

Thèse EPFZ n° 8696

**ETUDE DES MECANISMES DE LIMITATION DU RENDEMENT
PAR DES TEMPERATURES FRAICHES
CHEZ DES VARIETES DE SOJA (GLYCINE MAX (L.) Merr.)
DE TOLERANCES AU FROID CONTRASTEES**

THESE

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

par

PATRICK SCHLEPPI
Ing. agr. dipl. EPFZ
né le 11 mars 1962
de Lignièrès (NE)

Acceptée sur proposition des
Prof. Dr. E.R. Keller, rapporteur,
Dr. A. Soldati et
Prof. Dr. P. Stamp, corapporteurs

Zurich, 1988

Il y a des propriétés communes à toutes choses dont la connaissance ouvre l'esprit aux plus grandes merveilles de la nature.

Blaise Pascal

TABLE DES MATIERES

1 INTRODUCTION GENERALE

1.1	Adaptation du soja aux zones tempérées froides	1
1.2	Sélection de la tolérance au froid	2
1.3	Buts de travail et plan des essais	3

2 DEVELOPPEMENT ET FORMATION DU RENDEMENT EN CONDITIONS DE DEFICIT THERMIQUE (ESSAIS EN CHAMPS)

2.1	Introduction	4
2.2	Matériel et méthodes	5
2.2.1	Lieux d'essais	5
2.2.2	Matériel génétique	6
2.2.3	Mise en place et déroulement des essais	7
2.2.4	Observations et récoltes	7
2.2.5	Analyses statistiques	8
2.3	Résultats	10
2.3.1	Relevés météorologiques	10
2.3.2	Développement phénologique	13
2.3.3	Rendements	16
2.3.4	Structure du rendement	18
2.4	Discussion	25
2.4.1	Températures et développement du soja	25
2.4.2	Températures et structure du rendement	27
2.4.3	Différences entre génotypes	30
2.5	Conclusions	32
2.5.1	Effets de températures suboptimales en plein champ	32
2.5.2	Conséquences pour la sélection	33

3 EFFETS D'UN STRESS DE FROID EN DEBUT FLORAISON SUR LA CROISSANCE, LA MISE A FRUITS ET LA REPARTITION DES PHOTOASSIMILATS (ESSAIS EN SERRES)

3.1	Introduction	34
3.2	Matériel et méthodes	37
3.2.1	Matériel végétal et conditions de croissance	37
3.2.2	Observations et récoltes	38
3.2.3	Marquages au carbone-14	39
3.2.4	Analyses chimiques et radiochimiques	40
3.2.5	Analyses statistiques	41
3.3	Résultats	42
3.3.1	Analyse de croissance et développement phénologique	42
3.3.2	Mise à fruits et rendement	47
3.3.3	Radioactivités	51
3.3.4	Glucides foliaires	56
3.4	Discussion	61
3.4.1	Température et croissance en début de phase reproductrice	61
3.4.2	Mise à fruits	63
3.5	Conclusions	66
3.5.1	Répartition des assimilats et tolérance au froid	66
3.5.2	Recherches nécessaires	66
4	SYNTHESE	68
5	RESUME	69
	SUMMARY	70
	ZUSAMMENFASSUNG	71
6	BIBLIOGRAPHIE	73

1 INTRODUCTION GENERALE

1.1 Adaptation du soja aux zones tempérées froides

Le soja (ou soya, *Glycine max* (L.) Merr.) est originaire de Chine septentrionale. Sa mise en culture et sa distribution à travers la monde ont été résumées par Hymowitz & Newell (1980). Dès le milieu du 18ème siècle, de nombreux essais d'introduction de cette plante ont été entrepris en Europe (Balzli, 1938). Ces tentatives ont le plus souvent échoué (ou alors sont restées au niveau de l'étude de quelques plantes en jardin botanique) car les variétés avaient une floraison trop tardive et ne mûrissaient pas. Bien avant que Garner & Allard (1920) n'expliquent cela par une sensibilité de l'espèce à la photopériode (jours courts nécessaires à la floraison), Haberlandt (1878) avait pu identifier trois variétés (deux chinoises et une de Mongolie) suffisamment précoces et insensibles à la photopériode pour atteindre la maturité à Vienne. D'après les sommes de températures qu'il indique pour leur cycle de végétation, ces variétés seraient aujourd'hui classées dans le groupe de précocité 00. Des essais à différentes dates de semis ou en plusieurs lieux ont été organisés; en 1877, quelques dizaines de plantes de ces variétés ont été testées par Haberlandt et 144 de ses correspondants à travers toute l'Europe centrale, presque partout avec succès.

Oublié après la mort de ce pionnier puis redécouvert périodiquement au gré des difficultés d'approvisionnement alimentaire, le soja n'a pourtant réussi à s'imposer progressivement en Europe qu'un siècle plus tard, bien après son fantastique essor aux Etats-Unis (dès l'entre-deux-guerres).

Alors que l'alimentation en eau est en général limitante dans le sud de l'Europe, Holmberg (1973) puis Soldati (1976) ont pu montrer que la température était le facteur écologique le plus contraignant plus au nord, particulièrement pendant la floraison. Selon Soldati (1976), le développement végétatif et l'induction florale (pour autant que l'on dispose de génotypes adaptés aux jours longs) sont suffisants, le manque de chaleur se répercutant principalement sur le taux de nouaison (fruits récoltés par nombre de fleurs formées) et sur le remplissage des gousses. Des températures estivales

insuffisantes sont aussi considérées comme le principal facteur limitant la croissance végétative et le rendement en grain du soja au nord du Japon (Sanbuichi, 1980). Au Canada (Voldeng, 1988), ce sont à la fois (et selon les provinces) les nuits froides pendant la croissance reproductrice et la durée de la période de végétation (soit les températures pour le semis et la levée respectivement la maturation) qui freinent l'extension de la culture.

La conquête de latitudes plus élevées par la culture du soja nécessite donc, pour être rentable, une amélioration génétique de la tolérance au froid de la plante. Par tolérance au froid, nous entendons la capacité de supporter, pendant une phase de développement déterminée, une température suboptimale sans dommages excessifs, le mot froid étant pris dans un sens relatif, en fonction des exigences de la plante.

1.2 Sélection de la tolérance au froid

La variabilité génétique de la précocité et de la sensibilité à la photopériode est très large entre les centres génétiques du soja, qui s'étendent en Extrême-Orient de 6 à 55° de latitude nord. Contrairement à la photopériode et la durée de végétation, la troisième variable directement liée à la latitude qu'est la température pose plus de problèmes d'adaptation. Le soja est en effet une espèce à exigences thermiques élevées, dont la croissance normale n'est généralement atteinte, selon les phases de son développement, qu'à partir de 12 à 19°C (Enken, 1959, cité par Holmberg, 1973). Une variabilité génétique dans la tolérance au froid existe toutefois pour plusieurs processus essentiels de la croissance du soja: germination et levée (Holmberg, 1973; Littlejohns & Tanner, 1976; Spehar, 1977; Bramlage *et al.*, 1979; Szyrmer & Szczepanska, 1982; Unander *et al.*, 1986), croissance végétative (Sanbuichi, 1980; Schmid & Keller, 1980; Brenner *et al.*, 1984), photosynthèse (Paul & Planchon, 1981, cité par Planchon, 1986), ainsi que floraison et mise à fruits (Holmberg, 1973; Sanbuichi, 1980; Schmid & Keller, 1980; Hume & Jackson, 1981; Uehlinger, 1983, Seitzer & Voldeng, 1979; Brenner *et al.*, 1984).

La confrontation de ces publications montre que le classement des génotypes varie fortement selon les processus physiologiques considérés,

mais aussi selon les méthodes d'expérimentation. La tolérance au froid pendant une phase du développement n'implique donc pas une tolérance au froid généralisée. En outre, un tri des génotypes qui soit fiable et représentatif des réactions aux conditions naturelles est apparemment difficile, et valable seulement sous le type de climat étudié.

Dans son programme de sélection, Holmberg (1973) a utilisé des variétés précoces et peu sensibles à la photopériode provenant des centres génétiques secondaires des îles d'Hokkaido (Japon), de Sakhaline et Kouriles (URSS). Dans ces régions, le climat frais et humide de l'été ne permet la croissance et la culture que de génotypes relativement tolérants au froid quant à la formation des fruits. Pour améliorer la capacité de germination et de levée en sol froid, il s'est servi de variétés de Sibérie orientale.

