

Thèse EPFZ No 10729.

**Contribution à l'amélioration génétique du soja
[*Glycine max (L.) Merr.*] pour la tolérance au
froid en phase reproductive.**

Thèse présentée à
L'ECOLE POLYTECHNIQUE FEDERALE DE ZURICH
pour l'obtention du titre de
docteur ès sciences techniques

par

Arnold Schori

Ing.agr. dipl. EPFZ

Né le 2 juillet 1957

de Rapperswil (BE)

Acceptée sur proposition des
Prof. Dr. P. Stamp, rapporteur.
Dr. A. Soldati, co-rapporteur.
Dr. A. Fossati, co-rapporteur.

Zürich, 1994

A Migg, Michèle
et Sylviane.

A Swen Holmberg

1. <u>Introduction générale.</u>	6
1.1. Nécessité d'inclure la tolérance au froid en phase reproductrice comme critère de sélection.	7
1.2. Définition de la tolérance au froid utilisée dans le programme suisse d'amélioration variétale.	10
1.3. Méthode de screening utilisée.	12
2. <u>Essais visant à la planification des essais principaux.</u>	14
2.1. Objectivité du jugement visuel de tolérance au froid et critères de sélection utilisables.	14
2.1.1. Introduction.	14
2.1.2. Matériel et méthode.	14
2.1.3. Résultats.	15
2.1.4. Discussion.	18
2.2. Floraison et tolérance au froid.	18
2.2.1. Introduction.	18
2.2.2. Déroulement de la floraison et stade floral sensible.	19
Matériel et méthode.	19
Résultats.	19
Discussion.	23
2.2.3. Floraison du racème central.	23
Matériel et méthode.	23
Résultats.	25
Discussion.	25
2.3. Effet de la provenance et du poids des mille grains de la semence sur la morphologie et la fertilité des sojas.	26
2.3.1. Introduction.	26
2.3.2. Matériel et méthode.	26
2.3.3. Résultats.	28
2.3.4. Discussion.	31
3. <u>Tolérance au froid et type de floraison.</u>	32

3.1.	Introduction.	32
3.2.	Matériel et méthode.	33
3.2.1.	Génotypes.	33
3.2.2.	Environnements.	33
3.2.3.	Conditions de culture.	36
3.2.4.	Traitements et relevés.	36
3.2.5.	Analyses statistiques.	37
3.3.	Résultats.	38
3.3.1.	Nombre de fleurs des noeuds marqués.	38
3.3.2.	Fructification des noeuds marqués.	40
3.3.3.	Effet de la mutilation sur l'ensemble de la plante.	43
3.4.	Discussion.	45
4.	<u>Efficacité comparée d'une présélection massale exercée en altitude pour la tolérance au froid.</u>	48
4.1.	Comparaison sur lignées aléatoires.	48
4.1.1.	Introduction.	48
4.1.2.	Matériel et méthode.	50
	Matériel génétique.	50
	Avance des générations et pression de sélection exercée.	50
	Dispositif expérimental.	53
	Description des lieux.	54
	Description des soins apportés.	56
	Notations et prélèvements.	56
4.1.3.	Résultats.	57
	Effet du croisement.	57
	Effet de l'environnement.	59
	Effet de la méthode de présélection.	60
	Stabilité du rendement.	65
	Héritabilités.	65
	Tolérance au froid.	66
	Fiabilité de la pépinière de sélection située en altitude.	68
4.1.4.	Discussion.	68
4.2.	Comparaison sur lignées sélectionnées.	71

4.2.1.Introduction.	71
4.2.2.Matériel et méthode.	71
Matériel génétique, avance des générations et soins apportés.	71
Dispositif expérimental et méthode statistique.	71
Description des lieux.	74
4.2.3.Résultats.	75
Effet de la méthode de présélection. . .	75
4.2.4.Discussion.	82
<u>5.Discussion générale et conclusions.</u>	<u>84</u>
6.Résumé-Summary-Zusammenfassung.	87
6.1.Résumé.	87
6.2.Summary.	91
6.3.Zusammenfassung.	95
7.Bibliographie.	99
8.Remerciements.	105
9.Curriculum vitae	106

1. Introduction générale.

Les premiers travaux de génétique et de physiologie, visant à l'adaptation du soja aux températures sub-optimales sont entrepris dès 1969 à l'Institut des sciences végétales de l'Ecole Polytechnique Fédérale de Zurich (EPFZ). Un programme pratique de création variétale débuta en 1980 à la station fédérale de Recherches Agronomiques de Changins (RAC) en étroite et constante collaboration avec l'EPFZ.

Une présentation de la problématique de la sélection pour la tolérance aux stress du soja est faite par RAPER et KRAMER (1987). Faute de critères de sélection indirects, l'exploitation de la variabilité génétique pour la tolérance à un stress nécessite presque toujours l'observation du comportement des plantes dans un milieu stressant. Ainsi, UEHLINGER (1983) repère les génotypes de soja tolérants au froid par la régularité de la répartition des gousses sur la tige principale en conditions fraîches d'altitude. Quel que soit le stress considéré, cette exploitation de variabilité est rendue complexe car les conditions environnementales sont non-reproductibles et les interactions avec d'autres facteurs (précocité, densité de semis etc..) fréquentes. Aucun critère morphologique ou physiologique contribuant à la tolérance au froid en phase reproductive, qu'il serait possible d'incorporer de manière ciblée par hybridation dans le matériel de sélection, n'est actuellement connu. A défaut de tels critères, la tâche du sélectionneur reste donc de trouver sites et méthodes de sélection permettant d'exploiter au mieux des différences génotypiques souvent mal définies. Une sélection spécifique pour la tolérance ne peut être évitée en prétendant que les génotypes les plus performants en absence de stress seront également ceux qui assureront, par "residual vigour", les meilleures performances sous conditions stressantes. Une sélection spécifique ayant été choisie dans notre programme, il était nécessaire de vérifier si l'incorporation d'un bon niveau de tolérance dans le matériel entraîne un effet

dépressif sur son potentiel de rendement en milieu favorable, non stressant. Autrement dit, il fallait vérifier qu'un génotype tolérant peut avoir d'aussi bonnes performances en absence de stress qu'un génotype non tolérant. Pour évaluer si un éventuel effet dépressif ou "coût" génétique de la tolérance pouvait être accepté dans nos conditions climatiques, il était nécessaire de connaître la fréquence du stress en condition moyenne de culture et l'impact économique qu'il représente. Cette introduction s'articule donc logiquement autour des problèmes suivants : définition pragmatique mais précise de ce que nous entendons sous le terme de tolérance, fréquence et impact du stress de froid et nécessité d'une sélection spécifique. Divers essais visant à la définition du problème et au choix des méthodes d'expérimentation sont présentés au Point 2. Le Point 3. décrit une caractéristique morphologique pouvant être utilisée comme critère indirect de sélection, en montre la variabilité disponible et en décrit les implications pratiques. Le Point 4. cherche à évaluer l'efficacité d'une sélection massale exercée en altitude pour la tolérance au froid, de déterminer les "coûts" de la tolérance. Il vérifie de plus si cette sélection, exercée dans un milieu atypique de la zone usuelle de culture, risque d'entraîner une dérive génétique vers du matériel présentant des caractéristiques non souhaitées en plaine.

1.1. Nécessité d'inclure la tolérance au froid en phase reproductrice comme critère de sélection.

Selon le stade de développement du soja les différentes tolérances au froid reposent sur des mécanismes très divers et donc indépendants génétiquement.

Ainsi, HOLMBERG, 1973, décrit la Sibérie orientale comme l'un des centres génétiques pour la tolérance au froid à la germination et les îles d'Hokkaido, Kouriles et Sakhalines pour la tolérance au froid en phase reproductrice. Sous nos conditions climatiques, les diverses tolérances aux

températures sub-optimales ne sont pas toutes prioritaires, certains ne peuvent que difficilement être sélectionnés ou ne présentent pas suffisamment de variabilité.

Tolérance au froid à la germination.

SZYRMER et SZCZEPANSKA (1982) ont montré que l'aptitude à germer en sol froid est contrôlée génétiquement, SHEREPITKO et SICHKAR (1987) avancent même que ce contrôle est monogénique. L'incorporation de cette tolérance ne nous paraît pas prioritaire aux vues des conditions moyennes de semis rencontrées début mai en Suisse. De plus, les différences observées entre génotypes sont rarement reproductibles car fortement dépendantes de l'état physiologique de la semence elle-même (UNANDER et al., 1983 et 1986; BRAMLAGE et al., 1979 et cf.2.3.3.).

Tolérance au froid en phase végétative.

L'absence de relation entre tolérance au froid durant le développement végétatif (mesurée par la vigueur des plantes) et tolérance au froid durant la phase reproductive a été confirmée par SCHLEPPI et al. (1989) sur notre matériel de sélection. Une meilleure efficacité photosynthétique au froid est de plus rarement corrélée avec le rendement. Reposant sur des mécanismes physiologiques différents, la tolérance au gel au stade cotylédon présente quant à elle trop peu de variabilité génétique (HUME et JACKSON, 1981a) pour qu'une sélection se justifie.

Tolérance au froid en phase reproductive.

L'amélioration de la tolérance au froid en phase reproductive nous paraît prioritaire pour plusieurs raisons : SCHMID et KELLER (1980) montrent que la sensibilité est croissante, des stades végétatifs V1 et V3 (FEHR et CAVINESS, 1977) au stade

début floraison. Plusieurs auteurs (SAITO, 1972; HOLMBERG, 1973; SOLDATI et KELLER, 1985) considèrent qu'une sensibilité dans cette phase est l'un des principaux facteurs d'instabilité du rendement de cette espèce. L'effet du froid est visible, selon les auteurs et selon les génotypes utilisés, à la suite de températures de 7 à 15°C. (PIGEAIRE, 1986; HUME et JACKSON, 1981b; SCHLEPPI et al., 1989). Les variétés de soja adaptées au climat suisse (groupes de maturité 00 et 000) sont cultivées principalement dans les zones les plus chaudes de notre pays, réputées favorables à la culture du maïs-grain (zone maïs 1, très favorable et zone maïs 2, favorable, selon la carte probabilité de maturation du maïs 'ORLA 280' PRIMAULT, 1970). Elles y fleurissent dès fin juin et leur floraison s'échelonne sur tout le mois de juillet. Durant ce mois, des températures fraîches, inférieures à 12°C, surviennent assez fréquemment en Zone Maïs 1 et très fréquemment en Zone Maïs 2 (tab. 1.).

Tableau 1.

Nombre de jours de juillet pendant lesquels la température descend au-dessous de 12 °C (années 1988-1992) selon la zone.

Année	Zone Maïs 1 (Nyon)	Zone Maïs 2 (Payerne)
1992	4	8
1991	2	8
1990	6	16
1989	2	9
1988	7	17

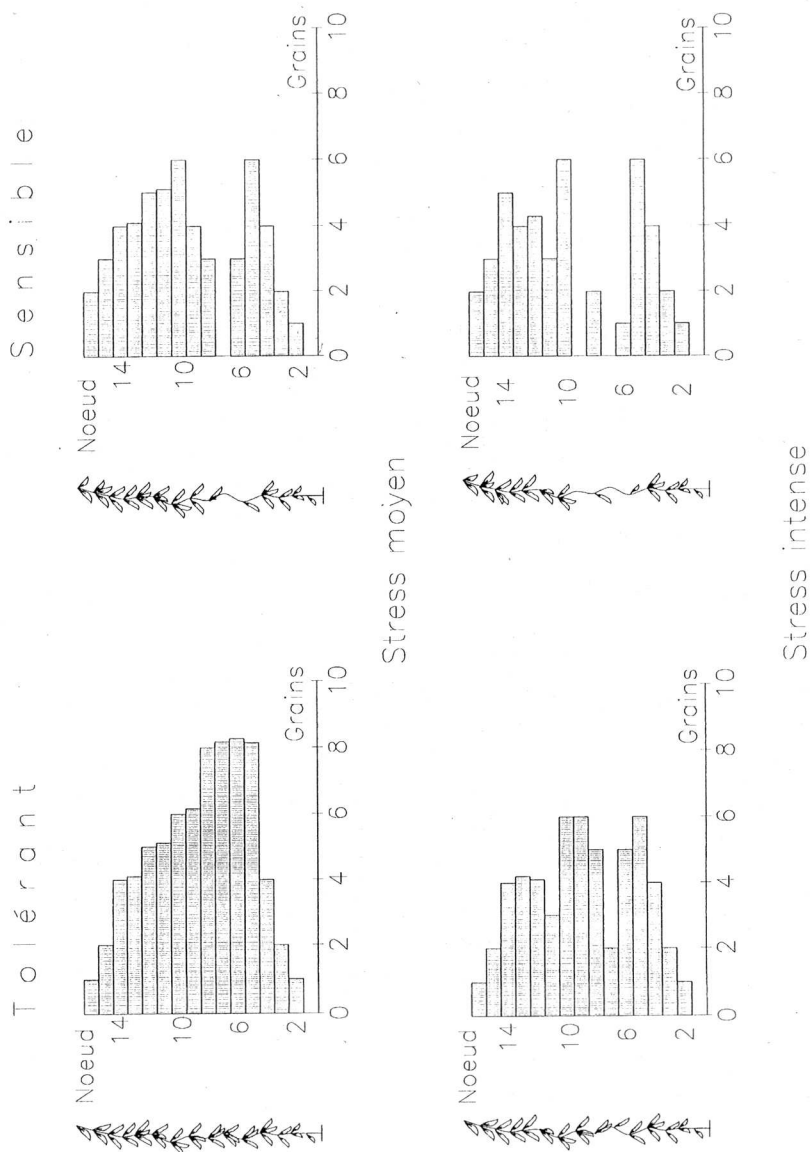
Ces températures provoquent une abscission anormalement élevée de fleurs ou un avortement des jeunes gousses (VAN SCHAİK et PROBST, 1958a; SOLDATI et KELLER, 1977; SEITZER et VOLDENG, 1978; THOMAS et RAPER, 1978; MUSSER et al., 1983; LAWN et HUME, 1985; SZYRMER et JANICKA, 1987). La variabilité génétique pour la tolérance au froid en phase reproductive est disponible depuis les travaux de HOLMBERG, 1973. Son matériel est large-

ment utilisé comme géniteur au Canada, en Pologne et en Suisse (SEITZER et VOLDENG, 1978; SZYRMER et JANICKA, 1987; SCHORI et al., 1988).

1.2. Définition de la tolérance au froid utilisée dans le programme suisse d'amélioration variétale.

Le classement de différents génotypes selon leur niveau de tolérance au froid en phase reproductive varie selon l'auteur. Des définitions variables de la tolérance en sont la cause : tolérance au sens étroit, "avoidance" ou aptitude à la compensation. Le cultivar 'ISZ-7' est jugé sensible par Voldeng (comm. pers.) et HUME et JACKSON (1981b) car inapte à fructifier en conditions de stress de froid continu. Il est au contraire jugé tolérant par SCHMID et KELLER (1980) car apte à compenser les pertes de grains une fois remis en conditions plus chaudes. Voldeng (comm. pers.) et HUME et JACKSON (1981b) considèrent que la tolérance au froid de 'Maple- Arrow' est supérieure à celle de 'McCall' alors que SEDDIGH et al. (1988) ont un jugement inverse en considérant la compensation, notamment sur le poids de mille grains. Il est donc nécessaire de définir ce que nous entendons sous le terme "tolérance" dans ce travail. Notre définition, partiellement empirique, repose sur l'observation répétée en altitude d'un matériel présentant une forte variation de morphologie après un stress de froid. Les effets du froid sont visibles par la présence, sur la tige principale, de noeuds peu fructifères ou sans gousse (fig. 1.). Si les conditions climatiques suivant le stress sont favorables, la plante compense ou sur-compense ces zones peu fertiles en produisant davantage de gousses sur le sommet de la tige et sur les ramifications. L'utilité agronomique de cette compensation nous paraît douteuse car ces gousses de compensation, souvent surnuméraires, contiennent peu de grains (cf. 2.1.4.) et retardent la maturation de la culture.

Figure 1.
 Représentation modélisée de la répartition des grains sur la tige principale. Comparaison entre génotypes sensibles et génotypes tolérants en fonction de l'intensité du stress de froid.



Pour optimiser le rendement de sa culture, l'agriculteur choisit invariablement la variété la plus tardive pour sa région. Les gousses de compensation formées après une période froide ne disposent alors souvent pas des sommes de températures suffisantes à une fertilité normale. L'intérêt de cette compensation pour le généticien est également faible puisqu'elle dépend principalement de la durée de végétation restant disponible après le stress, donc davantage du groupe de précocité que de la tolérance. *Un génotype ayant subi un stress de froid sera donc qualifié de tolérant par rapport à un autre s'il présente moins de noeud peu fructifère ou sans gousse, ou si le trou de fertilité est relativement peu important. La répartition des grains sur la tige principale du génotype tolérant sera proche de la répartition "en cloche" caractéristique de l'espèce.*

1.3.Méthode de screening utilisée.

Afin de pouvoir obtenir chaque année des températures fraîches durant la floraison nous utilisons une pépinière d'altitude située sur la commune de Longirod (VD, latitude 46°30', altitude 850 m environ, tab. 2.). Les températures moyennes de juillet y sont inférieures d'environ 2°C à celles de notre pépinière de plaine (Nyon, latitude 46°24', altitude 436 m). Les températures de Longirod sont comparables à celles de Norrköping en Suède (HOLMBERG, 1973) et proches du minimum biologique (17°C) pour la floraison de cette espèce. L'effet du froid est variable selon le stade de développement touché, selon son intensité, sa durée (SCHMID et KELLER, 1980) et selon les fluctuations de températures subies (SCHLEPPI et al., 1989). Le profil d'une même variété, même tolérante, sera donc très variable d'une année à l'autre. Pour rendre le jugement de tolérance indépendant des conditions de l'année, nous utilisons le cultivar 'Maple Arrow' comme indicateur biologique.

Tableau 2.

Températures mensuelles moyennes et moyenne des minima et maxima journaliers. (Longirod/VD, 1985-1991)

mois	Température moyenne °C	Moyenne des minima °C	Moyenne des maxima °C
mai	10,5	6,1	15,8
juin	13,1	8,3	18,4
juillet	17,0	11,5	22,8
août	16,6	11,4	22,7
septembre	13,4	8,7	19,2
octobre	8,5	5,2	13,4

Lors des premières observations effectuées par UEHLINGER (com. pers.) en pépinière fraîche, 'Maple Arrow' était encore l'un des rares génotypes à pouvoir être qualifié de tolérant. Depuis, il a été maintenu comme témoin pour son importance commerciale en Europe et du fait qu'il a été largement utilisé dans d'autres travaux concernant la tolérance au froid. Le jugement de l'ensemble du matériel en sélection se fait par comparaison de la régularité relative des profils fructifères (fig. 1.). Cette évaluation visuelle, pour être fiable, doit toutefois être répétée dans le temps : seules les lignées recevant régulièrement une note favorable sont décrites comme étant tolérantes.

2. Essais visant à la planification des essais principaux.

Une réponse à plusieurs questions devait être apportée en vue de la planification des essais principaux. Certains de ces essais préliminaires ne sont scientifiquement pas parfaitement rigoureux mais permettent une meilleure compréhension de l'approche choisie pour les essais principaux. Ils sont donc présentés ici. Les indications concernant le choix des lieux, des géotypes et des méthodes sont détaillés dans les chapitres 1, 3 et 4.

2.1. Objectivité du jugement visuel de tolérance au froid et critères de sélection utilisables.

2.1.1. Introduction.

Le but de ces expérimentations était de juger de la fiabilité d'une notation visuelle de tolérance au froid (décrite aux Points 1.2. et 1.3.) à discriminer les géotypes sur des caractères objectifs et mesurables. Il était de voir, en fonction du jugement de tolérance donné, quel était le comportement agronomique des géotypes en condition de plaine et de dégager des critères visuels de sélection fiables.

2.1.2. Matériel et méthode.

134 lignées de type de croissance indéterminé et 39 lignées de type de croissance semi-déterminé ou déterminé, issues de notre programme, ont été semées à Longirod et à Changins en 1986 sans répétition. La notation visuelle de tolérance donnée à Longirod suivait l'échelle de 1 (très tolérant) à 9 (très sensible). Chaque lignée a été jugée par la moyenne de deux notes données successivement au stade maturité (Stade R8, FEHR et CAVINESS, 1977). La densité plante était de 42 plantes.m⁻² à Longirod, de 50 plantes.m⁻² à Changins. Sur la base de la note moyenne de chaque lignée, un groupe "tolérant" de 51 lignées (39 indéterminées et 12 déterminées ou semi-déterminées) a pu être

constitué (note inférieure ou égale à 4.5) et a été comparé à un groupe "sensible" de même effectif (note supérieure ou égale à 5.5). L'échantillonnage servant à la détermination des principaux facteurs du rendement était de 10 plantes par lignée. En 1988, une même étude, portant sur un choix restreint de 24 lignées de différents niveaux de tolérance a été planifié pour juger de l'effet du lieu. Pour ce faire, une densité de 50 plantes.m⁻² aux deux lieux a été choisie. A Changins en 1986 et 1988 aucune irrigation n'a été nécessaire. Les sommes de températures disponibles du semis à la maturation du cultivar 'Maple Arrow' étaient de 1461 resp. 1520 degrés jours (base 6°C), soit assez comparables à Changins 1990 (tab.17, p.35). Les températures moyennes de juillet à Longirod étaient ces deux années de 0,6 °C inférieures à la moyenne (tab. 2.).

2.1.3. Résultats.

A Longirod (tab. 3.), le rendement moyen par plante des lignées jugées tolérantes était significativement supérieur en raison d'un nombre de grains par gousse et par plante significativement plus élevé. Ces lignées se distinguaient par un nombre réduit de noeuds stériles. Le nombre de gousses des lignées sensibles n'était quant à lui pas inférieur à celui des lignées tolérantes. La compensation apparente du nombre de gousses des lignées jugées sensibles était pourtant fictive du fait d'un nombre de grains par gousse inférieur. Ces génotypes se distinguaient par une surproduction de gousses au sommet de la tige, beaucoup d'entre-elles contenant peu ou pas de grains. En plaine (tab. 4.), on constatait une inversion de rang importante : le groupe tolérant y avait un nombre de grains significativement plus faible que le groupe sensible. Leur rendement était donc comparable malgré un plus gros grain. Le tab. 5. indique que, sur l'ensemble des lignées, les conditions climatiques de Longirod en 1988 ont considérablement réduit le nombre de grains par plante et par gousse et augmenté le nombre de noeuds stériles. Le nombre total de gousses n'a quant à lui pas été influencé.

Tableau 3.

Comportement par plante des lignées en altitude selon le jugement de tolérance au froid et selon le type de croissance.

	Croissance indéterminée		Croissance Semi-déterminée ou déterminée	
	tolérant (N=39)	sensible (N=39)	tolérant (N=12)	sensible (N=12)
Masse grains (g)	6,1 *	5,3	6,5 *	5,5
Grains par plante	36,1 **	30,8	37,00 -	32,1
Gousses par plante	21,4 -	19,4	22,3 -	20,9
Grains par gousse	1,73 **	1,58	1,68 -	1,54
Noeuds sans gousse	2,7 *	3,3	2,6 -	2,80
Harvest Index apparent	41,0 **	36,5	41,1 -	37,5
Poids de mille grains	170 -	174	178 -	172
Tolérance au froid	3,7	7,4	3,3	6,0

*, ** significatif à $p \geq 0,05$ ou $p \geq 0,01$ selon test t.

Tableau 4.

Comportement par plante des lignées en plaine selon le jugement de tolérance au froid et selon le type de croissance.

