionneurs. Le CTPS (Comité Technique Permanent de la Sélection, chargé de l'inscription et de la gestion des catalogues variétaux) a donc été confronté à la question de la pertinence de son réseau pour évaluer une telle innovation. En effet, le CTPS disposait déjà d'un réseau d'inscription « pois d'hiver » avec des dates de semis correspondant à celles pratiquées habituellement chez les agriculteurs. Or, le bénéfice des nouveaux types variétaux par rapport aux pois d'hiver classiques était étroitement lié à une modification de l'itinéraire technique, avec un décalage de la date de semis à une date plus précoce. Soucieux de favoriser l'innovation, le CTPS s'est doté d'un « réseau précoce » permettant aux sélectionneurs de faire évaluer leur matériel dans des conditions favorables. Parallèlement, le CTPS a soutenu une action de recherche-développement associant recherche publique, interprofession et partenaires privés, pour apporter un support méthodologique à la hiérarchisation des facteurs limitants et l'optimisation des dispositifs expérimentaux dans l'évaluation des interactions génotype x environnement.

Pour les premières inscriptions, le CTPS ne dispose pas de variétés témoins et il proposera l'inscription d'un matériel à semis précoce dès lors que l'innovation apportera un bénéfice notable à la culture. La

première variété inscrite constituera le premier témoin de référence « pois d'hiver à semis précoce » à la base du catalogue d'un nouveau type variétal.

La proposition par le CTPS d'un nouveau réseau d'inscription des pois d'hiver de type précoce a par ailleurs bénéficié aux sélectionneurs, au-delà de l'innovation Hr. En effet ceux-ci ont proposé à l'inscription du matériel adapté au semis précoce, mais ne disposant pas obligatoirement du gène Hr. Ainsi une innovation précise (Hr) accompagnée dans toute la filière a été un déclencheur pour les sélectionneurs de programmes d'innovation variétale ayant pour objectif du matériel tolérant au gel, adapté à des semis précoces.

Références bibliographiques

- Biarnès V., Lecoeur J., Jeuffroy M.H., Vocanson A., Ney B., 2005. Un modèle pour l'intégration des connaissances et le diagnostic agronomique chez le pois. In : Munier-Jolain N., Biarnès V., Chaillet I., Lecoeur J. et Jeuffroy M.H. (Eds.), *Agrophysiologie du Pois*, INRA Editions, pp 217-226.
- Chauvel B., Guillemain J.P., Colbach N., Gasquez J., 2001. Evaluation of cropping systems for management of herbicide-resistant populations of blackgrass (*Alopecurus myosuroides* Huds.). *Crop Protection* 19, 127-137.
- Doré T., Meynard J.M., Sebillotte M., 1998. The role of grain number, nitrogen nutrition and stem number in limiting pea crop (*Pisum sativum* L.) yields under agricultural conditions. *Eur. J. Agron* 8, 29-37.
- Guilioni L., Wéry J., Lecoeur J., 2003. High temperature and water deficit may reduce seed number in field pea purely by decreasing plant growth rate. *Functional Plant Biology* 30, 1151-1164.
- Guilioni L., Lecoeur J., 2005. Présentation de l'approche énergétique de la croissance. . In : Munier-Jolain N., Biarnès V., Chaillet I., Lecoeur J. et Jeuffroy M.H. (Eds.), *Agrophysiologie du Pois*, INRA Editions, pp. 65-80.
- Jeuffroy M.H., Messéan A., 2006. An analysis of the environmental performances of various pea genotypes using a multi-decisional tool. In « Grain legumes and the environment : how to assess benefits and impacts ? », 18-19/11/2004, Zurich.
- Lejeune-Hénaut I., Bourion V., Etévé G., Cunot E., Delhay K., Desmyter C., 1999. Floral initiation in field-grown forage peas is delayed to a greater extent by short photoperiods, than in other types of European varieties. *Euphytica* 109, 201-211.
- Lejeune-Hénaut I., Delbreil B., Devaux R., Guilioni L., 2005. Températures froides et fonctionnement du pois. In : Munier-Jolain N., Biarnès V., Chaillet I., Lecoeur J. et Jeuffroy M.H. (Eds.), *Agrophysiologie du Pois*, INRA Editions, pp. 184-194.
- Lejeune-Hénaut I., Hanocq E., Béthencourt L., Fontaine V., Delbreil B., Morin J., Petit A., Devaux R., Boilleau M., Stempniak J.-J., Thomas M., Lainé A.-L., Foucher F., Baranger A., Burstin J., Rameau C., Giauffret C., 2008. The flowering locus Hr colocalizes with a major QTL affecting winter frost tolerance in *Pisum sativum* L. *Theor. Appl. Genet.* 116, 1105-1116.
- Le May C., Jumel S., Schoeny A. Tivoli B., 2009. Ascochyta blight development on a new winter pea genotype highly reactive to photoperiod under field conditions. *Field Crops Res.* 111, 32-38.
- Ney B., Duc G., 1996. Potentials and problems with winter sowing of food legumes in northern Europe. In : Problems and prospects for winter sowing of grain legumes in Europe, AEP Paris ed. AEP Workshop 3-4 December 1996.
- Moussard A., Onfroy C., Even M.N., Lemarchand E., Rouault F. and Tivoli B. (2004). Factors modifying epidemic development of *Aphanomyces euteiches* in the field. *Proc. 5th Eur. Conf. on Grain Legumes*, 7-11 June 2004, Dijon, AEP (Eds), 79-80
- Munier-Jolain N.M., Collard A., 2006. Grain legumes and weed management in crop rotations: opportunities and methodologies for reducing environmental impacts of weed control. In : AEP (Ed.), "Grain Legumes and the environment: how to assess benefits and impacts", pp 67-72.

Vocanson A., 2006. Evaluation ex ante d'innovations variétales en pois d'hiver (*Pisum sativum* L.) : approche par modélisation au niveau de la parcelle et de l'exploitation agricole. Thèse de Doctorat, INAPG, Paris, 250p. +annexes.

Vocanson A., Jeuffroy M.H., 2008. Agronomic performance of different pea cultivars under various sowing periods and contrasting soil structures. *Agron J* 100, 748-759.

Vocanson A., Jeuffroy M.H., Roger-Estrade J., 2006a. Effect of sowing date and cultivar on root system development in pea (*Pisum sativum* L). *Plant and Soil* 283, 345-358.

Vocanson A., Roger-Estrade J., Boizard H., Jeuffroy M.H., 2006b. Effects of soil structure on root development of pea (*Pisum sativum* L.) according to the sowing date and the cultivar. *Plant and Soil*, 281, 121-135.

Weller J.L., Hecht V., Liew L.C., Sussmilch F.C., Wenden B., Knowles C.L., Vander Schoor J.K., 2009. Update on the genetic control of flowering in garden pea. *J. Exp. Bot.* 60, 2493-2499.

Wenden B., 2008. Flowering time in pea: a systems biology approach from the genetic network to the field. Thèse de doctorat de l'Université de Paris-Sud, UFR scientifique d'Orsay, 199 p.