Dans les programmes actuels d'amélioration de la tolérance au froid, ces sources génétiques sont aussi systématiquement utilisées, souvent par l'intermédiaire des lignées de Holmberg (Voldeng, 1988; Schori, 1988a). La sélection des lignées obtenues par croisement se fait soit en pépinière dans une région climatiquement peu favorable (Saito, 1972; Uehlinger, 1985; Charpentier, 1988) soit aussi en conditions contrôlées (Voldeng, 1987).

1.3 Buts de travail et plan des essais

Deux séries d'essais ont été conduites dans le but de définir les mécanismes responsables de la sensibilité ou de la relative tolérance de différents génotypes très précoces de soja face à un climat tempéré froid.

Une série d'essais en champs en deux lieux et pendant les années 1986 et 1987 a été conduite dans le but d'étudier la formation du rendement de dix génotypes présentant des différences de tolérance au froid.

Par deux expériences en serres avec marquages au carbone-14, nous avons tenté, durant les hivers 1985/86 et 1986/87, d'évaluer l'importance de la translocation des photoassimilats pour la réaction de quatre génotypes (deux chaque fois) à un stress de froid en début floraison.

2 DEVELOPPEMENT ET FORMATION DU RENDEMENT EN CONDITIONS DE DEFICIT THERMIQUE (ESSAIS EN CHAMPS)

2.1 Introduction

Suite aux travaux de sélection menés sur du matériel génétique très précoce et adapté aux jours longs, et qui ont en particulier abouti à la création de la variété Fiskeby 5 (Holmberg, 1973), la combinaison de la précocité avec des rendements plus élevés a été considérée comme but de sélection essentiel (Piattini *et al.*, 1978). Parmi les variétés et lignées récemment sélectionnées en Europe et au Canada, il en existe dont la précocité (groupes 00 très précoce et 000 extrêmement précoce) est associée à un potentiel de rendement économiquement intéressant. La variété tolérante au froid Maple Arrow (groupe 00, sélection d'Agriculture Canada, Ottawa) a en particulier permis une extension des zones de culture au Canada, en France et récemment (Soldati & Schleppei, 1987; Gehriger, 1988) aussi en Suisse.

Les génotypes de ces groupes de précocité ne présentent cependant pas toujours la tolérance au froid qui, dans les zones de culture effectives ou potentielles, est nécessaire à la stabilité des rendements.

D'après des jugements visuels de la mise à fruits en pépinières d'altitude (Uehlinger, 1983; Schori, 1985) nous avons choisi dix génotypes de tolérance au froid variable. Nous les avons soumis à deux ans d'essais (1986 et 1987) dans une région de Suisse orientale qui est marginale pour le groupe de précocité 00. Ces essais en champs ont été conduits dans le but d'étudier, pour le climat tempéré froid considéré, les paramètres suivants:

- l'influence de la température sur le développement et les composantes du rendement de sojas très précoces,
- les possibilités qu'a la plante de compenser un stress de froid en milieu naturel,

- les composantes du rendement qui sont impliquées dans la sensibilité, respectivement la tolérance au froid,
- la valeur d'un jugement visuel de la mise à fruits comme critère de sélection de la tolérance au froid,
- l'importance de la température elle-même par rapport à son cumul sous forme de sommes de températures, respectivement l'importance de la tolérance au froid par rapport à la précocité,
- les interactions entre températures et développement phénologiques (phases critiques).

2.2 Matériel et méthodes

2.2.1 Lieux d'essais

Les essais en champs de 1986 et 1987 ont été conduits parallèlement à la station d'essais de l'Ecole Polytechnique Fédérale de Zurich (Institut des sciences des plantes) à Eschikon (commune de Lindau ZH) et au lieu dit «Schwändi» (commune de Schlatt ZH). Les principales caractéristiques de ces lieux sont présentées au tab. 1.

Tableau 1: principales caractéristiques des lieux d'essais

Lieu	Eschikon	Schlatt
altitude	550m	720m
latitude	47°27'N	47°27'N
longitude	8°41'E	8°51'E
type de sol	sol brun limoneux	sol brun limoneux
pH	7,5	5,3
humus	3,0%	3,8%
précédent 1985	orge de printemps	soja
précédent 1986	chou moellier	prairie

2.2.2 Matériel génétique

Dans nos essais en champs, nous avons utilisé dix génotypes différents (tab. 2): deux variétés nord américaines (Maple Arrow et McCall), deux variétés et quatre lignées provenant du programme de sélection de la Station Fédérale de Recherches Agronomiques de Changins/Nyon ainsi que deux lignées soeurs (CT2 et S1) issues d'un croisement d'Agriculture Canada à Ottawa. Toutes ces lignées sauf McCall ont été préalablement testées en champs (Schori, 1985) et classées visuellement selon leur tolérance au froid pour la mise à fruits. Pour cela, les observations en deux lieux (Fey VD et Longirod VD, altitudes 630 et 850m) et deux années (1984 et 85) ont été prises en compte (sauf pour CT2 et S1: seulement Longirod 1984). La variété McCall a été incluse parce que considérée par Voldeng (1984, 1987) comme sensible au froid (d'après la mise à fruits en phytotron), Maple Arrow étant classée tolérante.

Tableau 2: les génotypes utilisés

Lignée	ascendance	tolérance*
Maple Arrow	Harosoy63 / 840-7-3	T
McCall	Acme / Chippewa // Hark	S
20001	Fiskeby5/Harosoy20-18//Fisk.5/Harosoy17-12	S
Alvia	Fiskeby3 / McCall // Fiskeby3 / Evans	T
20038	CM147 / McCall	S
Silvia	Fiskeby5 / Harosoy63	T
20613	Arbono // Fiskeby5 / Harosoy63	T
20589	Silvia / Evans	S
CT2	M62-173 / 827-4 // Evans / CM145	T
S1	M62-173 / 827-4 // Evans / CM145	S

* tolérance au froid selon Schori (1985) resp. Voldeng (1984, 1987): T = tolérant , S = sensible

Pour Maple Arrow et McCall, des semences commerciales certifiées ont été utilisées en 1986; celles des autres génotypes ont été aimablement fournies par A.N. Schori (Station Fédérale de Recherches Agronomiques, Changins/Nyon). Les essais en champs de 1987 ont été semés avec des graines récoltées à Eschikon en 1986.

2.2.3 Mise en place et déroulement des essais

Après labour des champs d'essais en automne, une fumure de fond a été apportée en fonction des analyses de sol. Des parcelles d'une longueur de 2m (1986) ou 2,5m (1987) comprenant quatre lignes à un écartement de 32,5cm ont été mises en place sous forme de deux blocs aléatoires des dix géotypes. Les graines ont été semées à une profondeur de 2 à 3cm et à une densité de 53/m² avec un semoir pneumatique (Wintersteiger, Ried, Autriche) le 7 mai 1986 respectivement le 26 mai 1987.

En 1986, les champs d'essais, qui avaient porté une culture de soja en 1982 (Eschikon) ou 1985 (Schlatt) n'ont pas été réinoculés. En 1987, nous avons apporté 2g/m² de Nitragin (Nitragin Company, Milwaukee, USA) dans les lignes de semis. La nodulation a été bonne dans tous les cas.

Un traitement herbicide a été appliqué juste après le semis (Trapan (Sandoz, Bâle), 25g/a; matières actives: 20% pendiméthaline, 20% linuron). Pendant toute la végétation, les adventices tout de même présentes ont été éliminées manuellement.

Dès le semis, les températures journalières moyennes à 2m du sol ont été enregistrées sur la base de mesures automatiques toutes les 15min ou (Schlatt) toutes les secondes. A Eschikon, les précipitations quotidiennes ont aussi été mesurées alors qu'à Schlatt ce paramètre a été relevé hebdomadairement.

2.2.4 Observations et récoltes

La densité des plantes a été estimée 40 et 35 jours après le semis (1986 respectivement 1987) par comptage sur 1m dans chacune des quatre lignes des parcelles. Dès 7 semaines après le semis, le développement phénologique a été observé hebdomadairement sur quatre plantes (repérées de manière aléatoire la première fois) des deux lignes centrales de chaque parcelle. L'échelle utilisée est celle de Fehr & Caviness (1977) qui distingue des stades végétatifs (V=nombre de feuilles déployées) et reproducteurs (R). Chaque stade V a en outre été décomposé en 5 phases notées par une décimale paire selon un schéma propre (fig. 1).