	Croissance indéterminée		croissance semi-déterminée ou déterminée	
	tolérant N=39	sensible N=39	tolérant N=12	sensible N=12
Masse grains (g)	6,3 -	6,7	6,5 -	5,5
Grains par plante	36,8 **	43,9	32,6 -	38,7
Gousses par plante	17,0 **	20,1	15,8 -	18,7
Grains par gousse	2,18 -	2,16	2,08 -	2,06
Noeuds sans gousse	2,4 -	2,4	2,1 *	2,7
Harvest Index apparent	47,6 -	47,5	50,6 -	51,7
Poids de mille grains	175 **	156	199 **	169

*, ** significatif à $p \geq 0,05$ ou $p \geq 0,01$ selon test t.

Tableau 5.

Influence du lieu sur les principaux caractères par plante.

	Longirod N=24	Changins N=24
Masse grains (g)	5,9 **	7,9
Grains par plante	39 **	46
Gousses par plante	20 -	20
Grains par gousses	2,0 **	2,2
Noeuds sans gousses	1,8 **	0,3
Harvest index apparent	46 **	51
Poids de mille grains	163 *	176
Hauteur	51 **	70

Tableau 6.

Critères de sélection pour la tolérance au froid et fiabilité.

	Influence du stress d'altitude	Interaction géotypes stress	Réaction à d'autres facteurs d'influence	Fiabilité comme critère de sélection
Masse grain ou nbre de grains	assurée	assurée	précocité. géotype.	non
Nbre de gousses	faible à nulle	pas	nombreux	non
Hauteur, vigueur	assurée	non	densité géotype	non
Poids de mille grains	variable	inconnue	géotype	non
noeuds sans gousse	assurée	assurée	densité	oui
grains par gousse	assurée	assurée	faible hormis stress hydrique	oui

2.1.4. Discussion.

Le jugement visuel de tolérance au froid apparaît être objectif et apte à distinguer le groupe sensible du groupe tolérant sur des caractères mesurables (tab.3). Le nombre de gousse total n'est pas indicatif de la tolérance puisque ce caractère ne distinguait ni le groupe sensible du groupe tolérant en 1986 (tab. 3.), ni les lieux en 1988 (tab.5.). Sur un semis régulier, l'estimation visuelle du nombre de noeuds sans gousses est aisée, ainsi d'ailleurs que l'évaluation grossière du nombre de grains par gousse de la zone apicale de compensation. Ces deux critères apparaissent donc comme de bons critères de sélection pour la tolérance au froid (tab. 6).

Les plus faibles performances obtenues en plaine par les lignées tolérantes (tab.4) rendent nécessaire de vérifier si la présélection envisagée en altitude entraîne une dérive génétique vers du matériel moins performant en plaine (cf. 4.1.3 et 4.2.3).

2.2. Floraison et tolérance au froid.

2.2.1. Introduction.

La compensation sur d'autres noeuds que le noeud accidenté lui-même présente un faible intérêt agronomique et peu de variabilité génétique (cf. 1.2.). L'aptitude à reformer rapidement de nouvelles gousses **sur le noeud accidenté lui-même** ou une abscission réduite en cas de stress pourraient en revanche expliquer les profils fructifères plus réguliers des génotypes tolérants. Une détermination précise du stade floral sensible permettrait de plus de ne concentrer les observations d'abscission que sur certaines fleurs. Sur un racème (inflorescence en grappe), la compensation de l'abscission de fleurs proximales par mise à fruit des fleurs distales pourrait expliquer la plus régulière distribution des gousses sur la tige principale des génotypes tolérants.

2.2.2. Déroulement de la floraison et stade floral sensible.

Matériel et méthode.

La lignée sensible 'CH20951' a été cultivée en hiver 1988 en phytotron à température diurne/nocturne de 20°C/18°C pour une photopériode de 16h d'éclairage et 8h d'obscurité. L'humidité relative varia de 65 à 75 %. Une luminosité de 380 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ a été assurée par sources fluorescentes et incandescentes. Chaque plante a été cultivée en pots de 2,9 litres contenant un mélange terre + terreau. L'inoculation a été effectuée sur semence. La densité était de 11 pots (plantes) par m^2 . Ils ont été permutés régulièrement pour minimiser l'effet de position. Quatre plantes ont subi un stress de 10 heures à 10°C (dont 8 h en phase nocturne) au stade R1, 4 autres un stress de même durée à 4°C et 4 plantes constituaient le témoin non stressé. Le devenir des fleurs a été suivi selon leur position sur le noeud et sur le racème. Seuls les noeuds purement génératifs de la tige principale ont été considérés. Les fleurs des inflorescences latérales, plus tardives et de plus petite taille, ont été comptées mais non suivies individuellement.

Résultats.

La floraison acropète stricte ne débuta qu'au sixième noeud car la faible densité favorisa le développement de ramifications sur les noeuds inférieurs. Il n'y avait pas d'inflorescence latérale purement générative sur ces noeuds inférieurs, donc pas de floraison acropète et basipète comme constatée par VIDAL et ASTRUC (1986). Le nombre de fleurs par racème était régulièrement décroissant, des noeuds inférieurs aux noeuds supérieurs. Les fleurs latérales, d'apparition plus tardives, étaient plus nombreuses et de répartition plus irrégulière (tab. 7.).

Tableau 7.

Nombre de fleurs (écart-type) selon le noeud et selon l'inflorescence du génotype 'CH20951' (N=12)

	Noeuds 6 et 7	Noeuds 8 et 9	Noeuds 10 et 11	Noeuds 12 et 13	Moyenne
Nombre de fleurs racème central	4,5 (0,4)	4,0 (0,3)	2,9 (0,4)	2,4 (0,4)	3,4
Nombre de fleurs racèmes latéraux	5,3 (1,2)	3,8 (1,0)	3,9 (1,0)	4,2 (0,6)	4,3

L'abscission des fleurs, sur le racème central (tab. 8.), dépendait fortement de leur position (fig. 2.). Les deux fleurs proximales (position 1 et 2), premières à s'épanouir, restaient dominantes et ont eu un taux d'abscission de 27 % seulement, alors que l'abscission était quasi totale pour les fleurs en position 5 (94 %). Du fait de leur développement retardé, l'abscission des fleurs des racèmes latéraux a été beaucoup plus faible (18 %) pendant cette expérimentation (données non présentées).

Tableau 8.

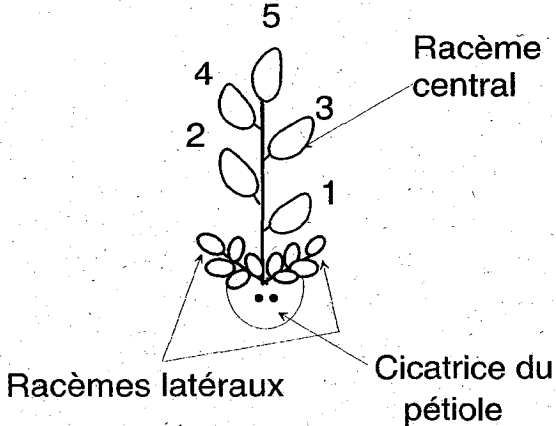
Abscission moyenne des fleurs du racème central des 9 premiers noeuds purement génératifs de la lignée 'CH20951' (N=12).

Position sur racème central 1)	1	2	3	4	5	1-5
fleurs présentes (a)	9,0	8,8	6,4	4	1,3	30
dont évoluant vers l'abscission (b)	2,3	2,5	2,8	2,3	1,3	11
% d'abscission (b/a)	26	28	43	56	94	37

1) voir fig. 2.

Figure 2.

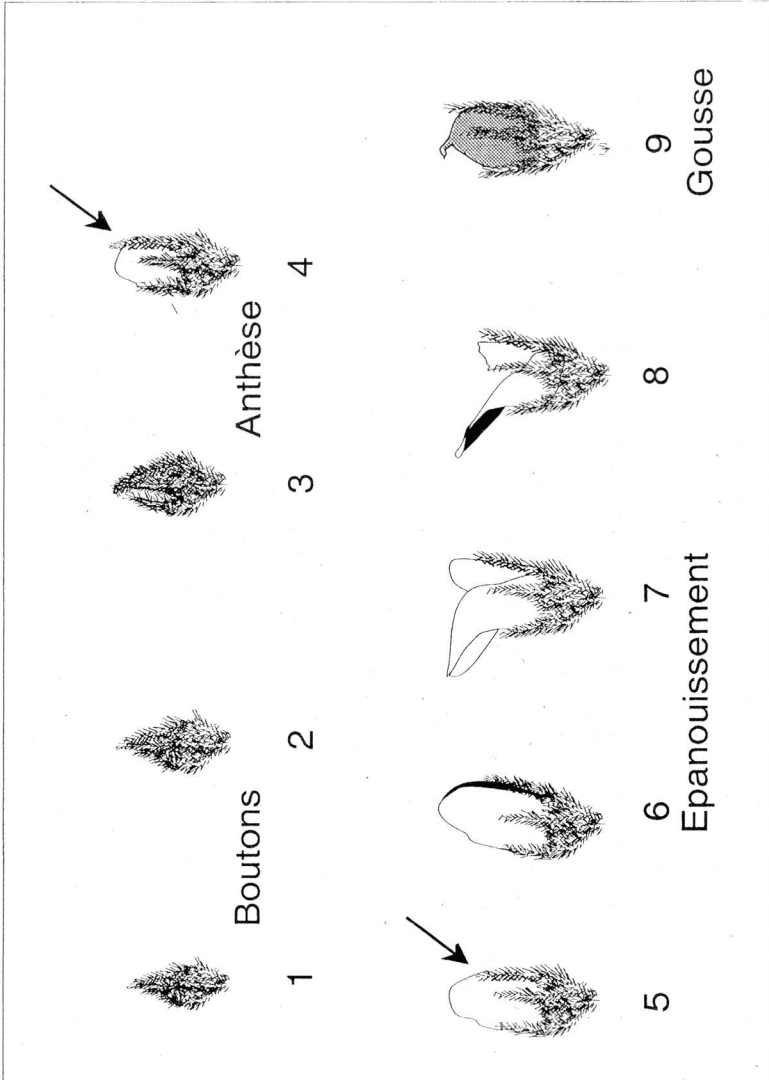
Représentation schématique d'un racème (inflorescence en grappe) de soja et séquence d'épanouissement des fleurs du racème central selon leur position.



Les gousses formées par ces fleurs avaient un tel retard que leur développement était considérablement inhibé par la concurrence exercée par le racème central. Un important avortement de ces gousses était donc probable mais n'a pas été suivi. L'aptitude de ces fleurs à compenser les "trous" de fertilité dus au stress devra être observée sur divers génotypes de différents niveaux de tolérance. Concernant la chronologie du développement floral il était intéressant de constater que chaque fleur individuelle nécessitait de 9 à 11 jours (120 à 147 degrés.jours en base 6 °C) pour passer du stade "Jeune bouton" (stade 1 sur fig. 3.) au stade 9 "Gousse visible". Elle nécessitait 5 à 6 jours (67 à 80 degrés.jours) pour atteindre le stade 9 à partir de la déhiscence des anthères (stade 3-4). La fig. 4. indique que les plantes stressées n'ont pas eu, en moyenne des noeuds observés, davantage d'abscission que les plantes témoins. Seule exception: sur les noeuds 10 et 11, le procédé stressé à 4°C se distinguait des autres par une importante abscission entre le dixième et le douzième jours après stress.

Figure 3.

Chronologie du développement d'un bouton floral. Pour les indications de durée entre les stades se référer au texte.



Discussion.

La position des fleurs sur le racème déterminait davantage leur évolution vers l'abscission ou la nouaison que leur stade de développement au moment du stress. SCHEPPI (1988) déduit de ses observations en plein champ que les noeuds les plus vulnérables au froid sont les deux premiers noeuds dont les feuilles ne sont pas déployées au moment du stress. Cette description correspond aux noeuds 10 et 11 de ce génotype lors de la mise en stress (fig. 4.). Sur ces deux noeuds, les boutons floraux étaient, pour les plus développés, au stade "jeune bouton", de notre échelle, soit à au moins 4-5 jours (53-67 degrés.jours) de l'anthèse. Ce stade floral semble donc particulièrement vulnérable. Ces résultats sont conformes à ceux de HUME et JACKSON (1981) qui considèrent le stade post-pollinisation (stade floral 3-4 et postérieurs) comme peu sensible.

Ces observations devront être confirmées sur plusieurs génotypes et sur des effectifs plus larges. Il faut noter que les fleurs stressées évoluant vers l'abscission ont eu une floraison normale jusqu'au stade 8 (pas de chute de boutons constatée). Cette observation permettra d'utiliser ce stade pour les études sur la germination in vivo. Le stress de 10°C durant 10 heures est insuffisant à ce genre d'expérimentation.

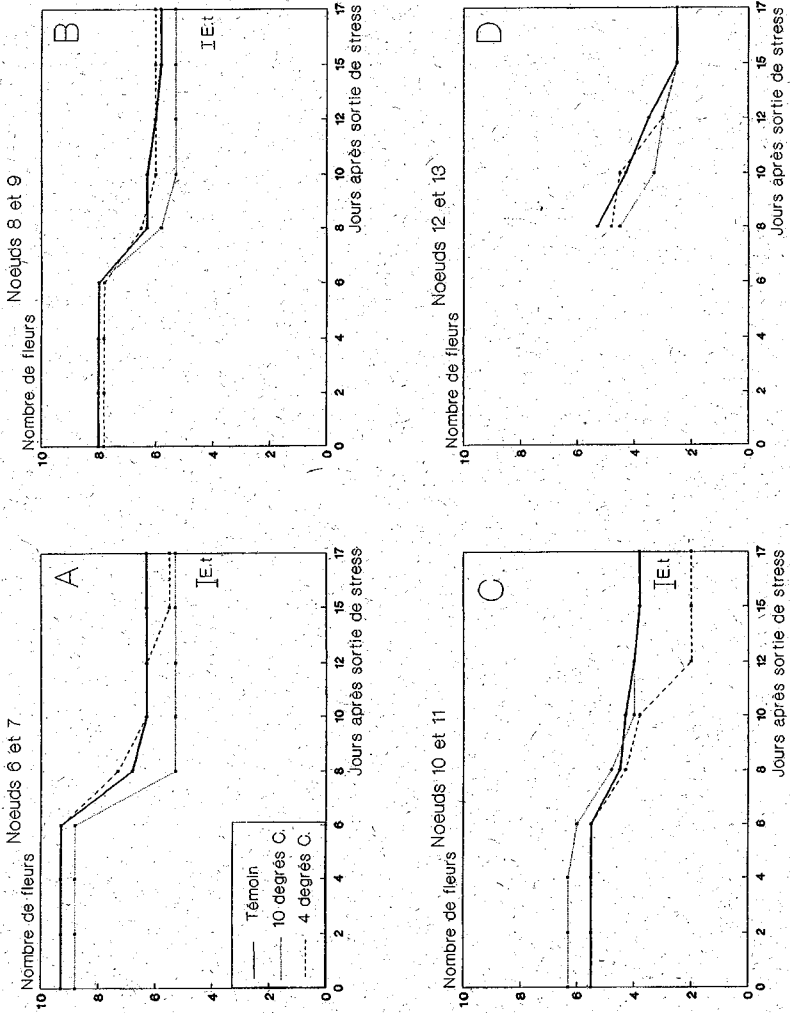
2.2.3 Floraison du racème central.

Matériel et méthode.

Deux génotypes jugés tolérants au froid ('Ceresia' 00 et 'Alvia' 000) et deux génotypes jugés sensibles ('Cervin' 00 et 'S1' 000) ont été choisis en 1989 pour cette expérimentation. Les conditions de culture et soins apportés ont été les mêmes que celles choisies dans l'essai 2.2.2. L'effectif était de 5 plantes par génotype. Le nombre de fleurs du racème central des noeuds 5 à 9 a été déterminé.

Figure 4.

Evolution selon le noeud du nombre de fleurs des racèmes centraux du génotype sensible 'CH20951' après retour en conditions favorables. Erreur type des moyennes (E.t)



Résultats.

Le nombre de fleurs des racèmes centraux était régulièrement décroissant des noeuds 5 à 9 sur 'Cervin' et 'Ceresia' (tab. 9.).

Tableau 9.

Nombre de fleurs par racème central selon le noeud.

N° du noeud	Précoces (00)		Très précoces (000)	
	CERVIN (sensible)	CERESIA (tolérant)	ALVIA (tolérant)	S1 (sensible)
5	6,8	7,0	4,2	4,8
6	6,2	6,6	3,8	4,4
7	6,0	6,0	3,8	4,6
8	5,2	5,8	3,4	4,0
9	5,4	5,4	3,8	3,8
5-9	5,9	6,2	3,8	4,3
Ecart-type	0,6	0,6	0,3	0,4

Ces deux génotypes plus tardifs avaient significativement ($p \leq 0,01$) plus de fleurs par racème que les génotypes précoces 'Alvia' et 'S1'. En revanche, le nombre de fleurs par racème était statistiquement égal entre paire sensible ('Cervin' et 'S1') et paire tolérante ('Ceresia' et 'Alvia').

Discussion.

Ces observations sont conformes à celle de GAI et al. (1984) qui observent que plus la tardiveté est grande plus le nombre de fleurs (et le taux d'abscission) est élevé. Les différences concernant le nombre de fleurs par racème central ne peuvent ici expliquer le comportement au froid très différent de ces génotypes. Le rôle compensatoire des racèmes latéraux doit être étudié (cf. 3.).

2.3.Effet de la provenance et du poids des mille grains de la semence sur la morphologie et la fertilité des sojas.

2.3.1.Introduction.

Pour juger de l'influence du site de sélection sur le type de matériel génétique obtenu (cf.4.), il était nécessaire de comprendre, pour un même génotype, l'influence de la qualité de la semence (dépendante de l'environnement de production et de son calibre) sur l'architecture de la plante. Les observations de SOLDATI (comm.pers) laissent en effet craindre un biais si les comparaisons génétiques se font sans "homogénéisation" de la semence par culture préalable en un même lieu. Pour juger de l'importance du biais entraîné par une comparaison directe, deux essais ont été mis en place à Changins en 1989 avec des génotypes homozygotés.

2.3.2.Matériel et méthode.

Pour l'essai "provenance", la semence de 16 génotypes a été récoltée en 1988 à Changins et à Longirod (tab. 10.).

Pour l'essai "poids des mille grains", la semence des 4 génotypes a été récoltée à Changins en 1988 puis triée visuellement en un lot de petit et un lot de gros calibre pour comparaison avec le lot d'origine (tab. 11.). Un semis manuel a été effectué le 9 mai 1989 sur ligne de 1 m, interligne de 50cm. La disposition était un split-plot à 3 répétitions, le génotype constituait la parcelle, la provenance (ou le calibre) la sous-parcelle. Une sur-densité au semis permit un éclaircissage à densité rigoureusement égale des essais (25 plantes.m²) dès le stade V 0.8. Les plantes prélevées lors des éclaircissements ont été séchées durant 48 h en étuve à 60° C pour détermination de la matière sèche. Le 27 juin, soit au stade début floraison, 10 plantes par ligne ont été prélevées pour séchage. La récolte de 10 plantes centrales s'échelonna selon le génotype du 25 août au 5 septembre.

Tableau 10.

Poids de mille grains selon la provenance de la semence et selon le génotype utilisé.

Génotype	Précocité	PMG Changins	PMG Longirod
CH20521	00	201	148
Maple-Arrow	00	167	173
Baron	000	176	183
Labrador	00	157	165
Maple-Ridge	000	155	124
Léman	000	180	168
Paradis	000	185	183
CH20766	00	157	165
CH20724	000	193	157
CH20735	000	142	137
CH20568	00	215	164
CH20492	00	187	194
CH20794	00	159	147
CH20728	000	152	152
CH20698	000	152	164
CH20743	000	171	158
Moyenne		172	161

Tableau 11.

Poids de mille grains des lots de semence originaux et des deux calibres utilisés.

Génotype	Précocité	PMG petit calibre	PMG lot original	PMG gros calibre
CH20951	00	113	153	220
CH21000	000	113	153	220
CH20829	000	107	147	207
CH20982	00	127	193	247
Moyenne		115	162	224

Les conditions de levée et de croissance ont été excellentes dans ces essais grâce à 4 apports de 25 mm d'eau de la levée au stade R6.

2.3.3. Résultats.

Effet de la provenance.

Les plantes issues de la semence Changins et de la semence Longirod ne se sont distinguées ni sur la hauteur, ni sur le nombre de noeud de la tige principale, ni sur la précocité à la floraison ou à la maturité (données non présentées).

Tableau 12.

Influence de deux provenances de semences sur quelques caractéristiques des plantes.

	Provenance Changins		Provenance Longirod	Interaction Provenance et génotype:F 1)
Taux d'émergence	90	*	76	4,2
Masse sèche stade V0.8 (mg/pl.)	246	**	220	2,9
Masse sèche stade R1 (g/pl.)	2,66	-	2,27	1,5
Masse sèche stade R8 (g/pl.)	25,3	**	23,9	2,2
Masse grains (g/pl.)	13,0	*	12,2	1,6
nombre de grains	74	*	71	2,2
Gousses tige principale	20,4	-	19,6	2,1
Gousses ramifications	11,9	-	12,1	2,3
nombre de ramifications	2,3	-	2,2	2,2
Grains par gousses	2,30	-	2,26	1,1
Poids de mille grains (récolte)	176	**	173	0,7

1) F (95 %) = 1,84

Le tab. 12. indique que la provenance Changins a donné un taux d'émergence significativement supérieur à la provenance Longirod et des plantules significativement plus vigoureux (vigueur mesurée par la matière sèche des plantules). Les différences de vigueur des plantes étaient hautement significatives à maturité. Elles ne s'expliquaient que partiellement par le seul poids de mille grains ou par le seul taux d'émergence mais beaucoup mieux si l'on considérait ces deux facteurs combinés (tab. 13.).

Tableau 13.

Coefficients de corrélation simple et multiple entre le taux d'émergence, le poids de mille grain de la semence et la vigueur des plantes.

	Emergence (%)	PMG	Emergence et PMG
Masse sèche à V0,8	0,39**	0,45**	0,60**
Masse sèche à R1	0,44**	0,30*	0,53**
Masse sèche à R8	0,19ns	0,35*	0,39**

Les plantes issues de semence Changins ont eu un rendement grain faiblement mais significativement supérieur à la provenance Longirod. Cette supériorité s'expliquait par un nombre de grains et un poids de mille grains significativement plus élevé (tab. 12). Les valeurs F concernant l'interaction entre les provenances et les génotypes indiquaient que le classement respectif des génotypes variait selon la provenance de la semence, notamment pour le nombre de grains et de gousses par plante.

Effet du calibre de la semence.

Les plantes issues de gros grains ont donné des plantules plus lourdes, avantage qu'elles ont maintenu jusqu'à la floraison. (tab. 14.). Les différences de poids des plantules s'expliquaient bien entendu par le poids des cotylédons (dont la masse

dépend du calibre du grain) mais également par le poids des autres organes : les feuilles unifoliées étaient d'autant plus lourdes ($r=0,78^{**}$) que le poids de mille grains était élevé. Le nombre de gousses portées par les ramifications était significativement supérieur chez les plantes issues de gros grains mais le rendement grain n'a pas été influencé significativement par le calibre de la semence.

Tableau 14.