La récolte a eu lieu à pleine maturité (stade R8) sauf en 1987 à Schlatt où toutes les variétés ont dû être récoltées en R7 (début maturité). Les composantes du rendement ont été déterminées sur la base d'une récolte manuelle détaillée (par noeud, respectivement par tige secondaire) de huit plantes-témoins des lignes centrales de chaque parcelle (dont les quatre plantes observées précédemment). Le rendement ainsi calculé en tenant compte de la densité a été comparé à celui des parcelles entières (récoltées manuellement puis battues à la machine, les grains étant ensuite encore triés manuellement).

2.2.5 Analyses statistiques

Les méthodes classiques de l'analyse de variance, de la régression et de la corrélation ont permis l'interprétation statistique des résultats obtenus. Seules les conclusions tirées d'analyses de variances sont données sans référence à cette technique; les autres méthodes, y compris descriptives, sont mentionnées avec les résultats correspondants. Les erreurs-types ne figurant dans les graphiques ou tableaux que sur un résultat ont été calculées par une moyenne sur le facteur correspondant.

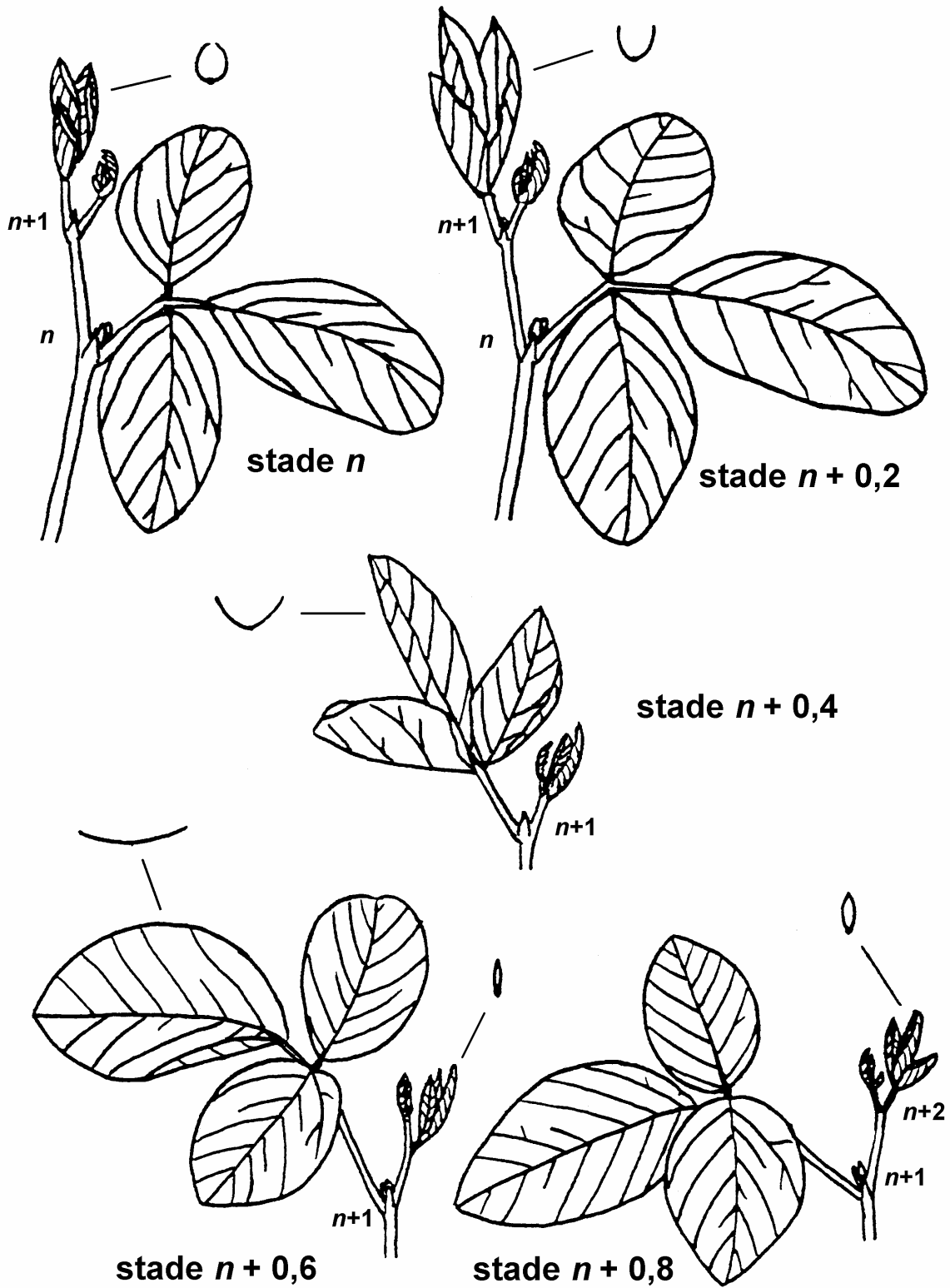


Fig. 1 : Définition des stades de développement végétatifs (avec coupes schématisées des folioles): n correspond au rang de la dernière feuille étalée, déterminante pour le stade V de Fehr & Caviness (1977).

2.3 Résultats

2.3.1 Relevés météorologiques

Considérées dans leur ensemble, les saisons 1986 et 1987 sont climatiquement proches de la moyenne quant aux températures et précipitations (tab. 3). D'importantes irrégularités sont toutefois à relever dans le cours de ces années (fig. 2).

Tableau 3a: températures mensuelles moyennes (°C)

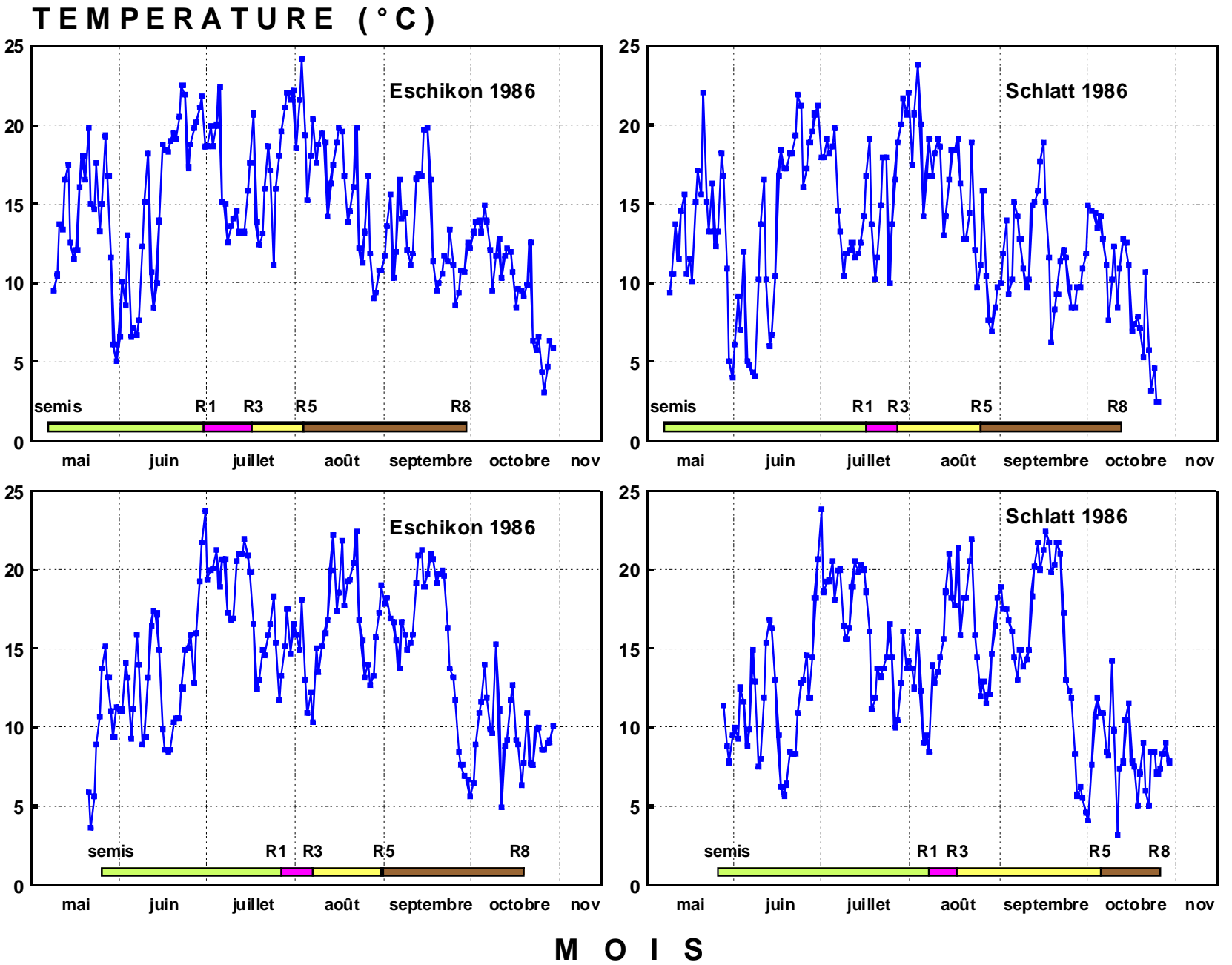
mois	Zurich 1901-60	Eschikon 1978-87	Eschikon 1986	Eschikon 1987	Schlatt 1986	Schlatt 1987
mai	12,5	11,0	13,7	8,9	12,8	*
juin	15,5	14,8	15,5	13,5	14,0	12,1
juillet	17,2	17,2	16,8	17,5	15,6	16,3
août	16,6	16,3	16,3	16,4	15,2	15,2
septembre	13,5	13,9	13,0	16,2	11,8	16,1
octobre	8,3	8,8	9,9	9,5	8,9	8,1

Tableau 3b: précipitations mensuelles moyennes (mm)

mois	Zurich 1901 60	Eschikon 1978 87	Eschikon 1986	Eschikon 1987	Schlatt 1986	Schlatt 1987
mai	107	110	154	149	162	*
juin	138	146	109	212	122	220
juillet	139	111	133	82	136	90
août	132	110	162	105	155	84
septembre	101	112	32	142	29	155
octobre	80	90	70	46	55	44

* Données relevées qu'à partir du semis (26 mai)

Fig. 2 : Températures quotidiennes moyennes des lieux d'essais en 1986 et 1987, avec indication des principaux stades de développement de la variété Maple Arrow.



En 1986, deux importantes périodes plus froides en début mai et en juillet ont alterné avec des phases de beau temps. Le premier de ces retours de froid est intervenu pendant la croissance végétative du soja, alors que le second a concerné la fin de la floraison et le début de la croissance des gousses à Eschikon, la floraison dès son commencement à Schlatt. Le reste de la période de végétation, toujours suffisamment arrosée, a été plus régulier, avec une fin d'août fraîche et un temps sec dès début septembre et au delà de la récolte à fin septembre.

L'année 1987 a été caractérisée par des mois de mai et juin froids et pluvieux, ne permettant qu'un semis tardif et affectant tout le début du cycle végétatif du soja. Après trois semaines de beau temps, un net retour de froid a marqué la seconde moitié de juillet et le début d'août, soit le début de floraison des essais. A part quelques jours à fin septembre, les températures ont été égales ou supérieures à la moyenne pendant tout le reste de la saison, avec en particulier une deuxième décade de septembre exceptionnelle.

2.3.2 Développement phénologique

En 1986 comme en 1987, le stade V5 (cinq feuilles ouvertes, selon Fehr & Caviness, 1977) est atteint 51j après le semis à Eschikon mais en 60j à Schlatt. Sur l'ensemble des variétés, c'est le seuil de 6°C qui donne les sommes de températures décrivant le mieux cette phase du semis à V5 (coefficient de variation moyen de 0,05). En degrés-jours aussi, les essais de Schlatt sont plus tardifs que ceux d'Eschikon (474 et 448 deg.j). Il n'apparaît pas de différence significative entre les années ou les génotypes.

Les observations effectuées de 7 à 13 respectivement de 8 à 15 semaines après le semis (Eschikon respectivement Schlatt) correspondent à une croissance à la fois végétative et reproductrice. Durant cette période, le nombre de feuilles par plante passe en moyenne de 4,6 à 11,3. Les régressions linéaires par génotypes (environnements confondus) des stades V en fonction des sommes de températures ont des coefficients de détermination de 0,90 à 0,99 (en moyenne 0,96) pour tous les seuils compris entre 0 et 6°C. Entre 60 et 75 deg.j au dessus de 6°C sont nécessaires au développement d'un noeud (tab 4). Les lignées 20613, 20001 et McCall sont les plus rapides, devant Silvia, 20589, Maple Arrow et 20038; viennent ensuite Alvia et S1 et enfin CT2.

Tableau 4: coefficients de régression et de détermination des stades de développement végétatif en fonction des sommes de températures (>6°C) pour 7 à 13 (Eschikon) resp. 8 à 15 (Schlatt) semaines après le semis

génotype	coefficient de régression (deg ⁻¹ .j ⁻¹)	indice plastochronique (deg.j)	coefficient de détermination
Maple Arrow	0,0150	66,5	0,96
McCall	0,0159	62,8	0,98
20001	0,0161	61,9	0,97
Alvia	0,0145	69,1	0,98
20038	0,0150	66,8	0,94
Silvia	0,0154	64,8	0,96
20613	0,0165	60,7	0,97
20589	0,0152	65,9	0,94
CT2	0,0134	74,7	0,90
S1	0,0141	70,7	0,99

La fin du développement végétatif intervient plus tard et le nombre de noeuds est plus grand à Schlatt qu'à Eschikon ainsi qu'en 1987 par rapport à 1986. Tous les génotypes testés ont une croissance végétative indéterminée, sauf Silvia qui est apparemment du type semi déterminé.

Aucune lignée n'a atteint la maturité complète à Schlatt en 1987 et les sommes de températures au dessus de 6°C n'y ont pas dépassé 1182 deg.j, valeur atteinte le 15 octobre. En raison de la très faible charge en fruits présente, il n'a pas été possible de noter correctement le développement reproducteur de cet essai selon la classification de Fehr & Caviness (1977). Il a en outre été nécessaire de corriger la note de quelques plantes des autres essais de façon à ce que le stade R ne soit jamais décroissant (il le serait parfois, les noeuds de référence dépendant du stade V).

Les sommes de températures nécessaires au cycle de végétation complet (semis à R8) sont à peu près constantes. Les coefficients de variation (CV) entre les environnements sont minimaux pour les seuils de 2 et 4°C (CV=0,02 en moyenne des dix génotypes). La base de 6°C (CV=0,03) permet aussi de bien caractériser la durée de végétation. Quel que soit celui de ces seuils choisi (fig. 3: 6°C), les différentes phases de développement n'ont cependant pas la même importance. Par rapport à Eschikon en 1986, on peut noter une floraison (R1) plus tardive et de durée (R1 à R3) beaucoup plus variable entre génotypes pour Eschikon 1987 et Schlatt 1986. Dans l'ensemble de nos essais, la floraison a toujours commencé au premier noeud ne portant pas de tige secondaire (en général le numéro 3 ou 4) et progressé de manière acropète. L'allongement des gousses (R3 à R5) se fait sur une somme de températures en général plus faible à Eschikon en 1986, alors que le remplissage des grains (R5 à R8) s'y déroule en un temps équivalent mais sous des températures plus élevées.