Influence du calibre de la semence sur quelques caractéristiques des plantes.

	petit calibre	calibre original	gros calibre	Interaction calibre et génotype: F ₁)
Taux d'émergence	88 a	90 a	92 a	0,57
Masse sèche au stade V0.8 (mg/pl.)	179 C	229 B	288 A	1,85
Masse sèche feuilles unifoliées (mg/pl.)	91 c	107 b	131 a	3,22
Masse sèche au stade R1 (g/pl.)	2,04 c	2,51 b	3,1 a	0,27
Masse sèche à R8 (g/pl.)	22,1 a	24,4 a	28,1 a	2,47
Masse grains (g/pl.)	11,1 a	12,3 a	14,5 a	3,37
nombre de grains	67 a	72 a	84 a	1,89
nombre de gousses (tige principale)	19,9 a	20,2 a	20,1 a	2,69
nbre de gousses (Ramifications.)	11,3 b	13,4 b	19,2 a	2,37
nombre de ramifications	2,2 C	2,9 B	3,6 A	2,99
Nombre de grains par gousses	2,13 a	2,14 a	2,14 a	4,08
Poids de mille grains (récolté)	169 a	172 a	175 a	0,96

1) F (95 %) = 2,66

Les chiffres d'une même ligne suivis de lettres différentes sont significativement différents au seuil 0,05 (minuscules) ou 0,01 (majuscules)

2.3.4. Discussion.

Dans une étude récente, JOHNES et GAMBLE (1992) constatent comme nous sur soja qu'à densité égale les plantules issues de semences peu vigoureuses (mesure de la vigueur par test de conductivité), sont plus légères. Elles présentent une plus faible nodulation jusqu'au stade R3.

Le rendement, mesuré par le poids des gousses, est diminué et les plantes moins ramifiées. FONTE et OHLROGGE (1972) constatent dans le même sens que nous un diamètre au collet significativement supérieur chez les plantes issues de gros grains. Concernant la tolérance au froid lors de la germination, ORR *et al.* (1983) constatent que les graines d'un cultivar donné qui se sont développées à des températures basses montrent une meilleure tolérance au froid durant leur imbibition (germination) que celles formées en condition plus chaude. Contrairement aux observations faites par BURRIS *et al.* (1973) sur soja, le rendement en grain n'a pas été influencé dans cet essai. Le plus grand nombre de ramifications explique la meilleure fertilité gousse des plantes issues du gros calibre (tab. 14.). Avec FEHR et PROBST (1971), nous concluons de cette série d'essais qu'une comparaison génétique portant sur des caractères tels que la précocité ou la hauteur peut être faite sans biais notable à partir de semence de différentes provenances. Une provenance de semence différente exclu en revanche toute possibilité de comparaison sur les facteurs de fertilité par plante (nombre de grains, de gousses). Pour ces études, une homogénéisation de la semence, par culture préalable en un même lieu est requise. La semence en provenance de Longirod est trop différente de celle de Changins et nous fait renoncer à toute comparaison en 1989 (cf. 4.1.2). Les observations similaires faites sur l'essai poids de mille grains soulignent le rôle important joué par le calibre de la semence et nous incitent à utiliser des échantillons de semence dont le calibre est représentatif du génotype (donc sans choix d'un calibre particulier).

3. Tolérance au froid et type de floraison.

3.1. Introduction.

Vu le faible intérêt présenté par la compensation sur le sommet de la plante et sur les ramifications, il nous est apparu intéressant de "zoomer" nos observations sur le noeud individuel, particulièrement sur les inflorescences latérales (cf. 2.2.3 pour racème central) plutôt que sur l'ensemble de la plante. En effet, sur l'ensemble de la plante, le nombre total de fleurs dépend notamment du nombre de noeuds présents (tige principale et ramifications). Le nombre de noeuds par plante varie quant à lui entre types de croissance (déterminé, semi-déterminé, ou indéterminé, VIDAL et ASTRUC, 1986) et entre groupes de précocité, les génotypes tardifs ayant en général plus de ramifications et plus de noeuds sur la tige principale que les génotypes précoces. Dans le but d'une sélection pour la tolérance au froid, le simple relevé du nombre total de fleurs par plante serait donc sans valeur et ne pourrait expliquer comment certains génotypes parviennent à maintenir un profil fructifère régulier en cas de stress. En revanche, l'observation du nombre de fleurs **par noeud** et de la durée de floraison de chaque noeud individuel nous paraît plus intéressante. Nous avons posé comme hypothèse que l'absence ou la relative rareté de noeuds sans gousses sur génotypes tolérants pourrait s'expliquer par la compensation rapide sur le noeud accidenté lui-même.

Floraison.

La floraison sur un noeud a été décrite par SWEN (1933), cité par GAI et al. (1984), VIDAL et HANNAFIAH (1985) et HANNAFIAH (1991). Chaque noeud porte trois bourgeons (ou un bourgeon triple) : le bourgeon central se développe en une ramification sur les noeuds de la base et en un racème central sur les autres noeuds (fig. 2). Les deux autres bourgeons, de déve-

loppement différé, donnent naissance à des sous-ramifications ou à des racèmes latéraux selon la position du noeud. Sur un racème, la floraison est acropète et la probabilité d'abscission plus élevée pour les fleurs distales que pour les proximales (HUFF et DYBING, 1980; BRUN et BETTS, 1984; SPOLLEN et al., 1986a; 1986b ; WIEBOLD, 1990 et cf.2.2.2). Le taux d'abscission sur un racème diffère selon le génotype (SHARMA et al., 1990) et est en général plus élevé sur les racèmes latéraux du fait de la concurrence exercée par les gousses du racème central. VIDAL et ASTRUC (1986) constatent que les boutons des racèmes latéraux restent dans leur premier stade de développement durant quatre à six semaines avant de tomber. Ces organes floraux de réserve ne se développent que lorsque d'autres organes plus développés sont perdus.

Du fait de la difficulté de mettre au point un stress de durée et d'intensité suffisantes à détruire le racème central (cf.2.2.2), cette expérimentation vise à imiter les effets du froid par suppression manuelle de la floraison centrale. Cette étude répond à la préoccupation du sélectionneur de rechercher des critères morphologiques ou physiologiques liés à la tolérance.

3.2. Matériel et méthode.

3.2.1. Géotypes.

Dix géotypes (tab. 15.) de type de croissance indéterminé, régulièrement jugés tolérants ou sensibles dans notre pépinière d'altitude de Longirod ont été choisis pour leur précocité et rendement comparable en condition favorable.

3.2.2. Environnements.

Les essais ont été conduits à Changins en 1990 et 1991 et à Longirod en 1991. Les principales caractéristiques des trois environnements sont données aux tab. 16. et tab. 17.

Tableau 15.
Description des géotypes.

Géotypes	précocité et tolérance au froid		Pedigree	Obtenteur
	1)	2)		
CH20613	000	T	Arbono // Fiskeby V* / Harosoy 63	RAC Changins
Alvia	000	T	Fiskeby III* / McCall // Fiskeby III* / Evans	RAC changins
Ceresia	00	T	Fiskeby V* / Harosoy 107-2041-2	RAC Changins
Labrador	00	T	McCall / Maple Arrow*	King Agro
Maple Arrow	00	T	Harosoy 63 / 840-7-3*	Agriculture Canada
CH20951	00	S	OX 611 // Maple Presto* / Evans	RAC Changins
Baron	000	S	Harosoy 63 / Fiskeby V*	W.G Thomson
Cervin	00	S	Fisk. V*/Haros.11-41//Fisk. V*/Harosoy 40-10	RAC Changins
McCall	00	S	M443 (=Acme/Chippewa) / Hark	Minnesota A.E.S
S1	000	S	M62-173 / 827-4* // Evans / CM145	Agriculture Canada

- 1) Selon système américain de classification: 00 précoce, 000 très précoce.
- 2) T = tolérant au froid, S = sensible au froid, selon jugement en pépinière d'altitude.
- 3) Les géotypes marqués d'une * sont des lignées de Holmberg ou dérivent de lignées de Holmberg.

Le tab. 17. indique que le lieu Changins 1990 a été abondamment irrigué dès le stade R1 (FEHR et CAVINESS, 1977) pour y favoriser une compensation importante. L'environnement Changins 1991 était plus chaud (environ +3 °C sur les moyennes mensuelles) et moins arrosé que Longirod (irrigation incluse). A Longirod, la fréquence des températures basses durant la floraison était élevée.

Tableau 16.

Principales caractéristiques des lieux d'expérimentation, et précédents culturaux.

	CHANGINS		LONGIROD
Altitude	436 m		844 m
Longitude	06° 14' E		06° 16' E
Latitude	46° 24' N		46° 30' N
	1990	1991	1991
Précédent	Soja	Blé d'automne	Pommes de terres
Texture	Silt sableux	Silt sableux	Silt sableux
Matière organique %	4,2	2,8	5,8
pH (H ₂ O)	7,2	7,6	6,3

Tableau 17.

Conditions climatiques des trois environnements.

Mois	Changins 1990			Changins 1991			Longirod 1991	
	Temp. moy. °C	Pluie (mm)	irrig. (mm)	Temp. moy. °C	Pluie (mm)	irrig. (mm)	Temp. moy. °C	Pluie (mm)
05	15,9	57		11,6	28	30	8,2	38
06	16,2	180	30	16,0	118		13,0	172
07	20,1	74	30	20,8	60	30	17,9	86
08	20,2	26	60	21,1	6		17,9	16
09	15,4	82		17,5	134		14,2	186
Σ temp. 1)		1518		1505			1243	
Jours végétation. 1)		135		128			127	
mm d'eau reçus.		539		406			499	
Jours froids. 2)		7		2			18	

1) Base 6°C, du semis à la maturation du cultivar 'Maple Arrow'.

2) Jours froids: nombre de jours de floraison durant lesquels la température est descendue en dessous de 12 °C.

3.2.3. Conditions de culture.

La semence des essais 1990 et 1991 a été produite à Changins en 1989 et 1990 respectivement pour éviter les éventuels effets d'une provenance différente de la semence (cf. 2.3.).

Bradyrhizobium japonicum, souche G49 (INRA), a été inoculé en visant un apport de 10^6 bactéries par graine. Pour chaque lieu la fumure P_2O_5 , K_2O et Mg a été apportée de manière à satisfaire les besoins des cultures (normes basées sur un rendement de 25 q/ha). Les semis de Longirod ont été protégés des attaques de mouches des semis par application de 8 kg de Curaterr (5 pour-cent Carbofuran) par ha. Les dates de semis à Changins étaient le 11 mai 1990 et le 6 mai 1991, à Longirod le 21 mai 1991. En 1990 l'essai a été installé par transplantation au stade cotylédon (VC) de semences pré-germées. En 1991 un semis mécanique à sur-densité a été éclairci à même densité au stade feuille unifoliée (V1). Le nombre de plantes par m^2 était de 40 en 1990 et de 50 en 1991. Cette faible densité en 1990 a été choisie pour favoriser en un lieu les mécanismes de compensation. Une application de 2 kg/ha de l'herbicide de pré-lévee Trapan (20 pour-cent de pendiméthaline, 20 pour-cent de linuron) et plusieurs sarclages ont assuré la lutte contre les adventices.

3.2.4. Traitements et relevés.

Les essais ont été disposés en blocs randomisés à trois répétitions par génotype (parcelles de 150X150cm, composées de 3 rangs). Dans chaque parcelle, deux plantes situées au centre d'une portion homogène de rang ont été marquées pour constituer le témoin et deux plantes pour constituer le procédé mutilé. Lorsque toutes les plantes avaient atteint le stade R1, les deux noeuds en dessous de celui dont la feuille était non déployée ont été marqués d'une étiquette à fil (noeuds 5 et 6 en général). Tous les boutons floraux présents sur ces noeuds à ce jour ont été comptés et supprimés sur les plantes

constituant le procédé mutilé, comptés mais laissés en place sur les témoins. Ce choix de noeuds a permis d'assurer un même stade de développement des boutons floraux et a permis d'éviter les noeuds à bourgeons végétatifs. Sur tous les génotypes sauf 'CH20951', les boutons supprimés appartenaient au racème central uniquement. 'CH20951' avait déjà formé plusieurs boutons sur les inflorescences latérales et ceux ci ont donc été supprimés. Du fait du déroulement inusuel, quasi-synchrone de la floraison de 'CH20951' nous parlerons de floraison primaire et de floraison secondaire au lieu de floraison centrale et latérale chaque fois que ce génotype sera évoqué. La majorité des boutons a été supprimée au stade pré-anthèse (stade estimé particulièrement sensible au froid, cf.2.2.2) ou, au plus tard, à plein épanouissement (fig. 3). Les boutons floraux nouvellement formés après cette date ont été régulièrement comptés dès qu'ils étaient discernables. Leur petite taille, ainsi que leur position serrée ne permettait un dénombrement précis que 16 (1990) à 19 jours (1991) après suppression des fleurs (mutilation). Ce dernier comptage, effectué avant que les premières apparues ne commencent à tomber, a été utilisé pour les comparaisons. Le nombre de gousses et de grains formés sur l'ensemble des noeuds de la tige principale, ainsi que la masse sèche des grains ont été déterminés aux trois environnements. De plus, en 1991, les gousses présentes 25 jours après mutilation ont été comptées et la masse sèche déterminée. Les températures moyennes journalières ont été cumulées en utilisant le seuil de 6°C du semis à la maturité de 'Maple Arrow' (tab. 17.).

3.2.5. Analyses statistiques.

Une analyse de variance pour blocs randomisés ou pour dispositif split-plot a été utilisée pour le traitement statistique des résultats. La parcelle principale était constituée du génotype et était divisée en deux sous-parcelles constituant les traitements. Les coefficients de corrélation r

ont été calculés sur les valeurs moyennes. Ils sont suivis d'une ou de deux astérisques selon qu'ils sont significatifs aux bornes 0.05 ou 0.01. L'erreur-type des moyennes (E.t) est indiquée dans les figures et tableaux.

Les héritabilités au sens large ont été estimées par :

$$H = \sigma_g^2 / \sigma_p^2$$

ou la variance génétique $\sigma_g^2 = \sigma_p^2 - \sigma_e^2$ a été estimée par la variance phénotypique totale σ_p^2 diminuée de la variance environnementale moyenne σ_e^2 des différents cultivars.

3.3.Résultats.

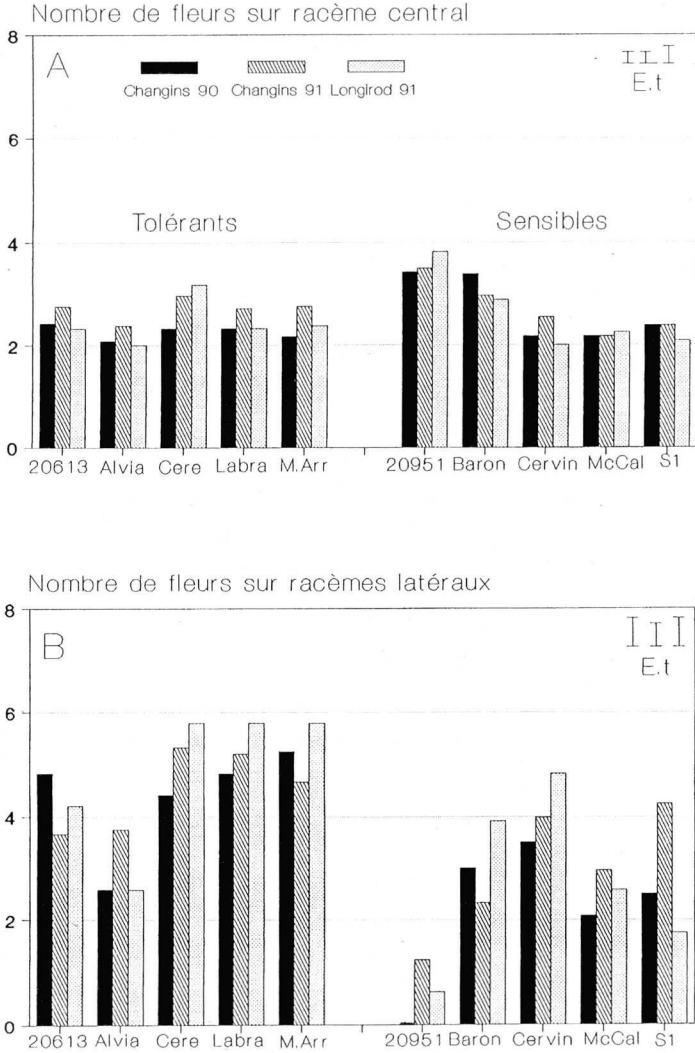
3.3.1.Nombre de fleurs des noeuds marqués.

Le nombre de fleurs secondaires produites sur les noeuds marqués n'a pas été influencé par la suppression de la totalité des fleurs présentes au stade R1, si bien que la fig. 5. présente la valeur moyenne des deux traitements.

Les interactions des génotypes avec l'environnement étaient significatives tant pour le nombre de fleurs primaires que pour le nombre de fleurs secondaires. Sauf en ce qui concerne le nombre de fleurs latérales de 'S1', le classement des génotypes dans les trois environnements était suffisamment stable pour permettre une comparaison des génotypes sur leur valeur moyenne. L'importante floraison primaire de 'CH20951' incluait quelques fleurs appartenant aux racèmes latéraux du fait de la floraison quasi-synchrone des racèmes centraux et latéraux de ce cultivar. 'Baron' (000) et 'Ceresia' (00) avaient un nombre élevé de fleurs sur le racème central, 'Alvia' (000) et 'McCall' (00) un faible nombre, si bien qu'aucune relation entre précocité et nombre de fleurs par racème n'existait. Quatre génotypes tolérants avaient de manière significative un nombre plus élevé de fleurs secondaires que quatre génotypes sensibles.

Figure 5 (A-B).

Nombre de fleurs en trois environnements des racèmes centraux (A.) et des racèmes latéraux (B.) selon le niveau de tolérance au froid de dix génotypes. Erreur type (E.t.) des moyennes. Pour 'CH20951' se référer au texte.



Deux d'entre ces géotypes tolérants avaient deux fois plus de fleurs latérales que de fleurs centrales. Ces fleurs latérales, plus nombreuses, déterminaient très étroitement ($r = 0.95^{**}$) le nombre total de fleurs par noeud. En moyenne des géotypes, le rapport entre le nombre de fleurs latérales et le nombre de fleurs centrales était plus élevé à Longirod en 1991 (1,5) qu'à Changins en 1990 (1,3) ou 1991 (1,4). L'héritabilité au sens large était semblable pour le nombre de fleurs primaires ($H=0.65$) et pour le nombre de fleurs secondaires ($H=0.69$).

3.3.2. Fructification des noeuds marqués.

Le nombre de gousses par noeud était plus influencé par les effets environnementaux que le nombre de fleurs et les héritabilités étaient très basses ($H = 0.06$ sur témoins et $H = 0.13$ sur procédé mutilé). Les interactions significatives entre géotypes, environnements et traitements contraignent à présenter la fructification par lieu et par traitement (tab. 18.). Sur noeuds témoins, ni le nombre de fleurs par noeud, ni le niveau de tolérance ne déterminaient le nombre de gousses présentes. Sur ces noeuds, l'abscission naturelle d'organes reproducteurs était en effet, sur la valeur moyenne de chaque géotype, d'autant plus importante que le nombre de fleurs secondaires était élevé ($r=0,84^{**}$). Les géotypes tolérants 'CH20613', 'Maple Arrow', 'Ceresia' et 'Labrador', à floraison latérale abondante, avaient donc des taux d'abscission de 67 à 71 pour-cent. Ce taux n'était que de 29 à 54 pour-cent sur les géotypes sensibles à faible floraison 'McCall', 'S1' et 'CH20951'. Aux trois environnements, la suppression de la totalité des fleurs présentes au stade R1 diminuait de manière significative l'abondance de la fructification des noeuds concernés.

Tableau 18.

Nombre de gousses présentes à maturité sur les noeuds marqués.

Genotypes	Tolérance au froid	Changins 1990		Changins 1991		Longirod 1991	
		Témoin	Mutilé 1)	Témoin	Mutilé 1)	Témoin	Mutilé 1)
CH20613	T	2,2	1,9	2,2	1,6	1,5	1,0
Alvia	T	1,6	0,7	1,6	0,5	1,8	0,1
Ceresia	T	3,3	2,6	1,8	1,3	2,5	0,7
Labrador	T	2,7	1,9	2,3	1,1	2,6	0,8
Maple Arrow	T	2,9	2,5	2,3	0,7	2,2	1,3
Moyenne	T	2,5	1,9	2,0	1,0	2,1	0,8
CH20951	S	3,5	0,4	2,8	1,0	2,9	0,3
Baron	S	2,2	1,4	2,2	1,3	2,5	0,4
Cervin	S	3,0	1,3	2,8	1,0	1,7	0,6
McCall	S	2,0	1,6	2,3	1,3	2,5	0,9
S1	S	2,9	1,1	3,1	2,2	2,0	0,4
Moyenne	S	2,7	1,2	2,6	1,4	2,3	0,5
Erreur type		0,3	0,3	0,2	0,3	0,2	0,3

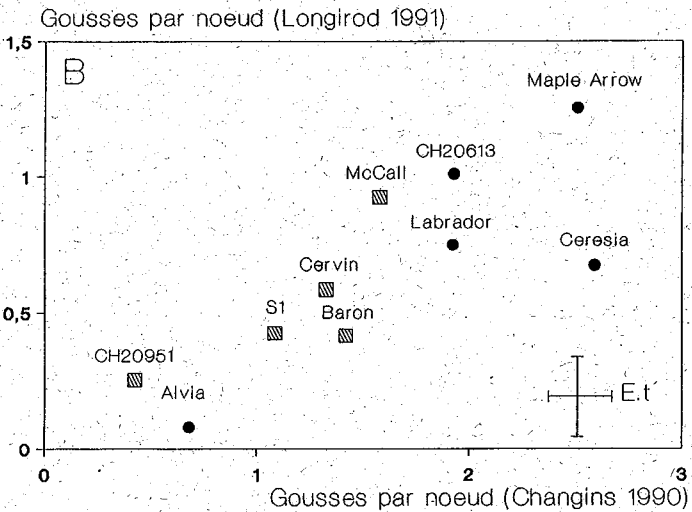
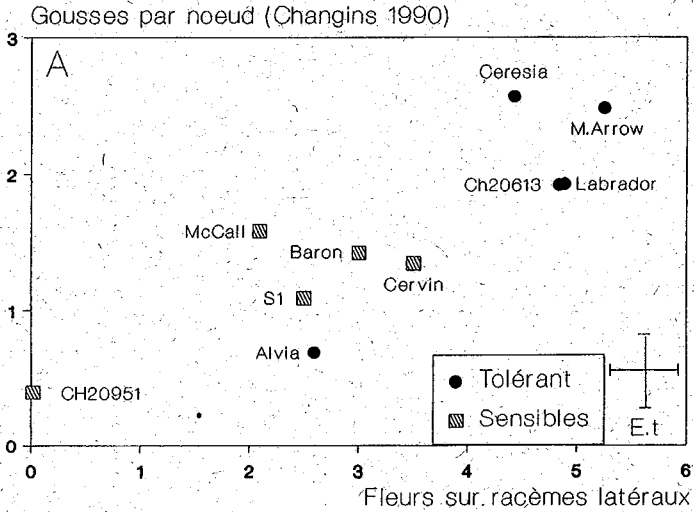
1) Suppression de toutes les fleurs présentes au stade R1 sur ces noeuds.

L'aptitude à compenser cette abscission artificielle était variable selon l'environnement : à Changins les deux années, et en moyenne des génotypes, les noeuds mutilés parvenaient à produire plus de 50 % des gousses présentes sur les noeuds témoins correspondants, alors qu'à Longirod cette compensation n'atteignait pas un tiers. En conditions hydriques comparativement favorables, et à faible densité (Changins en 1990), l'interaction du génotype avec le traitement était significative et permettait une distinction nette entre génotypes tolérants et génotypes sensibles : quatre des cinq génotypes tolérants y ont eu une fructification importante, alors que celle de tous les génotypes sensibles était faible.

Figure 6 (A-B).

A. Régression entre le nombre de fleurs latérales et la compensation en gousses par noeud constatée à Changins en 1990. (Procédé mutilé.)