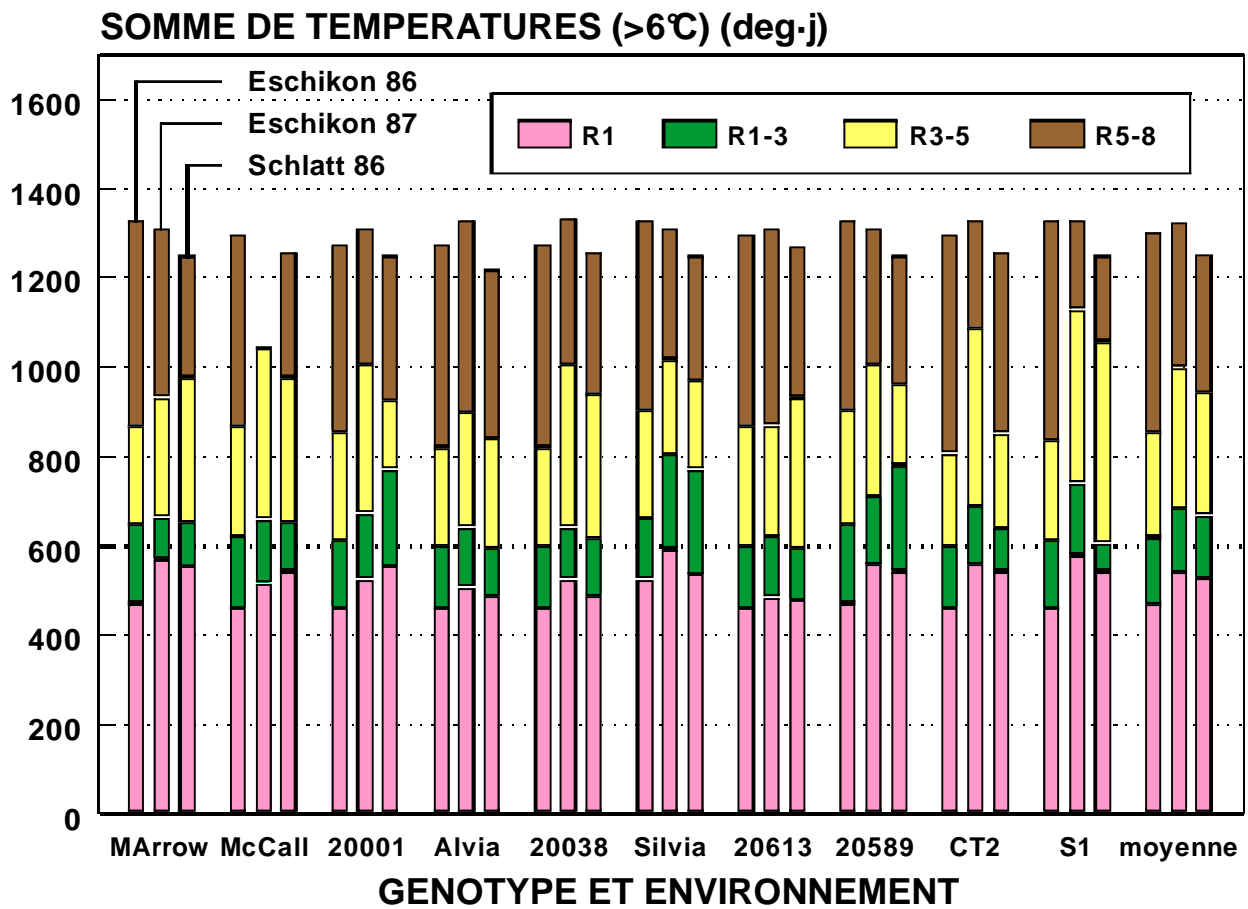


Fig. 3 : Sommes des températures quotidiennes au dessus de 6°C des principales étapes de développement depuis le semis (à Eschikon en 1986 et 1987, et à Schlatt en 1986) en fonction des génotypes. Schlatt 1987: non considéré (voir texte).

2.3.3 Rendements

Les rendements en grains (matière sèche) se sont très nettement différenciés entre les deux lieux et les deux ans d'essais, variant de très faibles (Schlatt 1987) à très bons (Eschikon 1986). Les géotypes ont réagi différemment, en interaction avec ces environnements (fig. 4); en conséquence, leur classement se modifie d'un lieu et d'une année à l'autre. Les plus grandes différences relatives sont à noter chez S1 et McCall, alors que 20613 et surtout Alvia donnent les rendements les plus constants (tab. 5a). Ces coefficients de variation (CV) des rendements sont significativement corrélés (+0,79) aux CV entre environnements des sommes de températures (au dessus de 6°C) jusqu'en R5.

Les CV entre géotypes augmentent très nettement quand le rendement moyen de l'environnement diminue (tab. 5b), les écarts-types étant les plus élevés pour des rendements moyens (Eschikon 1987 et Schlatt 1986).

Tableau 5a: coefficients de variation (CV) entre environnements (lieux et années) pour le rendement des parcelles

géotype	rendement moyen (g/m ²)	écart-type (g/m ²)	CV entre environnements
Maple Arrow	292	172	0,59
McCall	185	171	0,93
20001	227	142	0,63
Alvia	256	114	0,45
20038	191	142	0,74
Silvia	259	161	0,62
20613	282	155	0,55
20589	239	65	0,69
CT2	227	183	0,80
S1	152	161	1,06

Tableau 5b: coefficients de variation (CV) entre environnements (lieux et années) pour le rendement des parcelles

lieu et année	rendement moyen (g/m ²)	écart type(g/m ²)	CV entre géotypes
Eschikon 86	423	40	0,09
Eschikon 87	220	64	0,29
Schlatt 86	234	70	0,30
Schlatt 87	46	32	0,70

Vu le très grand effet des lieux et années, l'héritabilité du rendement n'est, dans cette série d'essais, que de 0,14 (variance génotypique / variance phénotypique).

Les rendements calculés sur la base de huit plantes-témoins et de la densité sont fortement corrélés aux rendements effectifs des parcelles: coefficient de 0,94 pour l'ensemble des données, de 0,95 si on considère les moyennes des deux répétitions. On doit cependant noter que les rendements d'Eschikon 1987 ont été systématiquement surestimés, pour toutes les lignées sauf S1; en moyenne, les plantes-témoins donneraient 295 g/m² contre 220 à la récolte des parcelles. Pour les autres milieux, il n'y a pas d'écart significatif.

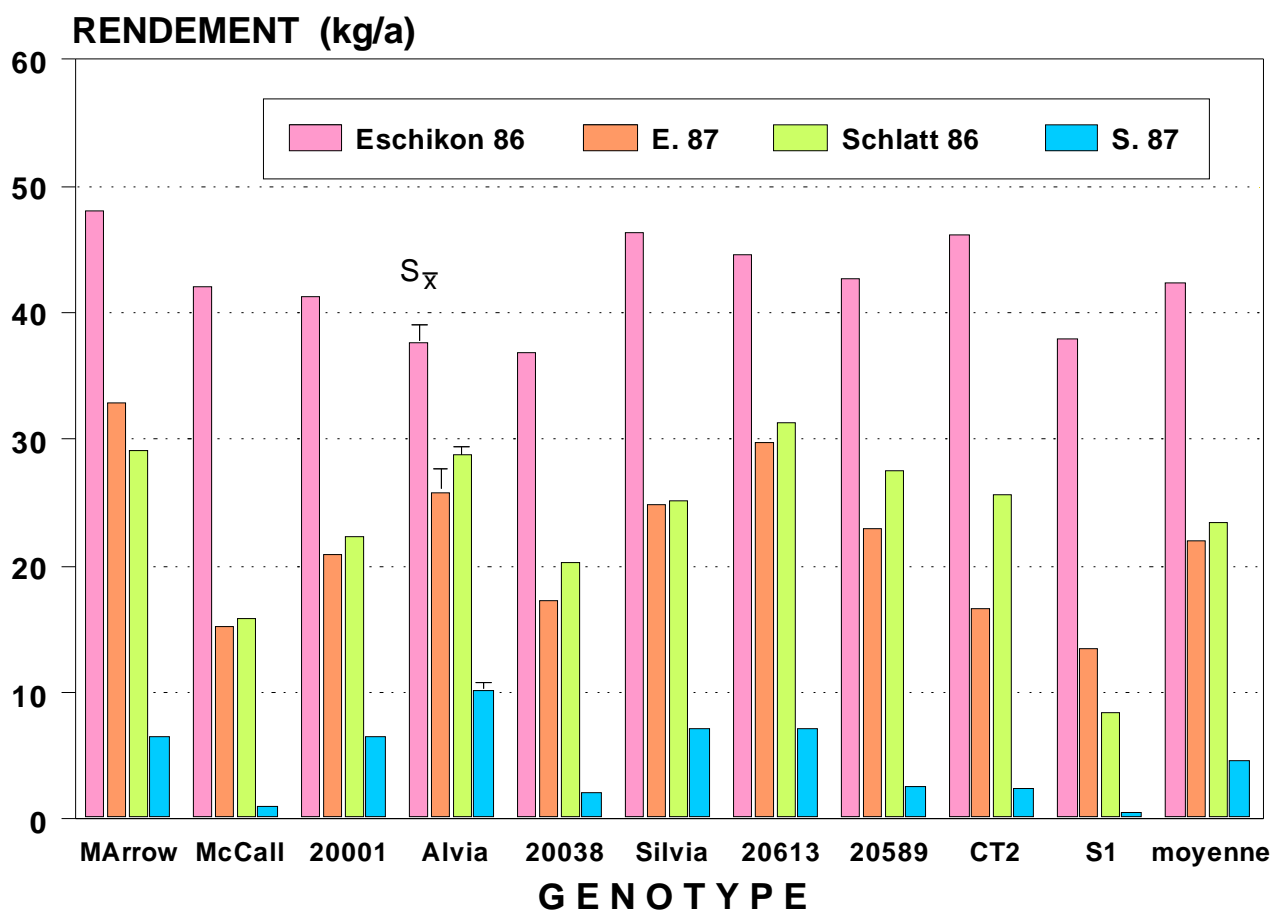


Fig. 4 : Rendements en grains (matière sèche) en fonction du génotype, de l'année et du lieu. Moyennes de 2 parcelles et erreurs types (en moyenne des génotypes).

2.3.4 Structure du rendement

Les rendements y ayant été les plus élevés, l'essai 1986 d'Eschikon est considéré, ci après, comme référence. Toutes les principales composantes du rendement (mesurées sur 8 plantes par parcelle) subissent une influence très significative de l'environnement et du génotype, ces deux facteurs ayant en outre une interaction statistiquement assurée.

Le nombre de gousses à l'unité de surface (calculé en fonction de la densité des plantes) est fortement réduit à Schlatt en 1987, alors que pour Schlatt 1986 et Eschikon 1987 seuls McCall, CT2 et S1 présentent un déficit (fig. 5). Les variations du nombre de gousses sont en général plus importantes sur les tiges secondaires que sur la tige principale.

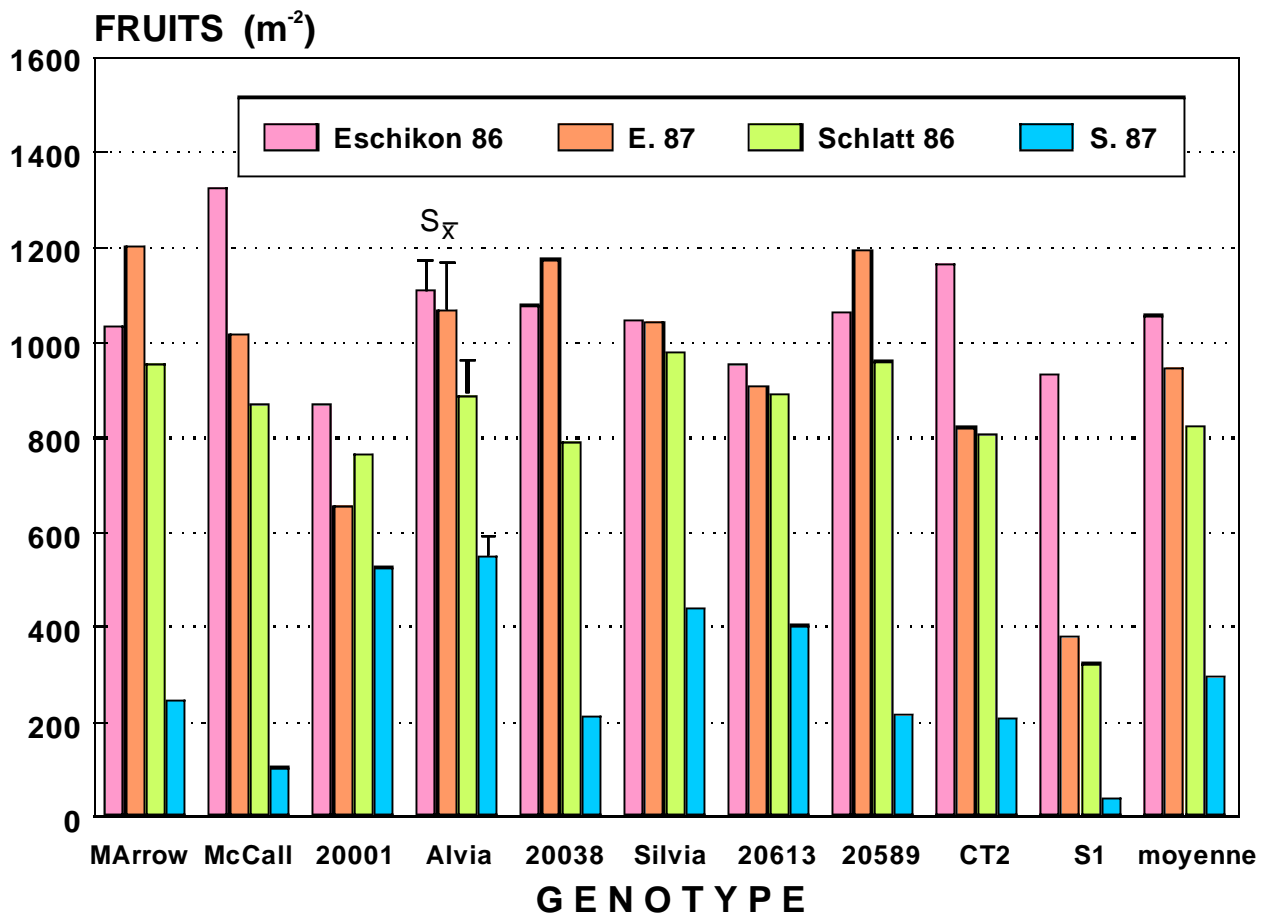


Fig. 5 : Nombre de fruits à l'unité de surface en fonction du génotype, de l'année et du lieu. Moyennes de 16 plantes (2 parcelles) et erreurs-types (en moyenne des génotypes).

Le nombre de grains par gousse (fig. 6) varie un peu moins. Chez toutes les lignées, le maximum est atteint à Eschikon en 1986 et le minimum à Schlatt en 1987. Le nombre de grains par gousse est toujours plus faible sur les tiges secondaires (en moyenne 1,67 contre 1,88 pour la tige principale).

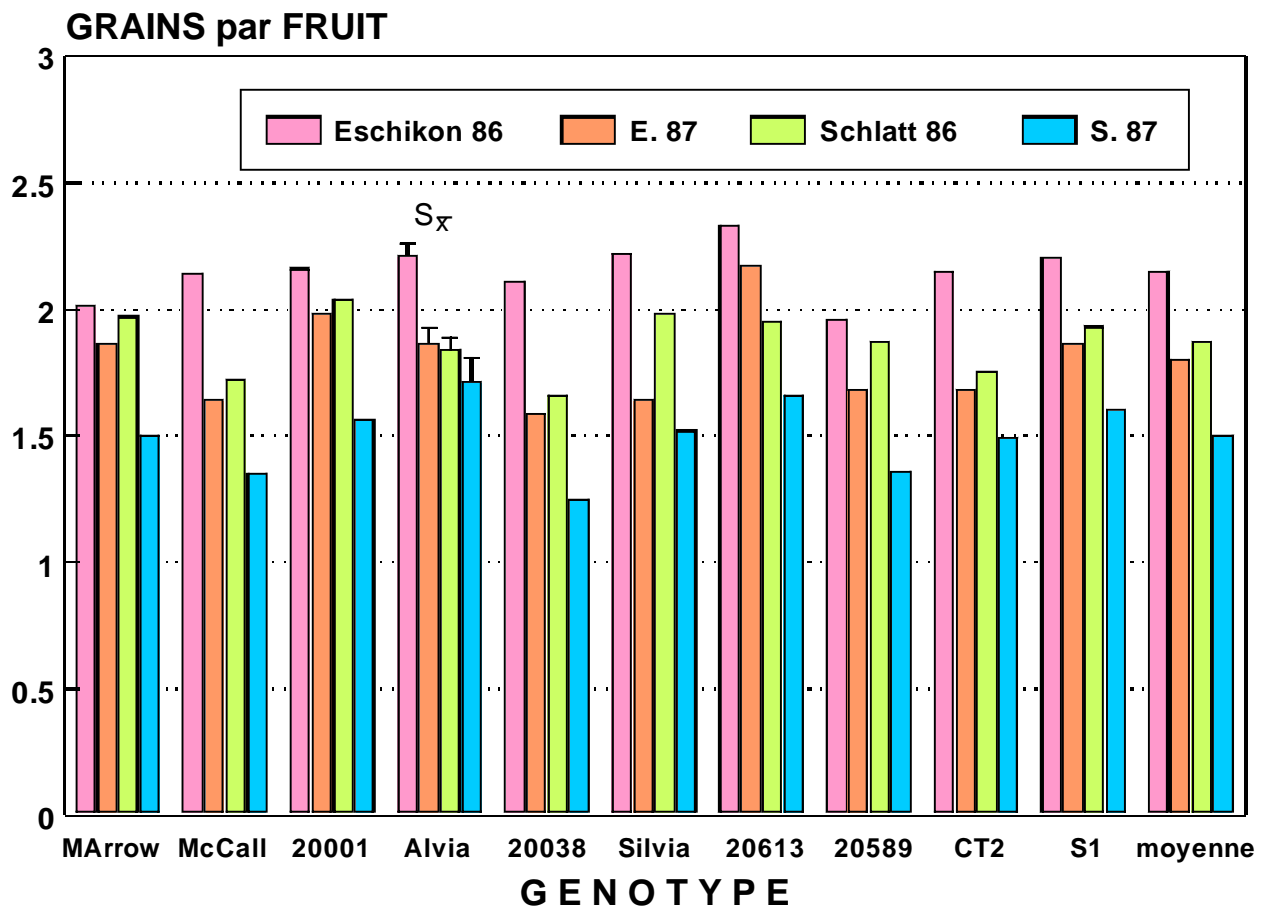


Fig. 6 : Nombre de grains par fruit en fonction du génotype, de l'année et du lieu. Moyennes de 16 plantes (2 parcelles) et erreurs types (en moyenne des génotypes).