B. Régression entre les fructifications compensatoires en gousses par noeuds observées en deux lieux.



L'importante compensation des géotypes tolérants s'expliquait ($r = 0,85^{**}$) par leur abondante floraison latérale (fig. 6A.). Bien qu'aucune fleur néoformée n'ait été repérée sur 'CH20951' au dernier comptage, cette figure indique que ce géotype parvenait malgré tout à une faible compensation. La présence de ces gousses s'explique plus facilement par l'apparition de quelques boutons à une date postérieure au relevé que par une imprécision dans le dénombrement. La fructification compensatoire à Longirod, bien que de plus faible ampleur, était bien corrélée à celle observée dans les conditions plus favorables de Changins en 1990 ($r = 0,81^{**}$) (fig. 6B.). A Longirod également, 'Maple-Arrow' (T) et 'CH20613' (T) parvenaient à une excellente compensation en produisant plus de la moitié des gousses présentes sur les noeuds témoins. Si une meilleure compensation initiale des géotypes tolérants était également visible (tab. 19.) dans le troisième environnement (Changins 1991), elle ne s'est pas maintenue jusqu'à maturité : les conditions hydriques peu favorables de ce lieu ont provoqué un important avortement des jeunes gousses de compensation. Cette fertilité potentielle était également étroitement dépendante ($r=0,89^{**}$) du nombre de fleurs latérales. A Longirod, le nombre de jeunes gousses était encore très bas 25 jours après mutilation, 'Cervin' n'ayant encore formé aucune gousse alors que 'Maple Arrow' présentait déjà 1.75 gousses.

3.3.3. Effet de la mutilation sur l'ensemble de la plante.

Si l'on ne se concentrait plus sur les seuls noeuds marqués mais que l'on observait le comportement de la plante entière, tous les facteurs du rendement réagissaient à la mutilation indépendamment du géotype. La mutilation ne provoqua d'ailleurs une diminution du nombre total de gousses par plante qu'à Longirod (tab. 20.).

La compensation de la fertilité réduite des noeuds mutilés a été assurée à Changins par une meilleure mise à fruits des noeuds supérieurs et des ramifications.

Tableau 19.

Nombre de gousses d'au moins un cm présentes 25 jours après mutilation, et valeur relative par rapport aux témoins.

		Changins 1991		Longirod 1991	
		Relatif (%)		Relatif (%)	
CH20613	T	2,4	88	1,1	54
Alvia	T	2,3	72	0,5	24
Ceresia	T	3,1	84	1,1	29
Labrador	T	3,1	95	1,3	44
Maple Arrow	T	2,6	69	1,8	62
Moyenne	T	2,7	82	1,2	43
CH20951	S	1,3	38	0,3	8
Baron	S	2,1	86	1,1	36
Cervin	S	1,8	65	0,0	0
McCall	S	1,7	56	1,1	54
S1	S	2,7	70	0,5	21
Moyenne	S	1,9	63	0,6	24
Erreur type		0,3		0,3	

Tableau 20.

Influence par plante de la suppression sur deux noeuds de toutes les fleurs présentes en R1.

	Changins 1990		Changins 1991		Longirod 1991	
	Témoin	Mutilé	Témoin	Mutilé	Témoin	Mutilé
Gousses	35,3	36,1	36,6	37,2	38,7*	34,4
Gousses noeuds supérieurs 1)	15,1	16,4	12,3*	13,6	14,2	14,6
Gousses ramifications	12,0	13,4	16,3	17,2	15,7	14,6
Grains par gousse	2,19	2,15	2,10	2,08	2,27	2,28
Masse grain (g)	15,3	14,5	14,1	13,9	15,4	13,8
Poids de mille grains (g)	196	188	184	180	180	177
Noeuds (tige principale)	12,5	13,00	12,5	13,1	12,8	12,5

1) Noeuds de la tige principale situés en dessus de la zone mutilée.

Les moyennes du procédé "mutilé" indiquées par * sont significativement différentes du témoin à $P \leq 0.05$.

Le nombre de grains par gousses et le poids de mille grains n'étaient pas influencés par le traitement. En moyenne, et quel que soit le lieu, la mutilation est restée sans influence significative sur le rendement par plante (tab. 21.).

Tableau 21.

Rendement en grain (g) par plante dans les trois environnements selon le procédé.

Géotypes		Changins 1990		Changins 1991		Longirod 1991	
		Témoin	Mutilé	Témoin	Mutilé	Témoin	Mutilé
CH20613	T	11,3	12,8	14,1	11,6	14,9	12,7
Alvia	T	8,3	8,5	11,7	10,4	9,5	7,9
Ceresia	T	19,7	14,3	13,5	15,6	17,0	15,7
Labrador	T	15,0	16,3	13,6	11,9	12,1	12,9
Maple Arrow	T	18,7	18,2	13,7	13,0	19,2	17,1
Moyenne	T	14,6	14,0	13,3	12,5	14,5	13,3
CH20951	S	12,2	12,7	12,3	12,6	20,3	17,6
Baron	S	8,8	7,5	13,8	13,4	13,4	11,6
Cérvin	S	22,5	22,7	20,4	17,9	16,4	16,4
McCall	S	15,8	14,2	13,1	15,5	19,1	16,1
S1	S	20,2	17,8	14,7	18,4	12,5	9,7
Moyenne	S	15,9	15,0	14,9	15,6	16,3	14,3
Erreur type		2,1	1,3	1,5	1,9	3,4	2,1

Aucune relation entre rendement ou rendement relatif au témoin et niveau de tolérance n'est donc apparue. Pourtant, les géotypes sensibles 'Baron', 'CH20951' et 'S1' ont eu une faible stabilité inter-environnement du rendement (coefficient de variation CV de 24 à 25 %) comparativement aux autres géotypes (CV de 11 à 16 %)

3.4. Discussion.

Ces résultats confirment l'aptitude du soja à compenser, sur **l'ensemble de la plante**, une perte accidentelle de fertilité de certains noeuds. Cette compensation était indépendante du niveau de tolérance. Même après une mutilation beaucoup plus sévère, HICKS et PENDLETON (1969) ont observé une complète

compensation du nombre de gousses et McALISTER et KROBER (1958) de la masse grain produite. La dépendance de cette fructification compensatoire des conditions post-stress, déjà indiquée par HUME et JACKSON (1981b), est confirmée ici au niveau de la plante entière mais également au niveau du noeud. SCHLEPPI (1988) suggère que la tolérance du cultivar 'Maple Arrow' repose sur une meilleure utilisation des courtes périodes chaudes suivant le stress pour produire de nouvelles gousses. Le nombre élevé de gousses produites peu après mutilation par ce cultivar confirme cette hypothèse et l'explique par le caractère fortement florifère des inflorescences latérales de ce cultivar. Sur les **noeuds individuels** observés, tous les génotypes tolérants, sauf 'Alvia' présentaient une importante floraison latérale leur permettant de maintenir une certaine régularité de leur profil fructifère malgré la mutilation. Du fait de l'ascendance commune des génotypes utilisés, il est envisageable que le caractère fortement florifère des inflorescences axillaires provient des lignées déterminées, tolérantes au froid de Holmberg (HOLMBERG, 1973).

La validité d'une mutilation à imiter les effets d'un stress de froid doit être posée. Le temps disponible pour la compensation étant semblable dans les deux cas, il est vraisemblable que les différences génétiques observées auraient été analogues en cas d'abscission naturelle. Nous pouvons conclure que notre sélection en altitude pour la tolérance au froid, basée sur la régularité de la répartition des gousses, retient indirectement les génotypes à floraison latérale abondante et non-synchrone (fig. 5B). Les héritabilités élevées de ce caractère et l'étroite corrélation entre nombre de fleurs latérales et compensation montrent que le type de floraison peut être utilisé comme critère indirect de sélection pour la tolérance au froid. Ce screening est simple, ne nécessite que peu de plantes par génotypes et peut se faire indépendamment du lieu. Il est conforme aux indications de RAPER et KRAMER (1987) qui suggèrent l'observation de la durée de floraison comme moyen de sélection pour la tolérance aux stress. La compensation

potentiellement plus rapide permise par le racème central nous paraît moins intéressante sur notre matériel précoce, subsessile (cf.2.2.3.) du fait que le nombre de fleurs de cette inflorescence est réduit et moins variable. A notre connaissance, c'est pourtant la seule compensation qui ait été chiffrée sur soja (HUFF et DYBING, 1980; BRUN et BETTS, 1984; SPOLLEN et al., 1986a, 1986b; WIEBOLD, 1990, WIEBOLD et PANCIERA, 1990). Bien entendu, aussi précieux pour le sélectionneur que puisse être ce critère indirect de sélection, la tolérance au sens strict (abscission réduite) doit comme par le passé être sélectionnée en milieu froid.

4. Efficacité comparée d'une présélection massale exercée en altitude pour la tolérance au froid.

4.1. Comparaison sur lignées aléatoires.

4.1.1. Introduction.

Système reproducteur et méthodes de sélection.

Le soja est une espèce strictement autogame, présentant usuellement moins de 1 % de fécondation croisée (WEBER et HANSON, 1961.). La méthode de création de lignées consanguines la plus utilisée actuellement est la filiation monograine (SSD, Single Seed Descent, BRIM, 1966). Elle est peu coûteuse puisqu'elle repousse tout choix aux générations tendant vers l'homozygotie et permet l'accélération des générations (serres ou pépinières de contre-saison). Lorsqu'une sélection sur génération précoce est préférée, les méthodes bulk, massale, pedigree ou test précoce de descendance (Early Generation Testing ou EGT) sont utilisées, souvent de manière combinée. La sélection récurrente, avec ou sans utilisation de la stérilité mâle génique, est parfois adoptée pour l'amélioration du rendement (BURTON et BRIM, 1981, SUMARNO et FEHR, 1982, HONGJUN et WILCOX, 1992, ROUMET comm. pers. 1993)

La filiation monograine modifiée ou mSSD (BRIM, 1966) consistant en la récolte d'une gousse par plante, a été abandonnée dès 1986 de notre programme. En effet, la plupart des populations ségréantes créées sont issues d'hybridation entre groupes de précocité éloignés (groupes 000 à IV). La mSSD maintient inutilement les ségréants tardifs jusqu'aux générations avancées. Ces génotypes inutilement maintenus exercent une importante concurrence envers les ségréants mieux adaptés. Le choix des plantes F5 est alors rendu plus aléatoire, et la quantité de semence récoltée par plante souvent trop faible. Une filiation monograine exercée par groupe de précocité a été tentée mais ce système limite l'utilisation des pépinières de

contre-saison. Elle ne fait de plus qu'imparfaitement usage de la ségrégation issue des jeunes générations. La comparaison des méthodes d'avance des générations montre des résultats variables, avec parfois une efficacité supérieure de l'EGT. (VOIGT et WEBER, 1960; EMPIG et FEHR, 1971; LUEDDERS et al. 1973, BYRON et ORF, 1991.).

Méthode choisie et vérifications nécessaires.

Du fait des caractères sélectionnés (SCHORI et al., 1988 et 1992, cf.1.3.), nous avons opté pour une sélection massale exercée de la génération F2 à la génération F5, et suivie de deux générations de sélection visuelle sur familles maternelles ("lignées") F5:6 et F5:7. Ce choix de méthode arrêté, se posait la question du lieu de sélection (HAMBLIN et al., 1981). En effet, une sélection pour la tolérance au froid n'était envisageable, faute de critères indirects, qu'en un lieu permettant l'expression de la tolérance.

Les sommes de températures disponibles dans notre pépinière d'altitude de Longirod sont en général insuffisantes à l'exploitation de la plupart des générations F2, trop tardives. Nous avons donc choisi de ne débiter cette sélection en altitude qu'à partir de la génération F3, pré-sélectionnée pour la précocité (groupes de maturité 000 à 0). Plusieurs auteurs (cités en discussion) considèrent qu'une sélection pour le rendement en milieu stressant est soit moins efficace qu'en milieu favorable, soit ne présente pas d'avantages particuliers. Nos essais (cf.2.1.3.) indiquaient dans le même sens qu'un groupe de 51 génotypes jugés tolérants avait en plaine des performances inférieures à celle d'un groupe de même effectif jugé sensible. Pourtant, considérant le succès obtenu en Europe et au Canada par les variétés issues du matériel de Holmberg, nous pouvions supposer, comme RAPER et KRAMER (1987), que tolérance au stress et performance en conditions optimales sont deux caractères indépendants.

Un changement de méthode et de lieu de sélection, et l'ajout

d'une nouvelle pression de sélection impliquent inévitablement l'obtention d'un matériel génétique différent. Il était donc non seulement indispensable de vérifier si le critère "régularité du profil fructifère" répondait bien à la sélection, mais également il fallait s'assurer qu'aucune dérive vers du matériel non souhaité n'ait lieu. Pour cette vérification nous avons utilisé les mêmes populations de départ et les avons sélectionnées à Changins et à Longirod.

4.1.2. Matériel et méthode.

Matériel génétique.

Le tab. 22. présente les 26 populations à forte variabilité utilisées pour cette comparaison : tous les croisements utilisés sont simples, à l'exception du numéro 26. Le parent utilisé comme femelle appartenait aux groupes de maturité 00 à II et était dans la plupart des cas à pubescence grise. Les géniteurs mâles étaient en majorité des lignées de sélection prometteuses issues indirectement de matériel suédois. Ces populations ont été créées par S.UEHLINGER dans le cadre de son programme d'amélioration variétale. Elles sont représentatives des croisements habituellement effectués dans le programme RAC.

Avance des générations et pression de sélection exercée.

La fig. 7. indique les lieux et la pression de sélection exercée sur les populations de la génération F2 à la génération F5. Elle indique de quelle manière le matériel expérimental utilisé dans ce travail en découle.

1986 La génération F2 de chacune des populations a été semée en parcelle de 10 m² en visant un effectif de 500 plantes. La densité choisie était donc comparable à celle des productions commerciales.

Tableau 22.
Populations hybrides utilisées.

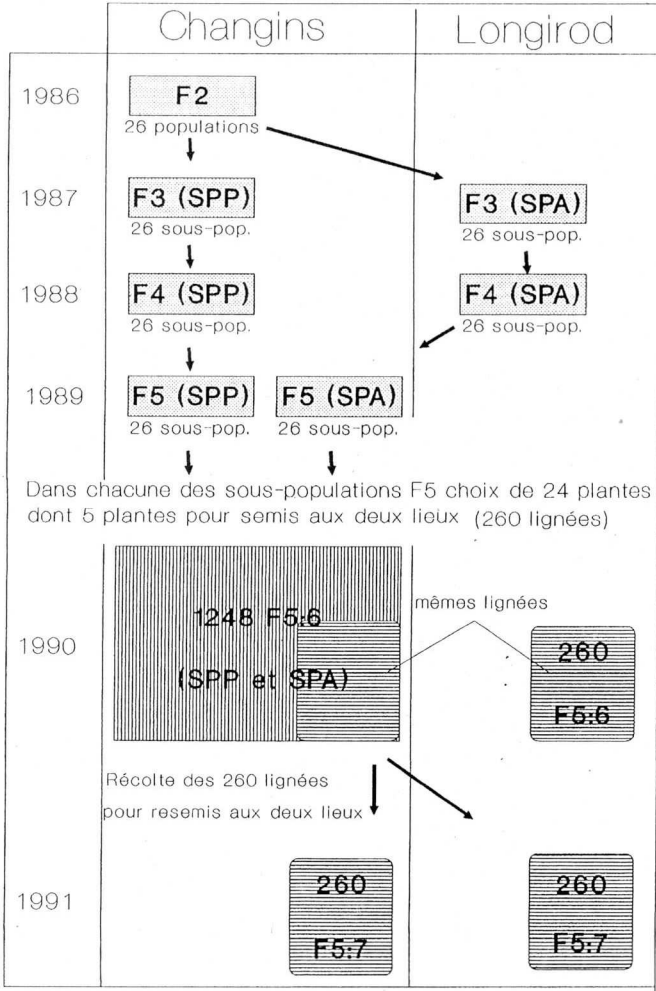
N°	groupe de maturité	Géniteur femelle et pubescence ¹⁾	Géniteur mâle et pubescence ¹⁾
1	0/00	Simpson (G)	CH20001 (B)
2	0/000	Simpson (G)	CH20312 (B)
3	0/00	Simpson (G)	CH20396
4	0/00	Simpson (G)	CH20097 (B)
5	0/00	Simpson (G)	CH20252 (B)
6	0/00	Simpson (G)	CH20323
7	0/00	Simpson (G)	OT 82-5 (B)
8	I/00	Hardin (G)	CH20001 (B)
9	I/00	Hardin (G)	CH20004 (B)
10	I/00	Hardin (G)	CH20252 (B)
11	I/00	Hardin (G)	OT 82-14
12	I/00	Hardin (G)	OT 80-18
13	II/00	Corsoy 79 (G)	CH20038 (G)
14	0/00	Ozzie (G)	CH20001 (B)
15	0/00	Ozzie (G)	CH20097 (B)
16	0/00	Ozzie (G)	CH20251 (B)
17	0/00	Ozzie (G)	OAC 82-7
18	00/00	OAC 7	CH20396
19	00/00	OAC 7	CH20251 (B)
20	00/00	OX 668 (G)	CH20396
21	00/00	OX 668 (G)	CH20097 (B)
22	I/00	S1346 (G)	CH20038 (G)
23	00/00	Precoce 90	Maple Arrow (B)
24	II/00	Harcor (G)	CH20038 (G)
25	00/00	CH20323 (B)	CH20038 (G)
26	00/00/00/00	M.Amber (B)/20269 (B)	20305 (B)/20299 (B)

1) B = pubescence brune, G=pubescence grise,
sans indication = inconnue.

La sélection massale effectuée consistait en l'extraction des ségréants précoces répondant aux objectifs de sélection. L'intensité de sélection était variable selon la population et en moyenne de 8-10 %. Cette extraction des seuls ségréants précoces (000-0) était nécessaire pour pouvoir envisager la maturation et la sélection de la génération F3 sous les conditions climatiques de Longirod. La semence des plantes récoltées a été mélangée et divisée en deux lots identiques de semence F3.

Figure 7.

Type de présélection exercée sur 26 populations ségrégantes de 1986 à 1989. Schéma d'obtention en 1989 des lignées aléatoires. et expérimentations effectuées en 1990 et 1991 à Changins (436 m alt.) et à Longirod (844 m alt.). SPP = Sous Populations Plaine, SPA = Sous Populations Altitude



1987 L'un des lots de chaque population a été semé à Changins (Sous- Population Plaine = SPP) et l'autre à Longirod (Sous Population Altitude = SPA). Pour faciliter le choix de plantes, l'effectif a été diminué à 400 plantes sur 10 m². La SPP a subi à Changins la même sélection qu'en 1986. Les conditions fraîches de Longirod ont permis d'exercer sur les SPA une pression de sélection pour la régularité du profil fructifère (critère défini sous 1.2).

L'année 1987 a été particulièrement sélective à Longirod grâce à des températures mensuelles moyennes de juillet et d'août plus fraîches que la moyenne (16,4 resp. 15,5 °C, cf. tab.2)

1988 Les plantes retenues dans les SPP ont donné la semence F4 nécessaire aux semis à Changins, celles issues des SPA la semence nécessaire aux semis de Longirod. La sélection aux deux lieux sur génération F4 a été conforme à celle exercée sur F3. L'année 1988 était climatiquement proche de la moyenne (température moyenne journalière de 16,4 et 16,9°C en juillet et août respectivement, cf. tab. 2.). Elle a également permis une bonne expression de la variabilité pour la tolérance au froid.

1989 Les SPP et SPA de génération F5 ont été semées en 2 répétitions de 125 grains (2,5 m²) à Changins pour le choix des têtes de lignées F6. Indépendamment de la valeur phénotypique des populations, 2X12 plantes répondant aux objectifs ont été prélevées dans chacune des 52 sous-populations soit un total de 1248 plantes. Les principaux facteurs du rendement (grains et gousses par plante, poids de mille grains) ont été déterminés sur chaque plante et la semence de chaque plante individualisée. Du fait d'une provenance de semence différente aucun des résultats n'est présenté ici (cf 2.3.4.).

Dispositif expérimental.

Du fait de l'objectif fixé pour ce travail nous avons choisi un dispositif sans répétition utilisé par NASS, 1978. Ce dispositif traite chacune des lignées extraites comme autant de répétitions statistiques de la sous-population en question. Il

permet un échantillonnage d'effectif plus représentatif de chaque sous-population. Du fait de l'impossibilité statistique de décomposer l'effet "lignée" de l'effet parcelle, ce dispositif privilégie la comparaison entre les deux types de sélection mais contraint à renoncer au jugement de la valeur individuelle des lignées.

1990 32 grains de chacune des 1248 plantes récoltées à Changins ont été semés en ligne à Changins. La parcelle était constituée de 3 lignes de 150 cm de longueur et distantes de 50 cm. L'une des lignes (sous-parcelle) portait une famille maternelle (lignée) F5:6 issue de SPP, l'autre une famille maternelle SPA du même croisement. Chaque paire SPP/SPA ainsi créée était isolée de la suivante par une ligne du cultivar 'TRÄFF'. Ce génotype suédois, particulièrement court et précoce a été choisi pour favoriser le cheminement lors des notations. Pour égaliser les effets de position, une alternance gauche-droite des lignées SPP et SPA a été effectuée. Chaque bloc contenait une unique paire SPP/SPA de chacun des 26 croisements, si bien que l'essai était divisé en 24 blocs. Chaque bloc incluait pour témoin le génotype tolérant 'Maple Arrow' et le génotype sensible 'CH20951' en 4 répétitions. Ces témoins ont été utilisés pour évaluer la variance environnementale de chaque essai. Les 5 premiers blocs (130 paires SPP/SPA) ont été semés en parallèle à Longirod sur le même dispositif.

1991

Ces 5 premiers blocs ont été ressemés aux deux lieux (semence récoltée à Changins) pour vérification sur génération F5:7. Le dispositif était le même qu'en 1990 si ce n'est que chaque lignée a été semée sur deux lignes pour permettre un prélèvement destructif en végétation.

Description des lieux.

Les caractéristiques climatiques des lieux sont données aux tab.23. et tab. 24.

Tableau 23.

Conditions climatiques des quatre environnements.

	Changins 1990	Changins 1991	Longirod 1990	Longirod 1991
Σ températures 1)	1582	1505	1177	1233
Jours végétation.	132	128	129	125
mm d'eau (mai-sept)	449	406	538	499
dont irrigation	30	60	0	0
Jours froids. 2)	7	2	11	18
Date de semis	30.04	6.05	10.05	21.05
Date floraison(R1)	29.06	1.07	12.07	14.07
Jours semis-R1	61	57	66	55

- 1) Base 6°C, du semis à la maturation du cultivar 'Maple Arrow'.
- 2) Jours froids: nombre de jours de floraison durant lesquels la température est descendue en dessous de 12 °C.

Tableau 24.

Principales caractéristiques des lieux d'expérimentation, et précédents cultureux.

	CHANGINS		LONGIROD	
	1990 Soja	1991 Blé d'automne	1990 P.de terre	1991 P.de terre
Précédent				
Texture	Silt lég. sableux	Silt sableux	Silt lég. sableux	Silt sableux
Type de sol	sol brun superficiel	régosol sur marne	sol brun	sol brun
Matière organique %	4,2	2,8	4,0	5,8
pH (H ₂ O)	7,2	7,6	5,9	6,3

L'environnement Changins 1991 était le plus favorable, avec très peu de stress thermique lors de la floraison et une alimentation hydrique plus régulière : la profondeur utile était importante et deux apports de 30 mm d'eau ont été faits

en végétation.

Changins 1990 était à la fois frais durant la floraison et sec du fait d'une faible profondeur utile et d'un seul apport de 30 mm. A Longirod en 1990 et 1991, et malgré une floraison retardée à mi-juillet, les températures durant la floraison étaient plus fraîches qu'à Changins. La fréquence des températures inférieures à 12 °C était élevée. Le déficit des températures cumulées y était en moyenne de 340 degrés.jours.

Description des soins apportés.

Bradyrhizobium japonicum, souche G49 (INRA), a été inoculé en visant un apport de 10⁶ bactéries par graine. Aucune fumure azotée n'a été apportée, la fumure P₂O₅, K₂O et Mg a été faite selon normes. Une protection contre la mouche des semis a été assurée par l'application de 8 kg/ha de Curaterr (5 % carbofuran) aux deux lieux en 1991. La lutte contre les adventices a été faite par l'application de l'herbicide de pré-levée Trapan (20 % pendiméthaline, 20 % linurón) à 2 kg/ha et par plusieurs sarclages. Une à trois applications répulsives contre les lièvres de Thiotox (80 % Thirame) à 5 kg/ha ont été faites de la levée au stade V4.

Notations et prélèvements.

Les notations effectuées en 1990 et 1991 aux deux lieux concernaient la précocité à la floraison et à la maturation, la hauteur, la résistance à la verse. Elles incluaient le comportement envers *Pseudomonas syringa* et *Peronospora manshurica* selon occurrence et la notation à Longirod de la régularité du profil fructifère. L'étiquetage des parcelles était codé pour assurer la neutralité du jugement. Huit plantes par génotype ont été prélevées dans une placette centrale de 50 cm éclaircie dès le stade V1 à ce nombre. A Longirod en 1990, un important dégât dû à la mouche des semis nous contraignait à ne retenir que 2 plantes sur 50 cm.

L'ensemble du matériel a été récolté au fur et à mesure de la maturation, mis par gerbes individuelles en sac de toile. Après séchage, le nombre de grains et le rendement ont été déterminés sur les 1248 lignées, le nombre de noeuds de la tige principale et le nombre de gousses par plante sur les blocs semés aux deux lieux. A Longirod les deux années, et à Changins en 1991, les noeuds non fructifères ainsi que les gousses portées par les ramifications ont été dénombrés. La notation de tolérance au froid (cf.1.1.3.) se référait à la régularité relative du profil fructifère par rapport à 'Maple-Arrow'. Elle suivait l'échelle de 1 à 9, une note élevée correspondant aux géotypes jugés sensibles. Les prélèvements en végétation effectués en 1991 ont été faits à date unique (55 jours après semis soit peu avant début floraison) sur des placettes identiques de la ligne réservée. Les plantes séchées 48 heures à 80 °C ont été séparées en feuilles + pétiole et en tige pour détermination des masses sèches respectives. L'interprétation par lieu a été faite selon dispositif split-plot, le croisement étant la parcelle et la méthode de sélection la sous parcelle. Pour l'analyse multi-locale, la classification en croix a été choisie. Les héritabilités (cf.3.2.5) ont été calculées en estimant ici la variance environnementale par la moyenne des variances des témoins.

4.1.3. Résultats.

Effet du croisement.

Les valeurs indiquées dans le tab. 25. correspondent à la valeur moyenne inter-environnement des 10 lignées extraites de chaque croisement.

On constate une faible variabilité inter-croisements concernant la durée avant floraison, la durée totale de végétation et la hauteur. Malgré cette faible variabilité, les croisements présentaient des différences hautement significatives sur tous les facteurs étudiés (sauf le nombre de noeuds sans gousse à Changins).

Tableau 25.

Quartiles inférieurs et supérieurs de la valeur moyenne interlieux des 26 populations utilisées. Ecart type observé sur les valeurs moyennes interlieux des lignées.

	Moyenne inter-lieux	Quartile inférieur	Quartile supérieur	Ecart type lignées
Hauteur (cm)	78	75	81	12
Jours semis-floraison	60	59	61	5
Jours semis-maturité	129	127	131	5
Grains par gousse	2,1	2,1	2,2	0,3
Grains par noeud	7,1	6,7	7,5	1,8
Grains par plante	95,4	92,4	98,1	28
Poids de mille grains	183	177	190	25
Productivité (mg.j ⁻¹)	134	130	141	41
Noeuds sans gousse (Longirod)	0,7	0,5	0,9	0,7
Note de froid (Longirod)	4,9	4,6	5,4	1,4

La variabilité interlignée était satisfaisante (pour le sélectionneur) sur l'ensemble des caractères.

Les faibles différences de hauteur entre croisements reposaient ($r=0,64^{**}$) davantage sur la longueur des entre-noeuds que sur le nombre de noeuds ($r=0,35$ ns).

La longueur des entre-noeuds variait en effet d'un centimètre entre croisements extrêmes. La variabilité inter-croisement indiquée par les quartiles et la variabilité inter-lignées présentée par les écarts-types était en revanche importante pour la fertilité par noeud, pour le nombre de ramifications et pour le nombre de noeuds stériles.

La masse sèche au début de la floraison (donnée non présentée) était en général plus importante sur les populations à gros grains ($r=0,57^{**}$). Le nombre de ramifications (de 3 à 6 ramifications en moyenne selon le croisement) était d'autant plus élevé que la population était tardive ($r=0,56^{**}$).

Du fait de l'étroitesse des précocités, la productivité (définie dans ce travail comme rendement par jour de végétation, rdt.j⁻¹) était seulement déterminée par le rendement ($r=0,97^{**}$) et non par la précocité de maturation ($r=-0,11$ ns).

Les croisements fleurissant précocement avaient quant à eux en moyenne une meilleure productivité (rdt.j^{-1} ; $r=0,52^{**}$)

Effet de l'environnement.

L'effet de l'environnement a été hautement significatif pour tous les facteurs étudiés sauf en ce qui concerne la notation de tolérance au froid à Longirod (échelle étalonnée par rapport à Maple Arrow, donc indépendante de l'année.)

A Longirod en 1990, à faible densité, le nombre de grains par gousse et le poids de mille grains étaient très bas, le nombre de ramifications et de gousses en revanche très élevé (données non présentées). Malgré la faible densité, le nombre de noeuds sans gousse était particulièrement élevé en ce lieu. A Longirod en 1991, la hauteur des plantes était supérieure du fait de la présence en moyenne d'un noeud supplémentaire et d'entre-noeuds plus longs. Les plantes y étaient plus ramifiées. Le nombre de jours nécessaires du semis au stade début floraison a été peu variable entre lieux. La durée de végétation en altitude (tab. 23.) était comparable à celle observée en plaine, mais est intervenue sous un cumul inférieur de températures. En 1991, peu avant floraison, les plantes y étaient plus lourdes qu'à Changins et avaient déjà une feuille supplémentaire (stade moyen V5.5 contre V4.5). Indépendamment du lieu ou de la présélection subie, environ 75 % de cette masse était due aux feuilles et aux pétioles (données non présentées). Les conditions hydriques peu favorables à Changins 1990 ont provoqué une faible fertilité par noeud, des gousses contenant peu de grains et un grain de petite taille.

Les interactions entre les environnements et les croisements n'ont été significatives que pour la précocité (floraison et maturité) et pour le nombre et la fertilité des ramifications (données non-présentées).

Effet de la méthode de présélection.**Effet moyen inter-lieux.**

Tant en plaine qu'en altitude, et en moyenne des deux années (tab. 26.), le matériel génétique obtenu de la sélection altitude était faiblement plus court que celui obtenu de la sélection plaine.

Ce raccourcissement, différencié selon le croisement, ne s'expliquait pas par un nombre de noeuds inférieurs mais par un raccourcissement de la longueur des entre-noeuds. Ni la précocité de floraison, ni celle de maturation n'ont été modifiées par la présélection. En moyenne des deux ans, et tant en plaine qu'en altitude, le matériel SPA avait, en moyenne, plus de gousses et de grains par noeud. Indépendamment du croisement, ce matériel produisait plus de grains par plante. Cette production de grains supérieure ne pouvait s'expliquer, dans les environnements où le caractère a été relevé, ni par une plus grande vigueur, ni par un nombre supérieur de ramifications (données non présentées).

Tableau 26.

Réaction selon le lieu de quelques facteurs à la présélection.

	CHANGINS		LONGIROD	
	SPP	SPA	SPP	SPA
Hauteur (cm)	76 *	74	82 **	79
Jours semis-floraison	59 -	59	61 -	61
Jours semis-maturité	129 -	129	130 -	129
Grains par gousse	2,2 -	2,2	2,1 -	2,1
Grains par noeud	6,6 *	6,8	7,3 *	7,7
Grains par plante	84,9 -	86,9	102,5 *	107,3
Poids de mille grains	188 -	186	180 -	179
Productivité (mg. j ⁻¹)	124 -	125	142 -	148
Noeuds sans gousse				
Longirod			0,8 **	0,6
Note de froid Longirod			5,2 **	4,6

Le matériel SPA avait en outre moins de noeuds sans gousses à Longirod et recevait en moyenne une meilleure note visuelle de tolérance au froid.

Effet par lieu.

Nombre de grains par noeud et productivité (rdt.j⁻¹)

Le sélectionneur est plus intéressé par la valeur et la fréquence des génotypes supérieurs qu'il peut extraire d'une population que par sa seule moyenne (BANNEROT, 1981). Les fig. 8. et fig. 9. comparent donc par lieu la distribution des fréquences obtenues pour le nombre de grains par noeud et pour la productivité (rdt.j⁻¹) selon la présélection subie. On constatait (fig. 8.) une variance comparable quelle que soit la présélection, mais davantage de lignées fertiles dans les SPA, ceci quel que soit le potentiel de rendement moyen de l'environnement.

Sur la fig. 9A. on constate tant sur l'ensemble du matériel observé (624 paires, en encadré) que sur les 130 paires un net décalage à droite de la courbe SPA à Changins en 1990. La valeur moyenne des SPA était dans les deux cas significativement plus élevée dans cet environnement à faible potentiel de rendement. Les lignées ayant une productivité comprise entre 120 et 150 mg .plante⁻¹ .jour⁻¹ étaient largement plus nombreuses dans cette présélection. Cette plus grande valeur en sélection des SPA s'expliquait par la meilleure fertilité par noeud de ce matériel. La fig. 9C. illustre le plus haut potentiel de rendement de l'année 1991. Dans cet environnement plus "favorable" les courbes SPP et SPA se superposaient assez exactement et l'avantage de la présélection altitude était moins marqué. A Longirod en 1990 (fig. 8.B et fig.9.B), moyennes et variances étaient très élevées du fait de la faible densité. En conditions fraîches (fig. 9D), l'avantage des SPA observé en lieu à faible potentiel de rendement (9.A.) se confirmait parfaitement malgré le potentiel de rendement élevé du lieu.

Figure 8. (A-D).

Comparaison selon le lieu et l'année de la distribution du nombre de grains par noeud de 130 lignées aléatoires issues de 26 croisements présélectionnés en plaine (SPP) avec celle de 130 lignées appartenant aux mêmes croisements présélectionnés en altitude (SPA).

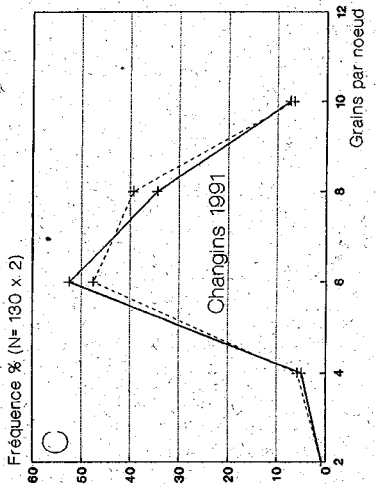
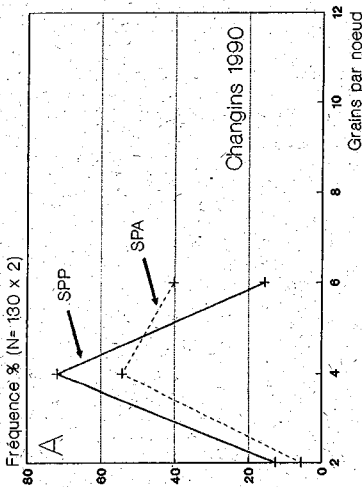
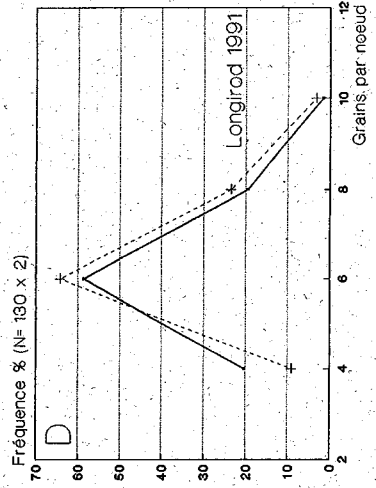
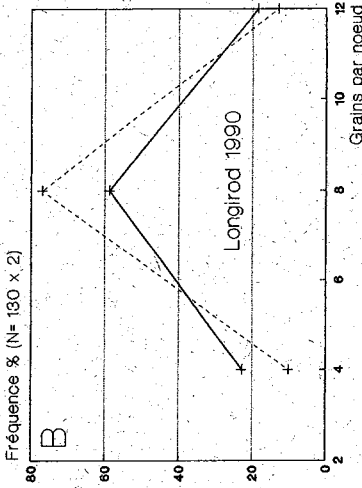
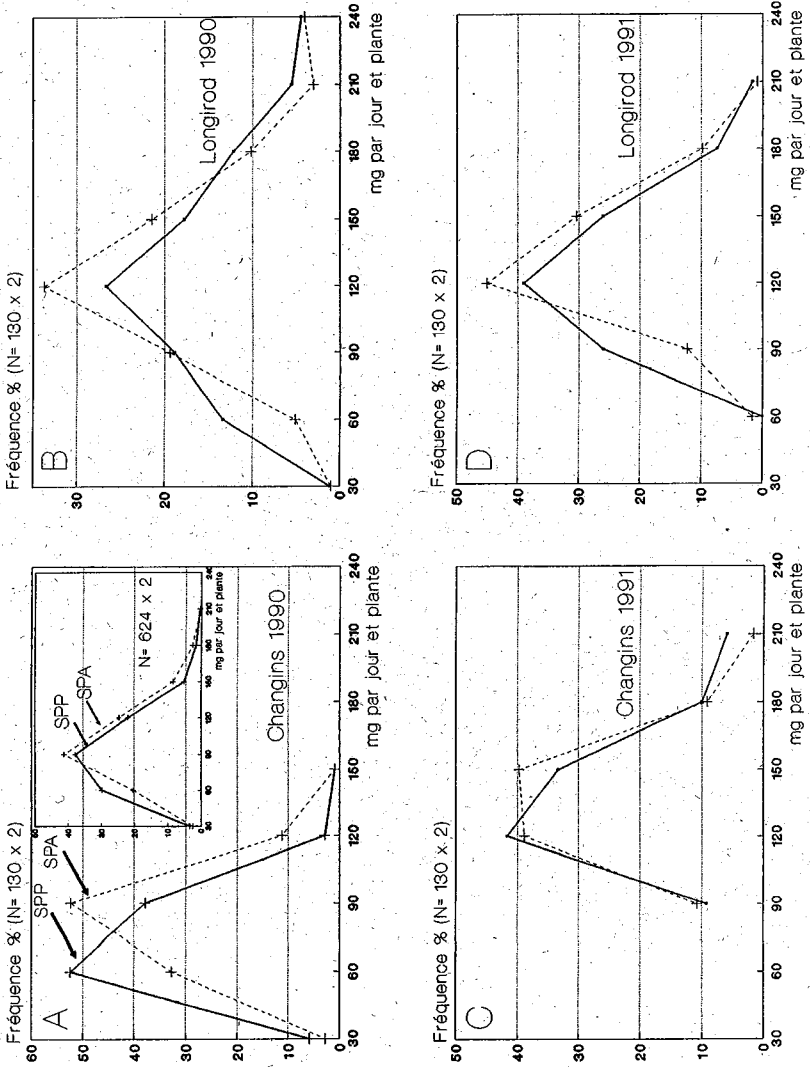


Figure 9. (A-D).

Comparaison selon le lieu et l'année de la distribution de la productivité par plante (rendement grain par jour et plante) de 130 lignées aléatoires issues de 26 croisements présélectionnés en plaine (SPP) avec celle de 130 lignées appartenant aux mêmes croisements présélectionnés en altitude (SPA). En encadré, pour comparaison, ensemble du matériel avant sélection.



Le tab. 27. simule une sélection parmi les 260 lignées pour des scores phénotypiques inter-lieux supérieurs à ceux du témoin 'Maple Arrow' et confirme, sur données réelles, la nette supériorité du matériel issu de la présélection altitude.

Tableau 27.

Simulation d'une sélection pour des scores phénotypiques moyens supérieurs au témoin Maple-Arrow, pour mille de lignées retenues.

Caractère	‰ de lignées SPP	‰ de lignées SPA
Plus précoce ou même précocité	277	331
et rendement supérieur	69	115
et pmg inférieur	31	46
et meilleur score de tolérance au froid	0	8

Aucune lignée SPP ne satisfaisait aux quatre critères cumulés. Toutes auraient donc été éliminées. Huit pour mille des lignées SPA, provenant de seulement 4 croisements satisfaisaient en revanche aux exigences posées. Le résultat de cette sélection particulièrement sévère ne signifie pas, bien entendu, que le matériel pré-sélectionné en plaine est inapte à livrer des génotypes supérieurs : une lignée ayant les mêmes scores que 'Maple-Arrow' mais une meilleure résistance à la verse, une insertion des gousses plus haute ou un grain à hile jaune serait bien entendu considéré comme élite.

Les facteurs les plus éliminatoires étaient de loin la note de tolérance au froid, le nombre de grains par gousse et le nombre de noeuds stériles. Ces critères se sont avérés (cf. 2.1.4) particulièrement discriminant du niveau de tolérance au froid. Pour ces critères pris individuellement, seul 10 à 20 % du matériel satisfaisait aux exigences. Pour tous ces facteurs difficiles à améliorer, la fréquence des lignées supérieures était plus élevée dans les SPA. Pour les facteurs plus faciles

(tels la productivité, une hauteur ou un poids de mille grains inférieurs) il était relativement aisé d'obtenir des génotypes plus intéressants que 'Maple-Arrow'. Là aussi, l'avantage des SPA était net.

Stabilité du rendement.

En plaine, c'est à dire dans le lieu de culture de l'espèce, les SPA avaient, sur les caractères polygéniques, des coefficients de variation (CV) inter-années plus faibles que celles issues des SPP (tab. 28.).

La plus nette amélioration de stabilité a lieu sur le nombre de grains par noeud. Cette meilleure stabilité n'a pas été constatée sur les CV en altitude (données non présentées)

Tableau 28.

Coefficient de variation de la valeur moyenne des croisements selon la présélection subie.

	CHANGINS	
	SPP	SPA
Jours semis-maturité	3	3
Grains par gousse	8	7
Grains par plante	31	24
Poids de mille grains	5	5
Productivité (mg.j ⁻¹)	37	30
Masse grain (g)	34	28
Grains par noeud	24	14

Héritabilités.

Les héritabilités au sens large (tab. 29.) ont été très différentes selon le lieu. A Changins en moyenne des deux années d'expérimentation, les facteurs "quantitatifs" tels que rendement ou nombre de grains mais également des facteurs plus qualitatifs telle la hauteur ou durée de végétation étaient peu ou pas hératables.

Tableau 29.

Héritabilités au sens large de quelques facteurs selon le lieu.

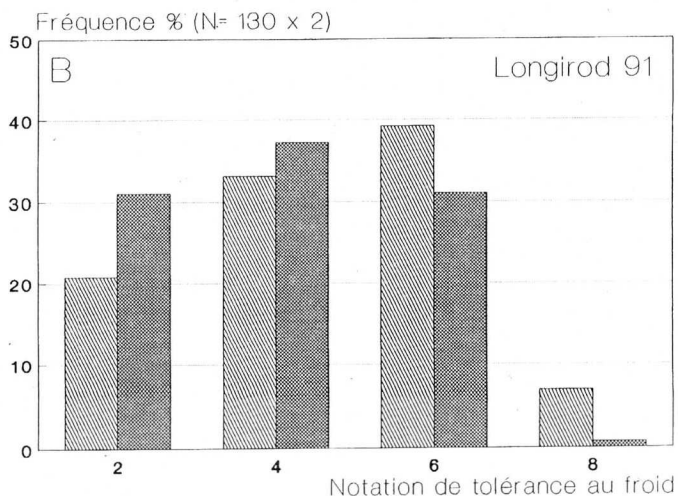
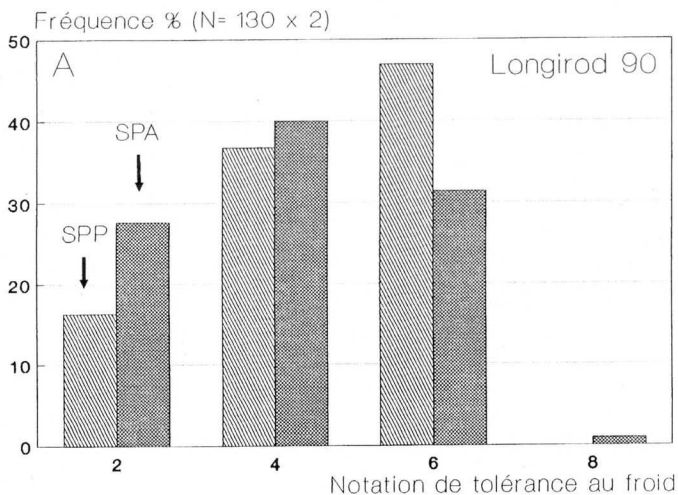
	Héritabilité	
	Changins	Longirod
Hauteur (cm)	0,15	0,37
Jours semis-floraison	0,10	0,10
Jours semis-maturité	0,28	0,76
Grains par gousse	0,25	0,00
grains par noeud	0,00	0,42
Grains par plante	0,00	0,35
Rendement (g)	0,08	0,38
Poids de mille grains	0,57	0,53
Productivité (mg.j ⁻¹)	0,02	0,32
Noeuds sans gousse		0,83
Note de froid Longirod		0,59

Les héritabilités ont été meilleures, parfois élevées, à Longirod. Les bonnes héritabilités de la durée de végétation et du rendement constatées ces deux ans à Longirod y auraient permis une sélection efficace pour la productivité (rdt.j⁻¹). Il est particulièrement intéressant de constater qu'en altitude, le nombre de noeuds stériles était sous strict contrôle génétique, très peu influencé par les effets micro-environnementaux.

Tolérance au froid.

La fig. 10. indique que la fréquence des lignées jugées tolérantes (classe 2) est largement supérieure dans la SPA les deux années. Cette classe représente l'objectif souhaité et pré-sélectionné sur générations F3 et F4). Nous expliquons que les lignées tolérantes sont somme-toute peu fréquentes dans l'ensemble du matériel par le fait que la présélection s'est exercée sur générations hétérozygotes et par le fait que la tolérance n'était pas disponible dans chaque croisement. Hétérozygotie du matériel et non-disponibilité du caractère dans chaque population contribue à expliquer que la présélection n'ait pu éliminer entièrement les lignées très sensibles malgré la très haute héritabilité du nombre de noeuds sans gousses.

Figure 10. (A-B) Répartition de la notation de tolérance au froid (1=tolérant, 9=sensible) de 130 lignées aléatoires issues de 26 croisements présélectionnés en plaine (SPP), avec celle de 130 lignées appartenant aux mêmes croisements présélectionnés en altitude (SPA).



Fiabilité de la pépinière de sélection située en altitude.

Le tab. 30. indique que les critères "qualitatifs" sont estimés sans biais notable à Longirod.