Le nombre de grains formés par unité de surface est, en conséquence et selon les génotypes, plus ou moins réduit à Eschikon en 1987, ainsi qu'à Schlatt en 1986 et surtout en 1987. Il faut cependant noter (fig. 7) que les différences entre milieux ne sont pas proportionnelles d'une lignée à l'autre: celles qui se comportent le mieux dans les conditions les moins favorables (Schlatt 1987: 20001, Alvia, Silvia et 20613) ne sont pas les plus constantes dans les autres environnements (Maple Arrow et 20589). Les tiges secondaires portent environ un quart des grains, sauf pour Schlatt 1987 (14% seulement). Une compensation sur les ramifications d'un déficit de la tige principale n'a été observée que sur la variété Silvia à Eschikon en 1987 (la moitié des grains sur les ramifications).

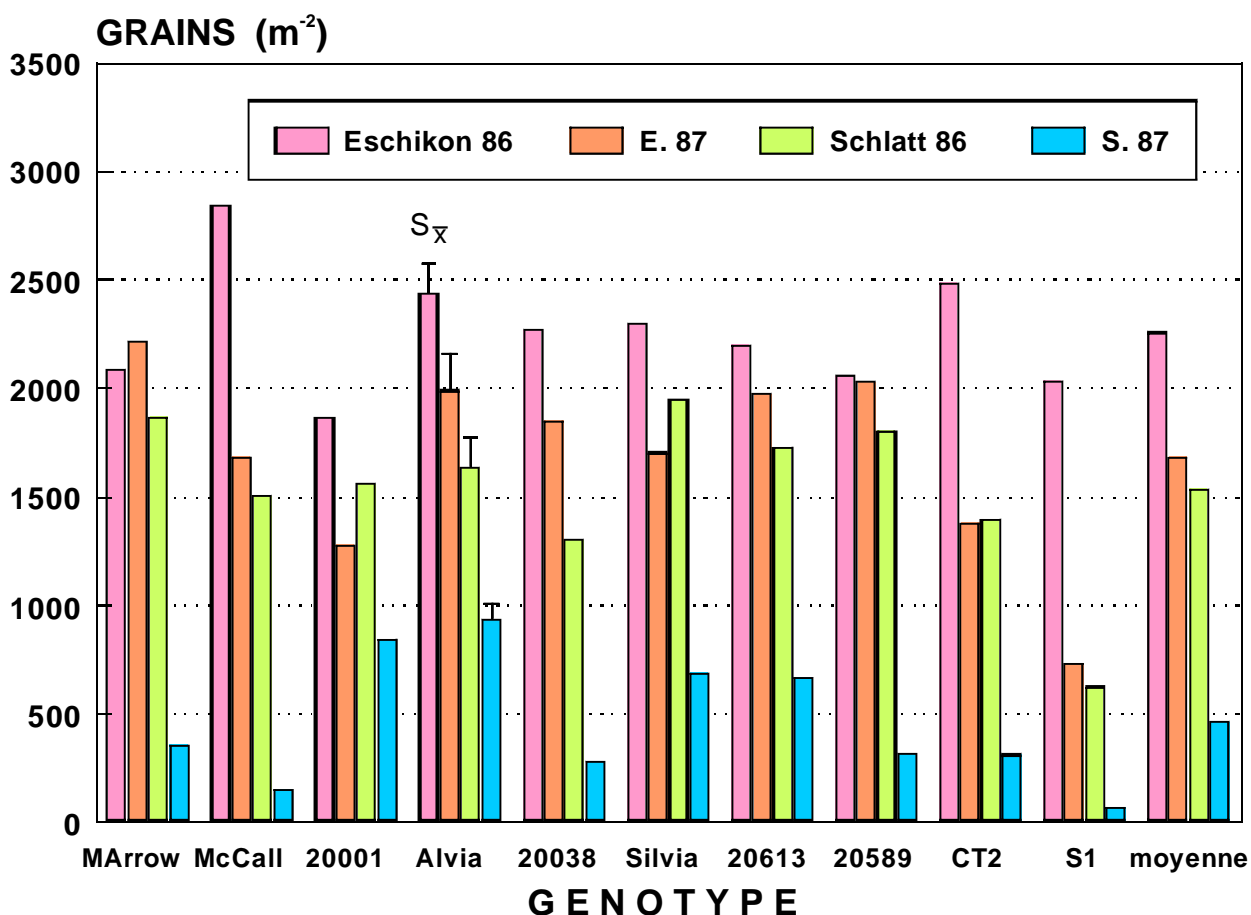


Fig. 7 : Nombre de grains à l'unité de surface en fonction du génotype, de l'année et du lieu. Moyennes de 16 plantes (2 parcelles) et erreurs-types (en moyenne des génotypes).

Pour le poids des grains (fig. 8), l'année 1986 et le lieu Eschikon ont aussi été plus favorables. Sur ce facteur de rendement, les différences génotypiques sont grandes et les interactions avec le milieu complexes. La bonne constance des variétés Maple Arrow et Alvia est à relever.