En effet les corrélations valeur moyenne du croisement en plaine et valeur moyenne en altitude sont satisfaisantes. Les productivités (rdt.j^{-1}) déterminées en altitude correspondent quant à elles peu à celles déterminées en plaine ($r=0,17$ ns).

Tableau 30.

Coefficients de corrélation de la valeur moyenne des croisements entre la plaine et l'altitude (procédés confondus).

Hauteur (cm)	0,65**
Jours semis-floraison	0,70**
Jours semis-maturité	0,77**
Grains par gousse	0,41*
Grains par noeud	0,56**
Grains par plante	0,30ns
Poids de mille grains	0,80**
Productivité (mg.j^{-1})	0,17ns

*, ** significatif à $p \geq 0,05$ ou $p \geq 0,01$

4.1.4. Discussion.

Les faibles différences entre croisements sur les facteurs qualitatifs tels que la précocité ou la hauteur indiquent que la large variabilité de départ a pu être efficacement réduite par la présélection jusqu'en F5. Seule l'étroite fourchette utilisable dans nos conditions a été retenue. La très large variabilité observée concernant la longueur des entre-noeuds est particulièrement intéressante en amélioration variétale de la résistance à la verse et de l'indice de récolte (masse grain relative à la masse aérienne totale). La corrélation positive observée entre masse sèche des plantes avant floraison et poids de la semence, va dans le sens de nos observations sur le calibre de la semence (cf. 2.3.3.). Les présélections ne se sont pas distinguées sur ces deux caractères. La relation entre précocité à la floraison et productivité (rdt.j^{-1}) étaye les conclusions de SOLDATI et KELLER (1985), qui recommandent une

augmentation de la durée de remplissage du grain comme moyen d'améliorer le rendement des génotypes précoces. Cette importante voie d'amélioration est pourtant particulièrement difficile à sélectionner car la variabilité disponible est relativement faible sur matériel précoce (000-0). Les faibles héritabilités estimées pour ce caractère, conformes à la littérature, contraignent à des dispositifs expérimentaux lourds mais ne doivent pas faire renoncer à cette voie. La principale crainte lors du choix des lieux de sélection était de ne retenir à Longirod que les génotypes les plus précoces, aptes à mûrir sous un faible cumul de température. Le risque existait de faire dériver les populations vers une précocité excessive pour la plaine. Les résultats obtenus montrent que cette crainte n'était pas fondée. Malgré l'absence d'interaction significative entre environnements et productivité (rdt.j^{-1}), la trop faible corrélation observée entre productivité moyenne par croisement en plaine et productivité en altitude peut faire douter de l'efficacité du site Longirod à révéler les génotypes à haute productivité en **plaine** également. En fait, la faible relation entre productivité en plaine et productivité en altitude s'explique très bien par l'inaptitude du lieu Changins à révéler en 1990 et 1991 les différences de précocité (et donc de productivité) du matériel de sélection. Ces deux années d'expérimentation ont été beaucoup plus sèches de début juillet à fin août (précipitations 100 et 66 mm resp. tab.17.) que les années de sélection (1987, 187 mm; 1988, 162 mm) et que la moyenne des 30 dernières années. Il faut donc noter que les comparaisons SPP/SPA effectuées ne comparent en aucune façon un matériel sélectionné en lieu sec avec un matériel sélectionné en lieu froid. Ces conditions anormalement sèches des années d'expérimentation ont augmenté la variance environnementale et provoqué un "écrasement" des différences génotypiques de précocité, si bien que les héritabilités estimées à Changins pour la hauteur et pour la durée de végétation étaient plus faibles que celles estimées sur soja dans d'autres contributions (ECOCHARD et al. 1979, revue de BRIM, 1973). La réponse à la sélection

représente l'amélioration de moyenne que l'on peut attendre en génération suivante d'une sélection exercée pour un caractère donné. Cette amélioration dépend de l'intensité de sélection i , de la variabilité de la population (écart-type phénotypique σ_p) et de l'héritabilité H .

$$R = i \cdot \sigma_p \cdot H$$

Pour le même matériel génétique, et pour une même intensité de sélection, la réponse est donc directement proportionnelle à l'héritabilité. Elle aurait été faible ou nulle en plaine, élevée en altitude. Le critère "profil fructifère régulier" a particulièrement bien répondu à la sélection, induisant une augmentation de la fertilité par noeud tant en plaine qu'en altitude. Il est possible que l'estimation de l'héritabilité du nombre de noeuds stériles sur deux ans ait été surévaluée par sous-évaluation de la variance environnementale (évaluation basée sur les génotypes 'Maple-Arrow' et 'CH20951' de tolérance et sensibilité extrêmes). Une large majorité des populations contenait l'allèle récessif de la pubescence grise, lié génétiquement (SCHORI et GASS, 1994) au caractère floraison synchrone. Il semble possible que le contrôle oligogénique du synchronisme, ainsi que les fortes héritabilités du nombre de fleurs, ont contribué à la bonne héritabilité du nombre de noeuds stériles. Outre une plus grande fréquence de génotypes tolérants dans les SPA, il est particulièrement intéressant de constater que les lignées SPA étaient plus performantes en milieu à potentiel de rendement bas (Changins 1990) et aussi performantes en milieu plus favorable. Le "coût" de la tolérance était donc nul, et cette tolérance permettait une meilleure stabilité du rendement. FREY (1964) sur avoine, ALLEN et al. (1978) sur diverses espèces trouvent de meilleures héritabilités du rendement grain en milieu favorable (à haut rendement) qu'en milieu stressant. ROSIELLE et HAMBLIN (1981) indiquent à partir d'un modèle que tolérance et rendement moyen montrent des corrélations génétiques négatives lorsque la variance génétique en milieu stressant est moindre que celle en milieu favorable. WHITEHEAD et ALLEN (1990), et PANTER et

ALLEN, (1989) considèrent sur soja qu'une sélection pour le rendement en milieu stressant n'est pas utile. Ces travaux traitent pour la plupart de stress de faible fertilité de sol et des héritabilités pour le rendement. Sélectionnant sur blé dans le même sens que nous pour un nombre élevé d'épillets, GOTOH et OSANAI (1959), cités par WHITEHEAD et ALLEN (1990), ont comme nous obtenu les meilleurs résultats de leur sélection en milieu stressant

4.2.Comparaison sur lignées sélectionnées.

4.2.1.Introduction.

Par soucis d'obtenir des éléments chiffrés non seulement sur des lignées aléatoires (dont la majorité est normalement destinée à être éliminée dès la première année de sélection visuelle), il nous a paru intéressant de faire cette comparaison sur le matériel réellement retenu en sélection. Il s'agissait donc de porter un jugement sur la valeur des génotypes que l'on peut espérer extraire de ces deux présélections

4.2.2.Matériel et méthode.

Matériel génétique, avance des générations et soins apportés.

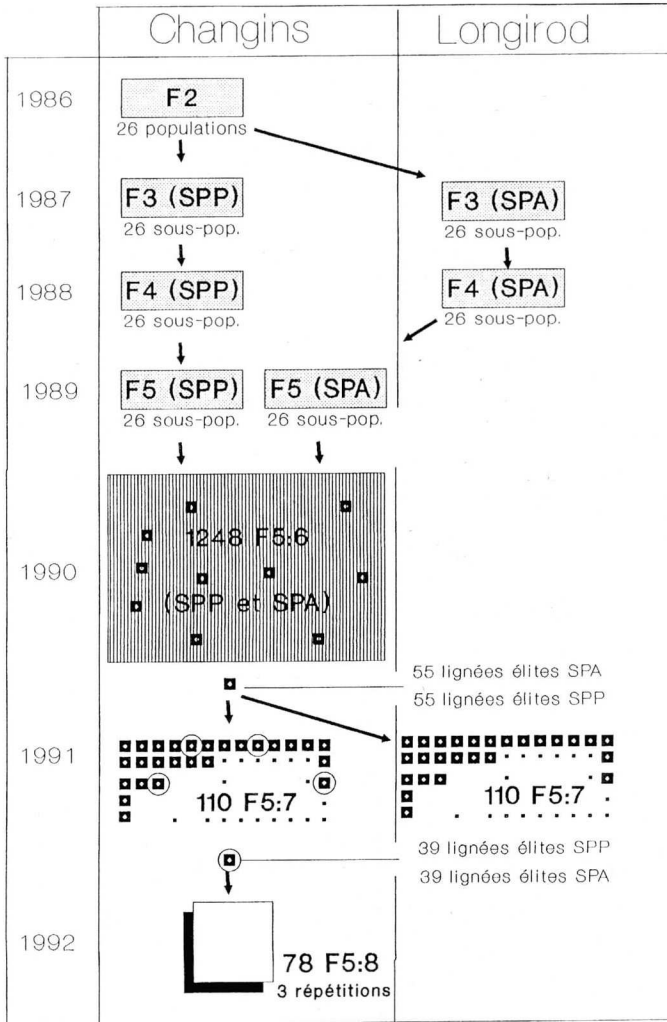
Le matériel génétique utilisé, la présélection subie et les soins apportés sont ceux décrits précédemment (cf. 4.1.2).

Dispositif expérimental et méthode statistique.

1990. La fig. 11. schématise la procédure suivie. Parmi les 1248 lignées F5:6 semées à Changins en 1990, à l'intérieur de chaque croisement, de 0 à 8 lignées par sous-population (total 164) ont été sélectionnées visuellement pour leur phénotype supérieur (groupe de maturité adapté, nombre de gousses important, entre-noeuds courts, résistance à la verse et aux maladies).

Figure 11.

Type de présélection exercée sur 26 populations ségrégantes de 1986 à 1989. Choix en 1989 des lignées élites. Expérimentation effectuée sur ces lignées sélectionnées de 1990 à 1992 à Changins (436 m alt.) et à Longirod (844 m alt.). SPP = Sous Populations Plaine, SPA = Sous Populations Alitude.



Cela correspond à une sélection d'intensité moyenne de 13 %. La sélection visuelle a été faite à l'aveugle, tant en ce qui concerne le croisement que la présélection subie. Le nombre de lignées retenues par croisement était donc inégal selon le cas. Pour planifier un essai orthogonal il a donc fallu renoncer à certains croisements dont l'une des sous-populations n'avait donné aucune lignée élite. Pour un croisement donné, le nombre de lignées SPP et SPA devait de plus être constant. Le choix des lignées surnuméraires à supprimer aurait pu se faire de manière aléatoire, par exemple d'après le numéro d'ordre. Nous avons préféré éliminer celles dont le score phénotypique était le moins bon, en veillant à ne pas favoriser l'une ou l'autre présélection. La comparaison des deux méthodes de sélection s'est donc faite entre le "meilleur" de la présélection plaine et le "meilleur" de la présélection altitude. Ces 164 lignées ont permis la constitution de 55 paires SPP/SPA appartenant par paire à l'un des 23 croisements restants. Les lignées sélectionnées mais non constituantes de paires ont été semées hors essai.

1991: Les 55 paires ont été semées à Changins et à Longirod. La parcelle était constituée de six lignes de 150 cm, interligne 50 cm et était divisée en 2 sous parcelles de 3 lignes. L'une portait une lignée SPP, l'autre une lignée SPA du même croisement. Une alternance SPP/SPA permettait de randomiser les éventuels effets de position. Dans l'ensemble du matériel retenu visuellement en 1990, 39 nouvelles paires F5:7 SPP/SPA appartenant à l'un des 15 croisements restants ont été constituées de la même manière.

1992: Un semis en blocs randomisés à 3 répétitions de 10 m² de ces 39 paires a été effectué. Les témoins 'Léman' (000, RAC), 'Maple-Arrow' (00) et 'Pelvoux' (00, RAC) étaient chacun présents en six fois trois répétitions. Les semis implantés à Longirod ont été détruits par percolation (ou rémanence) herbicide.

Les notations et prélèvements à Changins ont été les mêmes que sur lignées aléatoires (cf. 4.1.2), hormis le prélèvement pour

la matière sèche qui n'a pas été effectuée. Les conditions fraîches de Changins en 1992 ont autorisé une notation visuelle de la tolérance au froid (échelle de 1 à 3 seulement). Sur 2 répétitions, 10 plantes contiguës prélevées sur une placette centrale de 50 cm ont été récoltées pour détermination du profil fructifère par noeud.

Description des lieux.

Les lieux Changins et Longirod 1991 ont été précédemment décrits (tab. 23. et tab.24.). L'environnement Changins 1992 (tab. 31. et tab. 32.) était caractérisé par des conditions relativement fraîches durant la floraison, par une répartition des précipitations assez favorable et par un sol à bonne rétention hydrique.

Tableau 31.

Conditions climatiques du lieu d'expérimentation.

	Changins 1992
Σ des températures.1)	1587
Jours de végétation	130
mm d'eau reçus (mai-sept.)	500
dont irrigation	60
Jours froids 2)	5
Date de semis	8.05
Date floraison(R1)	27.06
Jours semis-R1	49

- 1) Base 6°C, du semis à la maturation du cultivar 'Maple Arrow'.
- 2) Jours froids: nombre de jours de floraison durant lesquels la température est descendue en dessous de 12 °C.

Tableau 32 .

Principales caractéristiques du lieu d'expérimentation, et précédent cultural.

CHANGINS 1992	
Précédent	blé d'automne
Texture	limon argileux
type de sol	sol brun hydromorphe
Matière organique %	4,5
pH (H ₂ O)	7,2

4.2.3. Résultats.

Effet de la méthode de présélection.

Le différentiel de sélection S est ici l'écart entre la valeur moyenne des 55 paires SPP/SPA retenues par rapport à la moyenne de l'ensemble des 624 paires SPP/SPA d'origine (fig. 12.). Ce différentiel était en moyenne de +5 mg.plante⁻¹.jour⁻¹, de +3,5 grains par plantes soit d'environ 2 q/ha et reposait principalement sur l'élimination des génotypes les moins productifs. Le différentiel plus élevé constaté sur SPA ne pouvait s'expliquer par la méthode choisie pour constituer les paires. Le décalage vers la droite plus accentué de la courbe SPA des 55 paires sélectionnées par rapport à celui observé sur l'ensemble du matériel est donc représentatif de ce que l'on peut extraire des deux présélections. Comme observé sur lignées aléatoires (fig. 9.), aucune différence significative de productivité n'est apparue en 1991. Tant à Changins qu'à Longirod, les distributions de fréquence se superposaient assez exactement. La fig. 13. confirme sur matériel élite les observations faites sur matériel aléatoire (fig.10), soit une plus haute fréquence de génotypes tolérants dans les SPA. La sélection en altitude a augmenté efficacement la fréquence des lignées tolérantes. La fig. 14 A. représente la régression observée en 1992 sur les essais en parcelles de 10m² entre la durée moyenne de végétation et le rendement moyen des 39 paires SPP/SPA retenues.

Figure 12.

Comparaison des productivités (rendement par jour et par plante) de 55 lignées de sélection issues de 26 populations présélectionnées en plaine (SPP) avec celles de 55 lignées issues des mêmes populations présélectionnées en altitude (SPA).

En A. et pour comparaison, ensemble des lignées avant sélection.

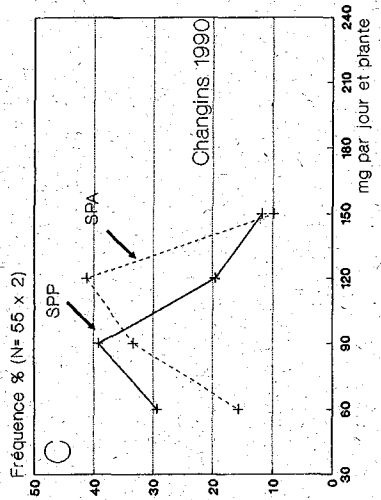
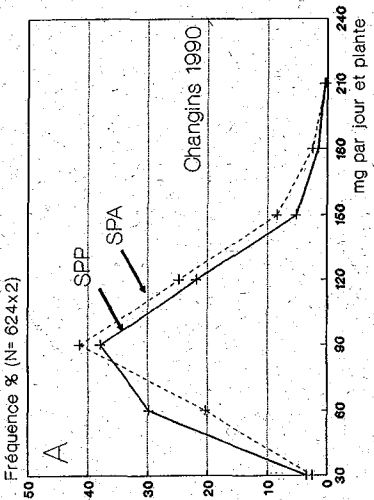
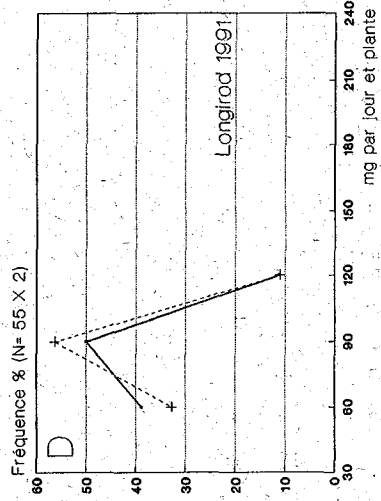
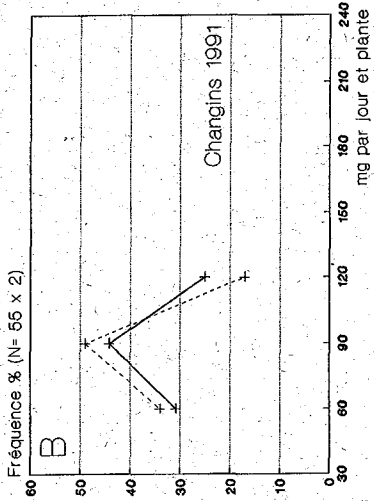


Figure 13. (A-B)

A. Répartition de la notation de tolérance au froid (1=tolérant, 9=sensible) reçue par 55 lignées de sélection issues de 26 populations présélectionnés en plaine (SPP), comparée à celle de 55 lignées de sélection appartenant aux mêmes populations présélectionnées en altitude (SPA).

B. Même comparaison (1=tolérant, 3=sensible) portant sur les lignées retenues pour le cycle suivant de sélection.

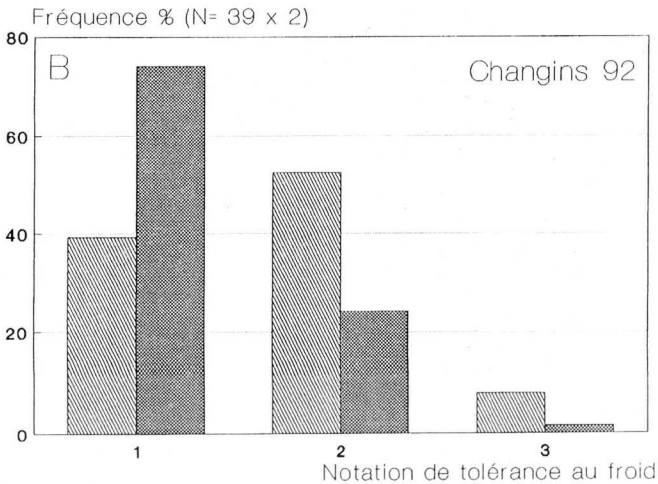
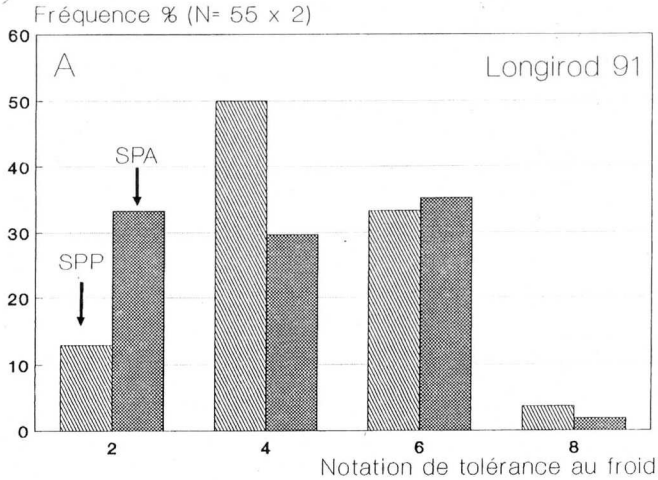
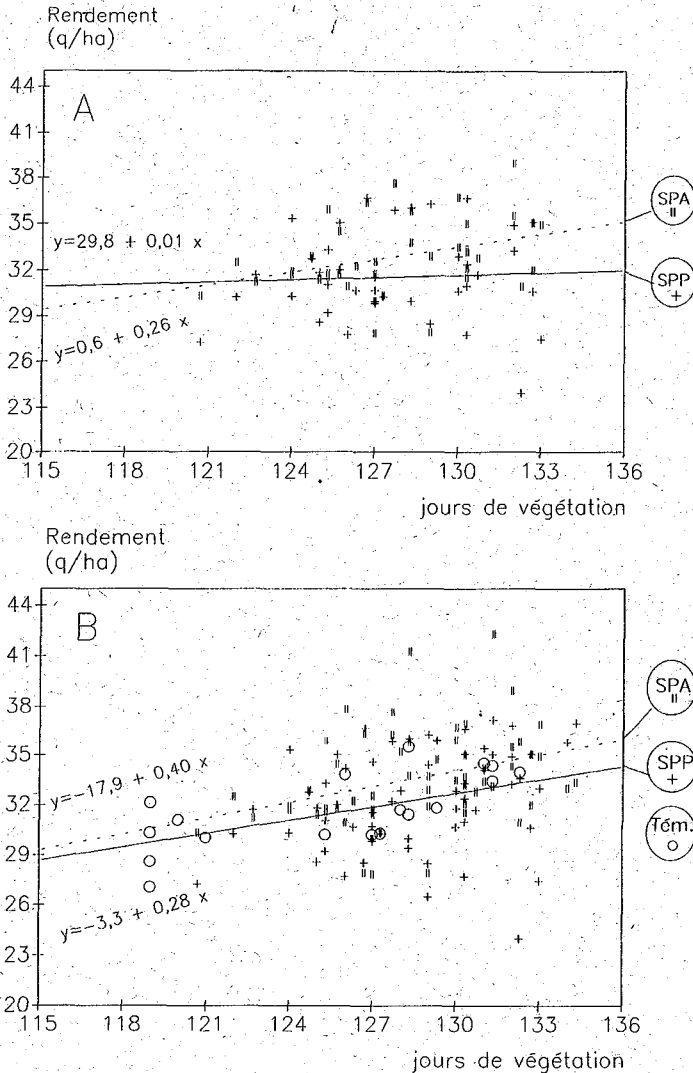


Figure 14. A. Régression observée entre la durée de végétation et le rendement en grain sur les valeurs moyennes de 39 lignées de sélection issues de 26 populations présélectionnées en plaine (SPP, $r= 0,02$ ns) et sur les valeurs moyennes des lignées de sélection issues de ces mêmes populations présélectionnées en altitude (SPA, $r=0,41^{**}$)
B. Même régression sur l'ensemble du matériel élite ($r=0,30^*$ et $r=0,58^{**}$ resp.). Témoins présentés ($r=0,72^{**}$).



La droite de régression SPP est de pente presque nulle du fait de faibles performances de plusieurs des lignées les plus tardives (> à 129 jours). Aucune relation significative entre précocité et rendement n'existait donc sur ce matériel ($r=0,02ns$). En revanche, précocité et rendement étaient liés ($r=0,41^{**}$) sur matériel SPA. Les bonnes lignées (celles situées sur la marge supérieure du nuage de points) sont au nombre de 7 pour les SPA et de seulement 3 dans les SPP. La fig. 14 B. inclut dans cette régression 22 autres lignées SPP et 23 lignées SPA qui, non appariables par croisement ont néanmoins été conservées pour le programme pratique de sélection. Elles ont été incluses dans le même groupe d'essais. La position des témoins montre qu'environ le quart des lignées étaient prometteuses et méritaient d'être retenues en seconde année. Sur l'ensemble du matériel les pentes des régressions étaient comparables entre présélection. La droite SPA était pourtant située largement en dessus de la SPP. Les autres caractères de comparaison des 39 paires sont donnés au tab. 33.

Tableau 33.

Caractéristiques moyennes à Changins des lignées sélectionnées et de l'ensemble du matériel selon la présélection subie.

	Paires sélectionnées		Ensemble du matériel retenu	
	SPP N=39	SPA N=39	SPP N=61	SPA N=62
Verse (1-5)	3,5	- 3,1	3,3	- 2,9
Rendement (q/ha)	31,6	* 32,9	32,4	* 33,6
Jours de végétation	128	- 126	129	- 127
Productivité ($kg.j^{-1}.ha^{-1}$)	24,8	** 26,0	25,2	** 26,4
Note de froid (1-3)	2,1	** 1,7	2,0	** 1,6

Aucune différence de résistance à *Peronospora manshurica* ou à *Pseudomonas syringae* n'ont été visibles selon la présélection, alors que les différences entre croisements étaient marquées pour le mildiou.

La résistance à la verse n'a pas été influencée de manière significative par la présélection. Malgré une tendance à être plus précoces, les lignées SPA avaient de manière significative un rendement supérieur.

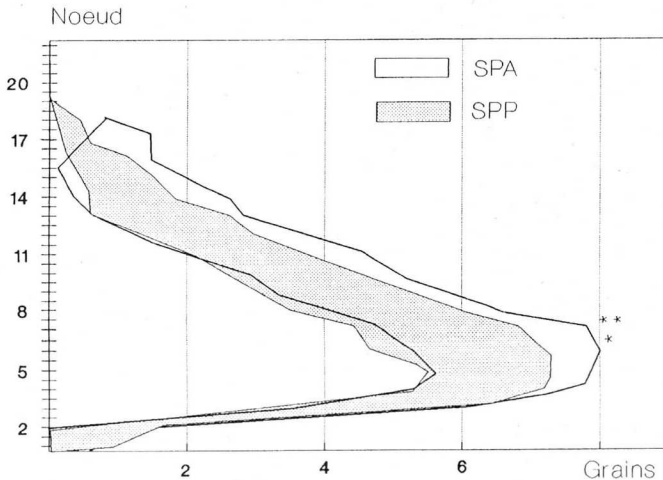
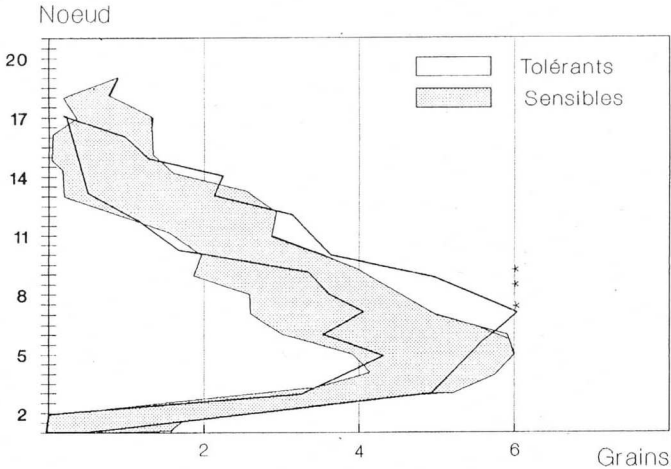
Parmi les 39 paires, seulement 5 lignées (6 %) ont reçu en moyenne des 3 répétitions la note de froid de 1,0, soit une meilleure note que 'Maple Arrow', noté 1,3. Parmi ces 5 lignées 4 provenaient de la sélection altitude et toutes du croisement Simpson/CH20323. En revanche, parmi les 6 lignées ayant reçu la note 3,0 une seule provenait de cette sélection altitude.

La fig. 15 A. donne la variation autour de la moyenne ($\pm \sigma$) du nombre de grains par noeud de ces 5 lignées tolérantes et des 6 sensibles. On constate pour les génotypes jugés tolérants une fertilité significativement supérieure de plusieurs noeuds médians. Les génotypes sensibles présentaient quant à eux en tendance plus de grains sur les noeuds inférieurs et au sommet de la plante. Leurs ramifications étaient plus fertiles. Le modèle élaboré et présenté dans la fig.1 (compensation au sommet de la plante et sur les ramifications) se vérifiait donc parfaitement sur ce matériel. La notation visuelle, donnée sur les trois répétitions confirmait ainsi son aptitude à discriminer le matériel sur cette régularité. Les "trous" de fertilités y étaient peu marqués, et le profil moins heurté que dans notre modèle du fait que la moyenne atténue les irrégularités. La fig. 15B. indique que les 39 lignées SPA présentaient sur tous les noeuds une fertilité supérieure, de manière significative sur les noeuds 6 et 7 (grains) ou 7 et 8 (gousses, non représentées). Cette fertilité supérieure de chaque noeud était également visible au sommet de la plante (il ne s'agit donc pas ici de compensation). Nous expliquons cette meilleure fertilité par un meilleur comportement de ces lignées face aux coups de froid survenus lors de la floraison (tab. 31.) sans pouvoir conclure si l'abscission réduite ou la compensation sur le noeud accidenté ont ici joué le rôle prépondérant.

Figure 15. (A-B).

A. Variation autour de la moyenne (moyenne \pm écart-type σ) du nombre de grains par noeud de 5 lignées jugées particulièrement résistantes au froid et de 6 lignées jugées sensibles.

B. Variation autour de la moyenne (moyenne \pm écart-type σ) du nombre de grains par noeud de 39 lignées élités issues de 26 populations présélectionnées en plaine (SPP) et de 39 lignées élités issues de ces mêmes populations présélectionnées en altitude (SPA)



Les corrélations de la notation de tolérance avec le rendement ($r = 0,24$ ns), avec la productivité ($r = -0,31^*$), sont faibles et indiquent que le noteur est apte à ne pas se laisser influencer par la fertilité totale par plante (nombre de grains sur la tige principale et les ramifications). Son jugement de tolérance s'adapte donc au groupe de maturité du génotype et considère en priorité la **régularité** de la distribution du grain sur la tige principale.

4.2.4. Discussion.

Nous constatons parfaite conformité entre les observations faites sur lignées aléatoires et sur lignées sélectionnées. La présélection en altitude a donné du matériel plus productif en année à faible potentiel, plus stable, car de meilleure tolérance au froid. Les performances en années moyennes (sans stress marqué) étaient égales quelle que soit la présélection subie, les "coûts" de la tolérance ont été faibles ou nuls. Nous avons conscience que les différences d'héritabilité observées en 1990 et 1991 entre les deux sites ne sont pas aussi importantes chaque année et seraient plus faibles sous irrigation importante. Néanmoins, le matériel plus productif, plus tolérant et plus stable obtenu en seulement deux cycles de sélection altitude (1987 et 1988) nous fait considérer le critère "régularité du profil fructifère" comme critère majeur de sélection. Il nous incite à adopter le site de Longiród comme principale pépinière de sélection malgré les nombreux inconvénients de ce lieu : le mildiou étant plus rarement présent dans cette pépinière que dans les conditions chaudes de la plaine, les résistances à cette maladie devront être sélectionnées en plaine. Ce lieu est beaucoup moins sûr du fait de levées lentes rendant les semis plus vulnérables. Ce lieu demande davantage de manutentions à la récolte puisque les plantes doivent être lentement séchées avant battage. La semence obtenue y est en général de plus faible vigueur et la densité des semis doit être renforcée. Le grain récolté

présente plus souvent qu'en plaine une diffusion des pigments du hile sur l'ensemble de la graine. Ce caractère est peu apprécié dans les échanges de matériel génétique car souvent assimilé au seul virus SMV (SINCLAIR, 1982).

5. Discussion générale et conclusions.

La fréquence des températures ponctuellement basses qu'ont à subir les cultures de soja en Europe septentrionale est élevée et les effets du froid suffisamment néfastes à la stabilité du rendement de cette espèce pour justifier une sélection pour la tolérance en phase reproductrice. Ce travail montre qu'il serait faux d'assurer que les meilleures lignées en absence de stress seront aussi les meilleures en présence de stress et justifie donc les travaux spécifiques entrepris. L'amélioration du niveau moyen de tolérance est une opération longue, difficile et coûteuse comme pour l'amélioration de tout autre caractère quantitatif. L'un des buts de ce travail était de mieux comprendre les mécanismes permettant à certains génotypes de maintenir un profil fructifère régulier malgré le froid. La modélisation et la simplification de notre définition de la tolérance à cette seule régularité du profil a permis de révéler une importante variabilité génétique concernant abondance et échelonnement dans le temps de la floraison latérale. Ces deux composantes morphologiques de la tolérance au sens large sont précieuses puisque utilisables indépendamment du lieu comme critère indirect de sélection. Elles donnent une composante qualitative bienvenue en sélection pour la tolérance. Le contrôle oligogénique du synchronisme (SCHORI et GASS, 1994) et la forte héritabilité du nombre de fleurs latérales expliquent sans doute pourquoi la sélection pour un faible nombre de noeuds stériles a si bien répondu à la sélection en altitude. Notre travail n'a en revanche donné aucune réponse concernant les éventuelles différences génotypiques d'abscission florale en cas de stress. Cet aspect de la tolérance au sens strict est actuellement étudié par GASS (GASS et al., 1994) sur le même matériel génétique et contribuera grandement à la construction de l'idéotype tolérant. Le second but de ce travail visait à choisir site et pression de sélection efficaces à l'amélioration du niveau moyen de tolérance au froid. Il s'agissait de vérifier l'aptitude d'un

jugement visuel à discriminer de nombreux génotypes de manière fiable sur leur tolérance. Nous avons pu montrer sur soja que pour des caractères tels le nombre de noeuds non-fructifères, la production de grains par noeud ou la durée de végétation (et donc la productivité), le meilleur site de sélection n'est pas obligatoirement celui dans lequel l'organisme devra vivre, mais bien celui permettant la meilleure expression du caractère sélectionné (FALCONER, 1952, cité par BURTON; 1987; FREY, 1964). Enfin, nous devons nous assurer qu'aucune dérive génétique n'a lieu lors d'une sélection en un lieu atypique, hors de la zone de culture de l'espèce. Les populations sélectionnées en altitude pour leur tolérance ont donné selon le cas des lignées plus productives ou de productivité égale à celles issues de sélection plaine. Ces lignées avaient une meilleure stabilité du rendement en plaine et étaient plus tolérantes au froid. Il est vrai que la réponse apportée a été d'autant plus nette que le lieu Changins s'est avéré être trop sec et donc inadapté en 1990 et 1991 à une sélection pour la productivité (rdt.j⁻¹). D'après nos observations faites sur le réseau suisse d'homologation, il semble que le niveau moyen de tolérance au sec des obtentions de Changins est comparable à celui des obtentions étrangères. La variabilité génétique disponible pour ce caractère est pourtant relativement faible dans notre matériel de sélection et l'amélioration de la résistance à cet autre stress abiotique demanderait un choix spécifique de géniteurs. L'approche du problème serait la même : définition du stress et de la tolérance, recherche d'éventuels critères indirects et choix des sites et méthodes de sélection. Tous les progrès réalisables concernant l'adaptation du soja aux conditions fraîches de l'Europe du nord et du Canada sont redevables au talent et à l'enthousiasme de Swen Holmberg, sélectionneur s'étant donné comme but d'adapter cette espèce thermophile aux conditions climatiques de la Suède. Bien entendu, l'amélioration de la tolérance au froid en phase reproductive n'est que l'un des aspects de la tolérance au froid, cette tolérance n'étant elle même que l'un des facteurs

d'adaptation. La création variétale devra continuer à incorporer aux moindres coûts génétiques et économiques les nombreuses caractéristiques permettant une culture rentable de cette espèce.

6. Résumé-Summary-Zusammenfassung.

6.1. Résumé.

L'Institut des sciences végétales de l'Ecole polytechnique fédérale de Zurich et la Station fédérale de recherches agronomiques de Changins considèrent la tolérance au froid du soja [*Glycine max* (L.) Merr.] en phase reproductive comme un important critère de sélection, une sensibilité à ce stade étant l'une des causes de l'instabilité du rendement de cette espèce en climat tempéré frais. Ce travail avait pour objectif de comprendre quels mécanismes contribuent à expliquer le meilleur comportement sous conditions fraîches (températures ponctuellement inférieures à 12°C) de certains génotypes de soja. Il était également de chercher un éventuel critère indirect de sélection facilitant l'amélioration variétale de la tolérance au froid en phase reproductive. Dans le programme suisse de sélection, nous définissons la tolérance au froid en phase reproductive comme l'aptitude de certains génotypes à maintenir sous conditions fraîches une répartition régulière de leurs gousses sur la tige principale. Ils présentent à maturité moins de noeuds non fructifères et leurs gousses contiennent en moyenne davantage de grains.

Mécanisme de la tolérance et critère indirect de sélection.

La meilleure régularité de la distribution des gousses sur génotypes tolérants a pu être partiellement expliquée par des essais implantés en parallèle en conditions de plaine (Changins, Nyon, Suisse, 436 m alt.) et en conditions plus fraîches d'altitude (Longirod, Suisse, 844 m alt.) en 1990 et 1991. Sur dix génotypes de différents niveaux de tolérance au froid la totalité des fleurs présentes sur deux noeuds a été supprimée pour simuler une abscission due au froid et étudier la compensation permise par les fleurs latérales.

Le nombre de fleurs par racème central était peu variable dans notre matériel précoce et sub-sessile. En revanche, le nombre

de fleurs latérales présentait une large variabilité génotypique pouvant être mise en relation avec le niveau de tolérance : les génotypes jugés tolérants avaient, pour la plupart, une floraison latérale abondante, les sensibles présentaient au contraire soit une floraison peu abondante, soit une floraison latérale presque simultanée à celle du racème central, les rendant peu aptes à compenser un accident survenant à la floraison centrale. Le nombre de gousses matures produites en compensation sur les racèmes latéraux était, en deux environnements sans stress hydrique important, d'autant plus élevé que le nombre de fleurs latérales était élevé ($r=0,85^{**}$ et $r=0,62_{ns}$). Sous stress hydrique plus important, cette même relation existait pour la formation des gousses de compensation ($r=0,89^{**}$), mais beaucoup d'entre elles avortaient avant maturité. La forte héritabilité du nombre de fleurs des racèmes latéraux, et le fait que ce nombre détermine étroitement l'abondance de la fructification compensatoire en conditions favorables, nous font considérer ce caractère comme un bon critère indirect de sélection. Ce critère, qui doit inclure une observation de la chronologie du développement, est particulièrement intéressant car observable dans divers environnements, en présence ou absence de stress. Une sélection pour une abscission réduite nécessite néanmoins toujours l'utilisation d'une pépinière à climat frais. Ce travail a montré que la compensation survenant sur d'autres noeuds (sommets de la tige ou ramifications) était moins intéressante en amélioration variétale car de faible intérêt agronomique et présentant peu ou pas de différences génotypiques (autre que celle concernant la durée de végétation). Le stade "jeune bouton", soit le stade précédant de 4-5 jours (53-67 degrés.-jours) l'anthèse, a été particulièrement affecté par le froid dans un essai en conditions contrôlées portant sur la lignée sensible 'CH20951'.

Le second but majeur de ce travail était de juger des possibilités pratiques de sélection pour la tolérance au froid.

Efficacité d'une pression de sélection pour la tolérance au froid exercée sur générations ségrégantes en altitude.

Il s'agissait de voir dans quelle mesure une sélection massale exercée en conditions climatiques fraîches d'altitude sur générations F3 et F4 était apte à augmenter la fréquence des génotypes tolérants. Il fallait de plus vérifier si cette sélection, exercée en un milieu atypique de la zone de culture de l'espèce, entraînait une dérive vers du matériel génétique non souhaité pour la plaine. Pour ce faire, 26 populations ont été présélectionnées parallèlement en plaine (Changins) et en altitude (Longirod) en 1987 et 1988. La comparaison portait, de 1990 à 1992 à Changins et à Longirod sur un nombre important de lignées quasi-homozygotes (F5:6 à F5:8) extraites de ces populations. Il apparaît, tant sur échantillonnage aléatoire que sur lignées sélectionnées, que les critères "profil fructifère régulier", et faible nombre de noeuds non-fructifères répondent particulièrement bien à la sélection visuelle. Nous expliquons cette bonne réponse par les héritabilités élevées du type de floraison. Le matériel issu des populations présélectionnées en altitude était à la fois plus tolérant, plus productif et plus stable que le matériel issu de la présélection plaine. Cet avantage était d'autant plus net que l'environnement d'expérimentation était frais ou à faible potentiel de rendement. En conditions favorables (permettant un rendement élevé) ce matériel avait les mêmes performances que le matériel issu de la sélection plaine. Il apparaît donc que dans les conditions moyennes de culture, l'incorporation de la tolérance au froid s'est faite sans effet dépressif sur le potentiel de la plante, sans "coût génétique". Aucune dérive ou sélection induite de caractères défavorables n'a été mise en évidence. Les conditions marginales de Longirod, déficitaires en cumul de température, mais de bilan hydrique plus régulier ont permis une meilleure révélation de la variabilité génétique pour la productivité (rdt.j^{-1}). Les stress thermiques (températures ponctuellement inférieures à 12 °C durant la

floraison), plus fréquents en altitude, ont permis de sélectionner sur un caractère mal révélé en plaine : la présence de noeuds sans gousses. Nous supposons qu'outre la sélection pour des génotypes à abscission réduite en présence de stress, cette sélection massale a retenu indirectement les génotypes à floraison latérale abondante et décalée.

Nous concluons que le meilleur environnement de sélection n'est pas obligatoirement celui dans lequel l'organisme devra vivre, mais bien celui permettant la meilleure expression du caractère sélectionné. Notre schéma de sélection est modifié en conséquence.

Influence de la provenance et du poids de mille grains (PMG) de la semence sur la morphologie de la plante.

La totalité des essais résumés ci-dessus a été effectuée sur des semences de même provenance géographique. En effet, un premier essai implanté à Changins en 1989 et incluant 16 génotypes homozygotes dont la semence provenait de deux lieux à climat très différent (Changins et Longirod) a montré un effet significatif de la provenance sur la vigueur (masse sèche) des plantes. Cet effet s'est maintenu jusqu'à maturité (nombre de grains et poids moyen d'un grain). L'interaction entre la provenance de la semence et les génotypes était significative pour le nombre de grains et de gousses. Un autre essai comparait en 1989 à Changins des lots de même provenance de 4 génotypes subdivisés en trois calibres (PMG) différents. Les plantes issues du gros calibre se distinguaient à maturité par un nombre de gousses significativement supérieur. Nous concluons que toute comparaison génétique portant sur la fertilité par plante doit, pour cette espèce, utiliser de la semence de même provenance et en évitant de choisir un calibre particulier.

6.2. Summary.

The Institute of Plant Sciences of the Swiss Federal Institute of Technology Zurich and the Federal Agricultural Research Station Changins consider the cold tolerance of soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] during its reproductive phase as an important selection criterion. Cold sensitivity during this development stage is one of the causes of the species' yield instability in cool temperate climates. This work had the objective to assess the mechanisms contributing to the superior performance of certain genotypes under cool conditions (momentary temperatures inferior to 12°C). The objective was equally to search for an indirect selection criterion to assist breeding for cold tolerance during the reproductive phase.

In the Swiss Breeding Programme, we define cold tolerance during the reproductive phase as the aptitude of certain genotypes to retain a regular pod distribution along the main stem despite cool conditions. These genotypes have less barren or poorly yielding nodes at harvest and their mean seed per pod yield is higher.

Tolerance mechanism and indirect selection criterion.

The superior regularity of the pod distribution of certain tolerant genotypes could partially be explained by trials conducted simultaneously in the plain (Changins, Nyon, Switzerland, 436 m altitude) and in cooler high elevation (Longirod, Switzerland, 844 m altitude) during 1990 and 1991. Of 10 genotypes differing in cold tolerance, all flowers present on 2 nodes were removed to simulate abscission due to cold and study the compensation made possible by the lateral racemes. The number of flowers on the central raceme showed little variation in our sub-sessile flowering and early maturing genotypes. However, the number of lateral flowers produced differed greatly between genotypes and was related to the tolerance level. The genotypes considered as tolerant

mostly had abundant lateral flowering, while the sensitive ones had either a low number of lateral flowers or a near synchronous blooming of central and lateral flowers and consequently a low aptitude to compensate a loss of flowers occurring on the central raceme. The number of mature pods produced as compensation on lateral racemes in 2 environments with favourable water household, was related to the number of lateral flowers ($r=0,85^{**}$ and $r=0,62ns$). Under drought stress the same relation existed for developing pods ($r=0,89^{**}$), but many of these abscised before maturity. The high heritability of the number of flowers on lateral racemes and the fact that this number is closely related to the abundance of compensatory pods under favourable conditions, move us to consider this trait as a suited criterion for indirect selection. This criterion which must include an observation of the timing of flower development, is particularly interesting as it can be observed in different environments, in presence or absence of stress. Breeding for reduced abscission, however still requires selection under cool conditions.

This work has shown that compensation occurring at other nodes (top of the stem or side stems) is less interesting to breeders as it presents little practical use and little or no genotypic variability (other than earliness). The "young bud" stage, that is the stage 4 to 5 days before anthesis (53-67 degree.days) was particularly affected by cold in an experiment conducted under controlled conditions with the sensitive line 'CH20951'. The second major objective of this work was to evaluate practical possibilities to select for cold tolerance.

Efficiency of selection for cold tolerance applied on segregating populations at a higher altitude.

The purpose was to assess to what extent a mass selection of F3 and F4 generations under cool conditions at high altitudes brings about a higher frequency of tolerant genotypes. It was also necessary to check whether selection in an environment

differing from the culture zone would bring about a genetic drift from the traits desirable in the plain. To implement this, 26 populations were preselected simultaneously in the plain (Changins) and at high elevation (Longirod) in 1987 and 1988. The comparison of a high number of near-homozygous lines (F5:6 to F5:8) extracted from these populations was then made from 1990 to 1992 in Changins and Longirod.

It appears both on randomly selected and best lines, that the criteria "regular pod distribution" and low number of barren nodes respond particularly well to visual selection. This high response is explained by the high heritability of the flowering type. The material derived from the populations preselected at high altitude showed higher tolerance and productivity and a better stability than the material derived from the populations preselected in the plain. This advantage was more distinct in cooler environments or conditions limiting yield potential. Under favourable conditions (permitting a high yield) the performance was not related to the preselection site.

Under normal cropping conditions it consequently appears that the incorporation of cold tolerance could be achieved without depressing effect on yield, that is, without "genetic expense". No drift or induced selection of undesirable traits could be demonstrated. The marginal growing conditions at Longirod, deficient in heat cumulation but more regular in water household enabled a better distinction of genetic variability for productivity (yield per day of vegetation). The cold stresses (momentary temperatures inferior to 12°C during flowering), more frequent at higher altitude, have allowed for the selection of a trait poorly revealed in the plain: the presence of barren nodes.

We suppose that this mass selection not only retained genotypes with reduced abscission in the presence of stress, but also indirectly, genotypes with higher and asynchronous production of lateral flowers.

We conclude that the best environment for selection is not always the one in which the organism will have to thrive, but

the environment permitting the best expression of the trait to be selected. Our breeding scheme is modified accordingly.

Influence of the origin and weight of the seed on plant morphology.

Whereas all trials previously mentioned were conducted with seed from the same geographic origin, an experiment planted in Changins in 1989 and including 16 homozygous genotypes was conducted with seed coming from 2 climatically very distinct sites (Changins and Longirod). Plant vigour (dry matter production) was significantly influenced by the seed origin. This effect was maintained up to maturity (seed number and mean seed weight). The interaction between seed origin and genotype was significant for seed and pod number.

Another trial planted in Changins in 1989 compared seed of 4 genotypes of the same origin but grouped in 3 size classes. Plants from the largest seeds had significantly more pods at harvest. We conclude that any genetic comparison related to fertility must be done, for this species, with seed from the same origin and avoiding the choice of a particular seed size.

6.3. Zusammenfassung.

Das Institut für Pflanzenwissenschaften der Eidgenössischen Technischen Hochschule Zürich und die Eidgenössische Landwirtschaftliche Forschungsanstalt Changins betrachten die Kältetoleranz der Sojabohne [*Glycine max* (L.) Merr.] während der Reproduktionsphase als wichtiges Zuchtziel, da die Kälteempfindlichkeit in diesem Stadium für die großen Ertragsschwankungen in kühlen, temperierten Klimagebieten verantwortlich ist.

Ziel dieser Arbeit war es, die Mechanismen des besseren Verhaltens gewisser Genotypen unter kühlen Bedingungen (Temperaturschwankungen bis unter 12°C) zu verstehen. Es ging auch darum, ein eventuelles indirektes Auslesekriterium zu suchen, welches bei der Züchtung von Sorten mit guter Kältetoleranz verwendet werden kann.

Im schweizerischen Zuchtprogramm definieren wir die Kältetoleranz während der Reproduktionsphase als die Fähigkeit gewisser Genotypen, unter kühlen Bedingungen eine regelmäßige Verteilung der Hülsen am Haupttrieb auszubilden. Bei der Ernte weisen sie weniger unfruchtbare Knoten auf und enthalten im Durchschnitt mehr Samen pro Hülse.

Mechanismen der Toleranz und indirektes Auslesekriterium.

Die bessere Regelmäßigkeit der Hülsenverteilung toleranter Genotypen konnte teilweise erklärt werden durch Parallelversuche im Unterland (Changins, Nyon, Schweiz, 436 m ü. M.) und in einer kühleren Höhenlage (Longirod, Schweiz, 844 m ü. M.) während der Jahre 1990 und 1991. Es wurden an zehn Genotypen mit unterschiedlicher Kältetoleranz an zwei Knoten alle anwesenden Blüten entfernt, um die Wirkung des Blütenfalls durch Kälte zu simulieren und die Kompensationsfähigkeit der lateralen Blütenstände zu studieren. Die Blütenzahl des zentralen Blütenstandes war in unserem frühreifen Pflanzenmaterial mit kurzgestielten Blüten ziemlich konstant.

Dagegen erwies sich die Anzahl Nebenblüten zwischen den Genotypen als sehr variabel, was auf die Kältetoleranz zurückzuführen war : die als tolerant eingestuft Genotypen zeigten meistens eine starke Nebenblütenbildung, die kälteanfälligen besaßen dagegen entweder eine geringe Zahl von Nebenblüten oder diese blühten mehr oder weniger gleichzeitig mit denjenigen des Zentralblütenstandes, was ihre Befähigung zur Kompensation eines umweltbedingten Ausfalles der Zentralblüten verringert. Die Anzahl reifer Hülsen, die zur Kompensation auf den Nebenblüten gebildet wurden war an zwei Orten mit geringem Trockenheitsstress umso höher, als die Nebenblütenzahl höher war ($r=0,85^{**}$ und $r= 0,62$ ns). Unter stärkerem Trockenheitsstress bestand diese Korrelation auch für die kompensative Hülsenbildung ($r=0,89^{**}$), aber viele der neugeformten Hülsen fielen vor der Reife ab. Die gute Heritabilität der Anzahl Nebenblüten ($H=0,69$), sowie die Tatsache, daß ihre Zahl unter günstigen Bedingungen eng mit der Kompensierung verbunden ist, lassen uns dieses Merkmal als gutes Auslesekriterium einstufen. Unter Einbezug des chronologischen Ablaufes der Nebenblütenentwicklung ist dieses Kriterium für die Züchtung besonders wertvoll, denn es kann unter den verschiedenartigsten Umweltbedingungen (mit oder ohne Stress) beobachtet werden. Immerhin bleibt, zur Auslese auf geringen Blütenfall, ein Zuchtgarten in Höhenlagen unentbehrlich. Diese Arbeit zeigt, daß die Kompensation durch andere Knoten (Triebspitze oder Verzweigungen) weniger interessant ist, da ihr agronomischer Vorteil zweifelhaft ist und da wenig genetische Unterschiede bestehen (außer bezüglich der Vegetationsdauer selbst). In einem Versuch mit experimenteller Kältbehandlung erwies sich im Zuchtstamm 'CH20951' das Stadium "junge Knospe" (d.h 4-5 Tage vor der Anthese), als besonders kälteempfindlich.

Das zweite Hauptanliegen dieser Arbeit war die Beurteilung der praktischen Möglichkeiten für die Züchtung von kältetoleranten Sorten.

Wirkung eines Selektionsdruckes für Kältetoleranz auf aufspaltende Generationen in höheren Lagen.

Es wurde untersucht, inwiefern eine Massenselektion in den Filialgenerationen F3 und F4 an einem kühleren Höhenstandort (Longirod) die Häufigkeit kältetoleranter Genotypen erhöhen könnte. Es sollte gleichzeitig geprüft werden, ob eine solche Selektion unter atypischen Bedingungen (nicht repräsentativ für Sojakulturstandorte) eine genetische Verschiebung gegen unerwünschte Merkmale bewirken könnte. Zu diesem Zweck wurden 26 Populationen gleichzeitig in niederen (Changins) und in höheren Lagen (Longirod) während der Jahre 1987 und 1988 vorselektioniert. Der Vergleich fand 1990-1992 in Changins und Longirod statt. Er umfaßte eine große Anzahl beinahe homozygoter (F5:6 bis F5:8) Linien aus diesen Populationen. Es ergab sich, begründet sowohl auf zufälligen Stichproben von Linien als auch auf selektionierten Zuchtlinien, daß für beide Merkmale, "regelmäßige Hülsenverteilung" und "geringe Anzahl unfruchtbarer Knoten", die Züchtung in Longirod besonders effizient war. Wir erklären diesen guten Erfolg durch die hohe Heritabilität des obenerwähnten Blütentyps. Das Material, das aus in Höhenlage vorselektierten Populationen stammte, war sowohl kältetoleranter als auch produktiver (Ertrag pro Tag) und stabiler als dasjenige aus der Vorselektion in den Niederungen. Dieser Vorteil war umso ausgeprägter, als die Umweltbedingungen der Versuchslage kühler und unproduktiver waren. Unter günstigen Bedingungen (bei hohem Ertrag) ergab dieses Material ebenso gute Ergebnisse wie das in niederen Lagen gezüchtete. Es scheint also, daß sich der Einbau der Kältetoleranz ohne negativen Einfluß auf das Ertragspotential der Pflanze verwirklichen läßt, d.h. ohne "genetische Kosten". Es konnte keine unerwünschte genetische Verschiebung nachgewiesen werden. Die marginalen Bedingungen von Longirod mit defizitären Temperatursummen, jedoch ausgeglichenerem Wasserhaushalt, haben eine bessere Ausprägung der genetischen Variabilität der Produktivität ermöglicht. Der häufiger

auftretende Kältestress erlaubte die Auslese für ein in den Niederungen schlecht ausgeprägtes Merkmal, nämlich das Auftreten von Knoten ohne Hülsen. Wir vermuten, daß diese Massenselektion außer der Auslese von Genotypen mit reduziertem Blütenfall indirekt auch Genotypen mit starker und zeitlich verschobener Nebenblütenbildung bevorzugt hat. Wir ziehen die Schlußfolgerung, daß der beste Auslesestandort nicht mit dem besten Kulturstandort übereinstimmen muß, sondern daß er sich dort befindet, wo die erwünschte Eigenschaft am besten zum Ausdruck kommt. Unser Selektionsschema wurde in diesem Sinn umorganisiert.

Einfluß der Herkunft der Samen und ihres Tausendkorngewichtes (TKG)

Die oben vorgestellten Versuche wurden alle mit Samen derselben geographischen Herkunft durchgeführt. Es hatte sich nämlich in einem Versuch in Changins 1989 gezeigt, daß die Herkunft der Samen von 16 homozygoten Genotypen, die an zwei klimatisch unterschiedlichen Standorten (Changins und Longirod) vermehrt worden waren, signifikante Einflüsse auf die Wuchskraft (Trockenmasse) der Pflanze ausübte. Diese Wirkung war bis zur Reife sichtbar (Kornzahl und Einzelkorngewicht). Für Anzahl Hülsen und Körner wurden signifikante Interaktionen zwischen Herkunft der Samen und der Genotypen festgestellt. In einem anderen Versuch wurden auf 4 Genotypen in Changins Samenposten gleicher Herkunft in drei Kaliber (TKG) unterteilt. Die Pflanzen, die aus dem größten Kaliber hervorgingen, unterschieden sich bei der Reife durch eine erhöhte Hülsenzahl. Wir schließen daraus, daß für jeden Vergleich der genetisch bedingten Fertilität nur Samen gleicher Herkunft und ähnlicher Kalibrierung verwendet werden sollten.

7. Bibliographie.

ALLEN F.L., COMSTOCK R.E et RASMUSSEN D.C. (1978). Optimal environments for yield testing. *Crop Science* **18**, 747-751.

BANNEROT H. (1981) L'évaluation précoce des croisements chez les plantes autogames. Exemple du haricot grain. *Le Sélectionneur Français* **29**, 35-39

BRAMLAGE W.J., LEOPOLD A.C. et SPECHT J.E. (1979). Imbibitional chilling sensitivity among soybean cultivars. *Crop Science* **19**, 811-814.

BRIM C.A. (1973) Quantitative genetics and breeding In: J.R. Wilcox (Ed.) Soybean, improvement, production and uses. Agronomy 16, Madison, USA

BRIM C.A. (1966) A modified pedigree method of selection in soybeans. *Crop science* **6** 220-221

BRUN W.A. et BETTS K.J. (1984). Source/sink relations of abscising and non abscising soybean flowers. *Plant Physiology*, **75**, 187-191.

BURTON J.W et BRIM C.A (1981). Recurrent selection in Soybeans. III. Selection for increased percent oil in seeds. *Crop Science* **21**, 31-34

BURRIS J.S., EDJE O.T et WAHAB A.H. (1973). Effect of seed size on seedling performance in soybeans : II. Seedling growth and photosynthesis and field performance. *Crop Science* **13**, 207-210.

BURTON J.W. (1987). Quantitative genetics : results relevant to soybean breeding. In: J.R. Wilcox (Ed.) Soybean, improvement, production and uses. Agronomy 16. Madison, USA

BYRON D.F. et ORF J.H. (1991). Comparison of three selection procedures for development of early-maturing soybean lines. *Crop Science* **31**, 656-660.

ECOCHARD R. GALLAIS A. PAUL M.H et PLANCHON C. (1979) Héritabilité et réponse à la sélection de caractères physiologiques liés au rendement chez le Soja. *Annales Amélioration des Plantes* **29**, 493-514

EMPIG L.T. et FEHR W.R. (1971). Evaluation of methods for generation advance in bulk hybrid soybean populations. *Crop Science* **11**, 51-54

FEHR W.R. et CAVINESS C.E. (1977). Stages of soybean development. Coop. Ext. Service., Iowa State Univ. Special Rep. 80 , 3-11

FEHR W.R et PROBST A.H. (1971). Effect of seed source on soybean strain performance for two successive generations. *Crop Science* 11, 865-867.

FONTES L.A.N. et OHLROGGE A.J. Influence of seed size on population yield and other characteristics of soybean (*Glycine max* [L.] Merr.). *Agronomy Journal* 64, 834-836.

FREY K.J. (1964). Adaptation reaction of oat strains selected under stress and non-stress environmental conditions. *Crop Science* 4, 55-58.

GAI J., PALMER R.G. et FEHR W.R. (1984). Bloom and pod set in determinate and indeterminate soybeans grown in China. *Agronomy Journal*, 76, 979-984.

GASS T., SCHORI A., FOSSATI A., SOLDATI A. et STAMP P. (1994) Some components contributing to tolerance of soybean (*Glycine max* [L.] Merr.) to low temperature stress during flowering. Crop Adaptation to cool, wet climates. Workshop COST 814, Aberystwyth, G.B. pp.91-96

HAMBLIN J., FISHER H.M. et RIDINGS H.I. (1981). The choice of locality for plant breeding when selecting for high yield and general adaptation. *Euphytica* 29, 161-168

HANNAFIAH T.O. (1991). Mise en place des composantes du rendement et productivité de géotypes quasi-isogéniques pour le type de croissance chez le soja. Thèse de docteur-ingénieur, Université de Montpellier II.

HICKS D.R. et PENDLETON J.W. (1969). Effect of floral bud removal on performance of soybeans. *Crop Science*, 9, 435-437.

HOLMBERG S.A. (1973). Soybeans for cool temperate climates. *Agri Hortique Genetica.*, 31, 1-20.

HONGJUN Xu et WILCOX J.R. (1992) Recurrent selection for maturity and percent seed protein in *Glycine max* based on S₀ plant evaluations. *Euphytica* 62 , 51-57.

HUFF A. et DYBING C.D. (1980). Factor affecting shedding of flowers in soybean [*Glycine max* (L.) Merr.]. *Journal of Experimental Botany*, 31, 751-762.

HUME D.J. et JACKSON A.K.H. (1981a). Frost tolerance in soybeans. *Crop Science*, **21**, 689-692.

HUME D.J. et JACKSON A.K.H. (1981b). Pod formation in soybeans at low temperatures. *Crop Science*, **21**, 933-937.

JONES D.J et GAMBLE E.E. (1992) Seed vigour effects on plant growth and yield in soybean. *Plant varieties and seeds* **5** 19-25.

LAWN R.J. et HUME D.J. (1985). Response of tropical and temperate soybean genotypes to temperature during early reproductive growth. *Crop Science* **25**, 137-142.

LUEDDERS V.D., DUCLOS L.A et MATSON A.L. (1973). Bulk, pedigree, and early generation testing breeding methods compared in soybeans. *Crop Science* **13**, 363-364

McALISTER D.F. et KROBER O.A. (1958). Response of soybeans to leaf and pod removal. *Agronomy Journal*, **50**, 674-677.

MUSSER R.L., THOMAS S.A et KRAMER P.J. (1983). Short and long term effects of root and shoot chilling of Ransom soybean. *Plant Physiology*, **73**, 778-783.

NASS, H.G. (1978). Comparison of selection efficiency for grain yield in two population densities of four spring wheat crosses. *Crop Science* **18**, 10-12.

ORR W., de la ROCHE A.I., SINGH J. et VOLDENG H.D. (1983). Imbibitional chilling injury in cultivars of soybeans differing in temperature sensitivity to pod formation and maturation periods. *Canadian Journal of Botany*, **61**, 2996-2998.

PANTER D.M et ALLEN F.L. (1989). Simulated selection for superior yielding soybean lines in conventional vs. double-crop nursery environments. *Crop Science* **29**, 1341-1347

PIGEAIRE A. (1986). Proposition pour le diagnostic cultural chez le soja de type indéterminé. *Informations techniques CETIOM* **94**, 3-13

PRIMAULT B. (1970). Probabilité de maturation du maïs-grain jusqu'au 15 oct. Carte 1:300 000. Station fédérale de recherches d'économie d'entreprise et de génie rural. Tánikon (Ed.)

RAPER C.D. et KRAMER P.J. (1987). Stress physiology. In: J.R. Wilcox (Ed.) *Soybean, improvement, production and uses*. Agronomy 16. Madison, USA

ROSIELLE A.A. et HAMBLIN J. (1981). Theoretical aspects of selection for yield in stress and non-stress environments. *Crop Science* **21**, 943-946.

SAITO M. (1972). Breeding of soybean in Japan. Hokkaido Prefectural Tokachi Agric. exp. Stn. (non publié)

SCHLEPPI P. (1988). Etude des mécanismes de limitation du rendement par des températures fraîches chez des variétés de soja (*Glycine max* [L.] Merr.) de tolérances au froid contrastées. Thèse EPFZ 8696.

SCHLEPPI P., KELLER E.R et SOLDATI A. (1989). Tolérance au froid et formation du rendement de génotypes précoces de soja cultivés en champs. *Revue Suisse d'Agriculture*, **21**, 187-144.

SCHMID J. et KELLER E.R. (1980). The behaviour of three cold tolerant and a standard soybean cultivar in relation to the level and the duration of a cold stress, *Canadian Journal of Plant Science*, **60**, 821-829.

SCHORI A., UEHLINGER S. et FOSSATI A. (1988). Sélection du soja en Suisse. *Revue Suisse d'Agriculture*, **20**, 211-218.

SCHORI A., FOSSATI A. et SOLDATI A. (1992). Sélection pour la tolérance au froid du soja [*Glycine max* (L.) Merr.]. Nécessité de cet objectif et méthode utilisée. *Revue Suisse d'Agriculture*, **6**, 341-344.

SCHORI A. et GASS T. (1994) Description of two flowering types and F2 segregation in relation to pubescence color. *Soybean genetics newsletter* **21** (in press)

SEDDIGH M., JOLLIFF G.D. et ORF J.H. (1988). Field evaluation of early maturing soybean genotypes for differential adaptation to low night temperatures. *Crop Science*, **28**, 639-643.

SEITZER J.F. et VOLDENG H.D. (1978). Cold tolerance in soybeans [*Glycine max* (L.) Merr.]. Ottawa res. stn. (unpublished)

SHARMA R.P., DYBING C.D. et LAY C. (1990). Soybean flower abortion: Genetics and impact of selection on seed yield. *Crop Science*, **30**, 1017-1022.

SHEREPITKO V.V et SICHKAR V.I. (1987). Reaction to low temperature of the F1 crosses and their parental forms and segregation of the F2 populations and the F3 families. *Soybean genetics Newsletter* **14**, 298-307

SINCLAIR, J.B., Editor (1982). Compendium of soybean diseases. Second edition. American Phytopathological Society. St. Paul, Minnesota.

SOLDATI A. et KELLER E.R. (1977). Abklärung von Komponenten des Ertragsaufbaues bei der Sojabohne [*Glycine max* (L.) Merr.] unter verschiedenen klimatischen Bedingungen in der Schweiz. *Schweizerische Landwirtschaftliche Forschung*, **16**, 257-278.

SOLDATI A. et KELLER E.R. (1985). Soybeans adapted to cooler regions. In : R. Shibles (ed.) World soybean research conference III, Westview Press, Boulder and London, 460-467.

SPOLEN W.G., WIEBOLD W.J. et GLENN S. (1986a). Effect of altered intraraceme competition on carbon-14-labelled assimilate and abscisic acid in soybean. *Crop Science*, **26**, 1216-1219.

SPOLEN W.G., WIEBOLD W.J. et GLENN S. (1986b). Intraraceme competition in field-grown soybean. *Agronomy Journal*, **78**, 280-283.

SUMARNO et FEHR W.R. (1982). Response to recurrent selection for yield in soybeans. *Crop Science* **22** 295-299.

SZYRMER J. et JANICKA M. (1985). Screening of soybean genotypes for cold-tolerance during flowering. *Eurosoya* **3**, 51-54.

SZYRMER J. et JANICKA M. (1987). Effect of meteorological conditions on the growth and development of soybean plants. *Biuletyn Instytutu Hodowlii Aklimatyzacji Roslin*, **164**, 43-50.

SZYRMER J. et SZCZEPANSKA K. (1982). Screening of soybean genotypes for cold tolerance during germination. *Zeitschrift für Pflanzenzüchtung* **88**, 255-260.

THOMAS J.F. et RAPER C.D. Jr. (1978). Effect of day and night temperatures during floral induction on morphology of soybeans. *Agronomy Journal*, **70**, 893-898.

UEHLINGER S. 1983. Rapport interne RAC 1981-1982. Sélection du soja. Non publié.

UNANDER D.W., LAMBERT J.W. et ORF J.H. (1983) Effect of seed production environment on genetic differences in cold tolerance during germination. *Soybean genetics Newsletter*, **10**, 59-62.

UNANDER D.W., ORF J.H. et LAMBERT J.W. (1986) Early season cold tolerance in soybean. *Crop Science* **26**, 676-680.

VAN SCHAİK P.H. et PROBST A.H. (1958a). Effects of some environmental factors on flower production and reproductive efficiency in soybeans. *Agronomy Journal*, **50**, 192-197.

VAN SCHAİK P.H. et PROBST A.H. (1958b). The inheritance of inflorescence type, peduncle length, flowers per node and percent flower shedding in soybeans. *Agronomy Journal*, **50**, 98-102.

VIDAL A. et ASTRUC C. (1986). Etude des différents types de croissance du soja. In: CETIOM Paris (Ed.). Le soja. Physiologie de la plante et adaptation aux conditions françaises. pp 17-23

VIDAL A. et HANNAFIAH T.O. (1985). Influence du type de croissance sur la morphologie et la floraison du soja [Glycine max (L.) Merr.]. *Eurosoya*, **3**, 62-70.

VOIGT R.L. et WEBER C.R. (1960). Effectiveness of selection methods for yield in soybean crosses. *Agronomy Journal* **52**, 527-530.

WEBER C.R. et HANSON W.D. (1961). Natural hybridisation with and without ionizing radiation in soybeans. *Crop Science* **1**, 389-392.

WHITEHEAD W.F. et ALLEN F.L. (1990). High- vs. low-stress yield test environments for selecting superior soybean lines. *Crop Science* **30**, 912-918.

WIEBOLD W.J. (1990). Rescue of soybean flowers destined to abscise. *Agronomy Journal*, **82**, 85-88.

WIEBOLD W.J. et PANCIERA M.T. (1990). Vasculature of soybean racemes with altered intraraceme competition. *Crop Science*, **30**, 1089-1093.

8. Remerciements.

Ce travail de méthodologie de sélection pour la tolérance au froid du soja a été effectué à la Station fédérale de recherches agronomiques de Changins. Je remercie le Dr. Alexandre Vez, directeur, d'avoir accepté que ce travail se fasse en parallèle à mes autres responsabilités de sélectionneur.

Ma gratitude va à la Fédération Suisse des Sélectionneurs pour le soutien financier d'une partie de ce travail.

Jé remercie le professeur Peter Stamp et le Dr. Alberto Soldati de m'avoir offert la possibilité d'entreprendre cette recherche. Leurs confiance, conseils et soutien m'ont été précieux.

Ma gratitude est adressée au Dr. Aldo Fossati pour sa constante disponibilité et pour les conseils pertinents qu'il me donna dès 1986.

Elle va à Mr. Thomas Gass pour son amitié, pour la relecture du manuscrit et son aide précieuse à diverses occasions. J'ai eu beaucoup de plaisir à discuter avec lui de froid et de fleurs. Merci à Mr. Jean-Charles de Groote pour la compétence, avec laquelle il m'aida à noter, compter, et sélectionner dans ce matériel doublé.

Que toute l'équipe de techniciens de la section Amélioration des plantes soit remerciée de son aide ponctuelle et précieuse.

9. Curriculum vitae

Nom et prénom: Schori Arnold

Date de naissance : 2 juillet 1957

Filiation : Emil et Michèle née Fraisse

Origine : Rapperswil, Berne

1963-1969 Ecoles primaires à Genève,
Thonon (F) et Annemasse (F)

1969-1976 Ecoles secondaires à
Annemasse et Thonon (F)

1976 Baccalauréat type B.

1979-1984 Ecole polytechnique fédérale
de Zurich.
Section Agronomie

1984 Diplôme d'ingénieur-agronome
Production végétale.

1984-1985 Sélectionneur-stagiaire
Funk Seeds Intl.
RSA et USA.

1985-1993 Collaborateur scientifique.
Sélectionneur soja
Service Amélioration des
céréales. RAC-Changins

1993- Chef du service Amélioration des
plantes fourragères et du soja.
RAC-Changins