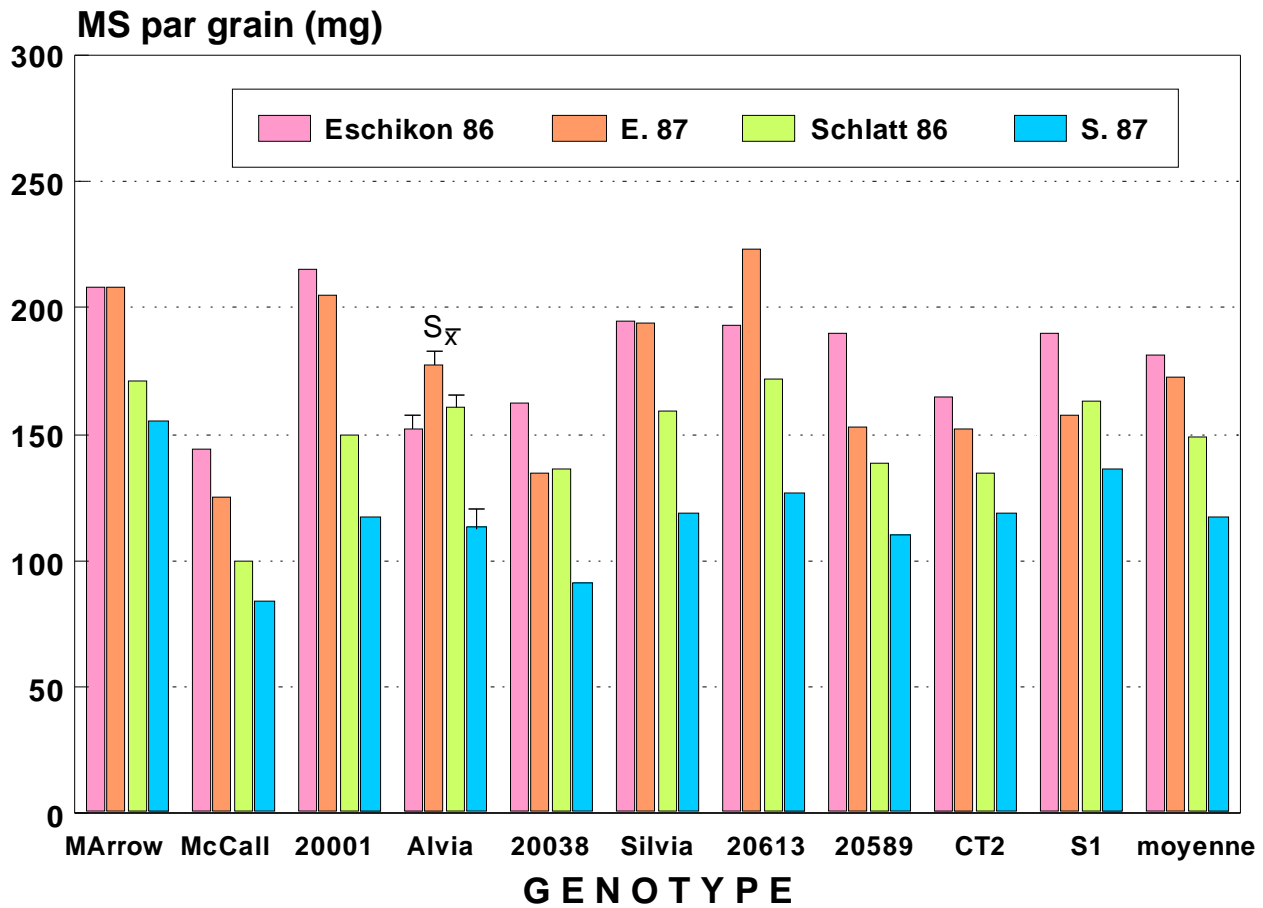
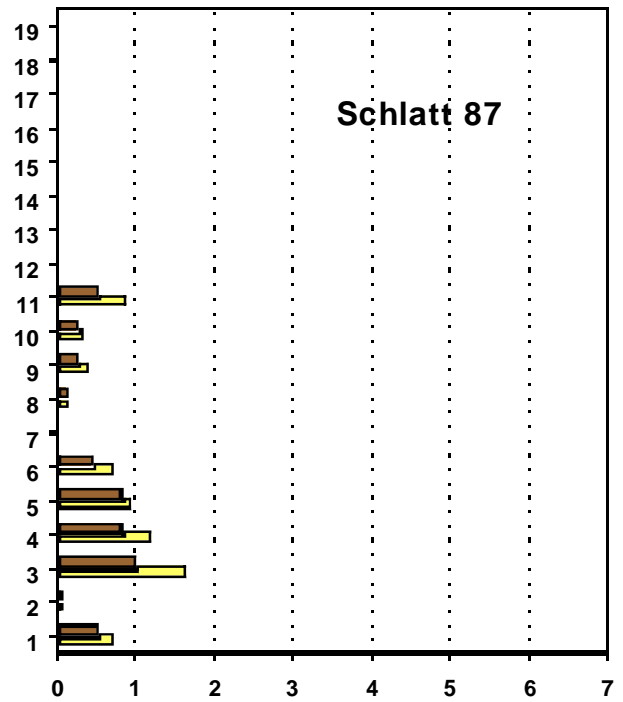
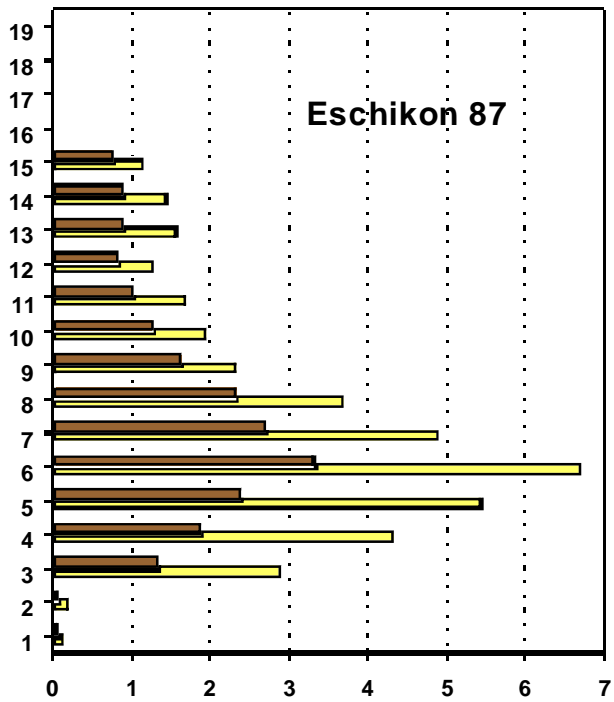
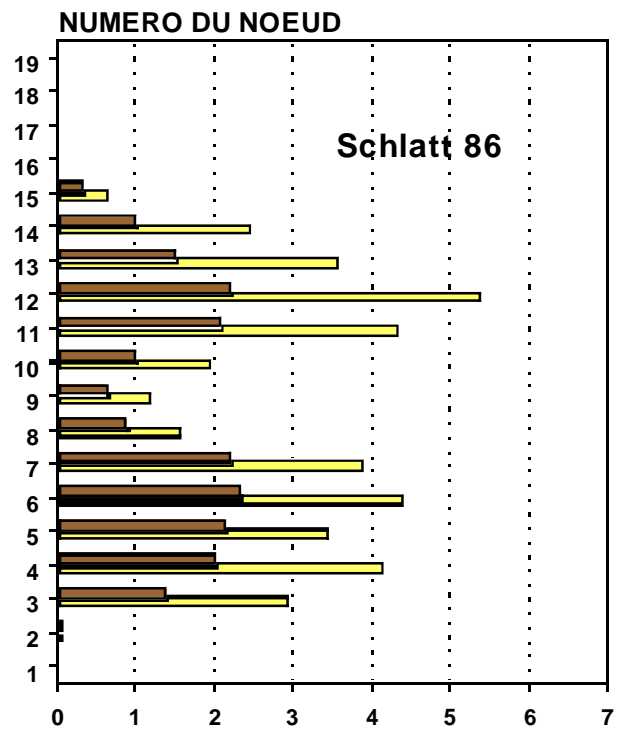
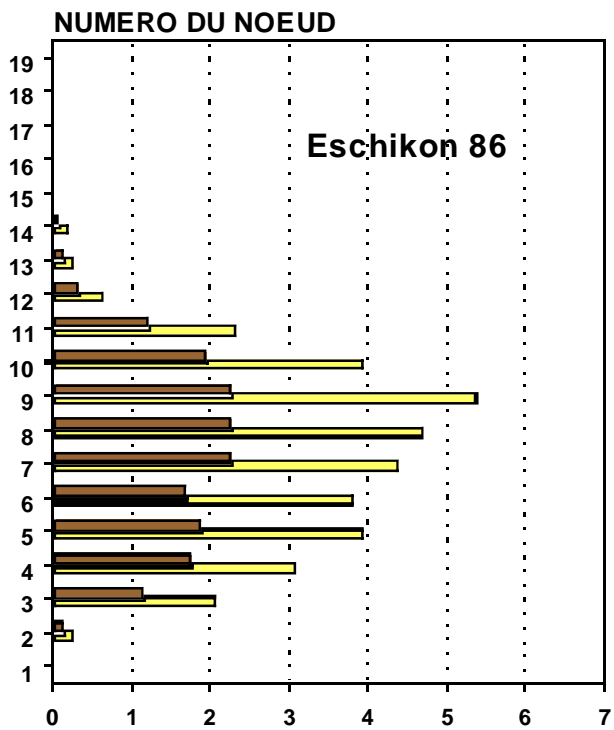


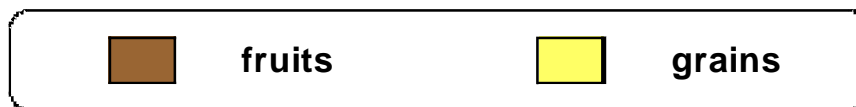
Fig. 8 : Masse sèche des grains en fonction du génotype, de l'année et du lieu. Moyennes de 16 plantes (2 parcelles) et erreurs types (en moyenne des génotypes).

La répartition des grains sur les noeuds de la tige principale donne des profils très différents d'un environnement à l'autre (fig. 9: les variétés Maple Arrow et McCall comme exemples caractéristiques). A Eschikon en 1986, ces profils ressemblent à une cloche, avec un faible prolongement vers le haut de la plante; presque tout le rendement se trouve jusqu'au noeuds 11, 12 ou 13. Au même endroit mais en 1987, la plupart des génotypes présentent un pic au noeud 6 (ou 7), une diminution rapide jusqu'au noeud 9 environ, puis des valeurs assez constantes ou qui remontent même; les noeuds 15, 16 voire 17 portent encore un nombre de grains non négligeable.

MAPLE ARROW



NOMBRE DE FRUITS ET DE GRAINS PAR NOEUD



MC CALL

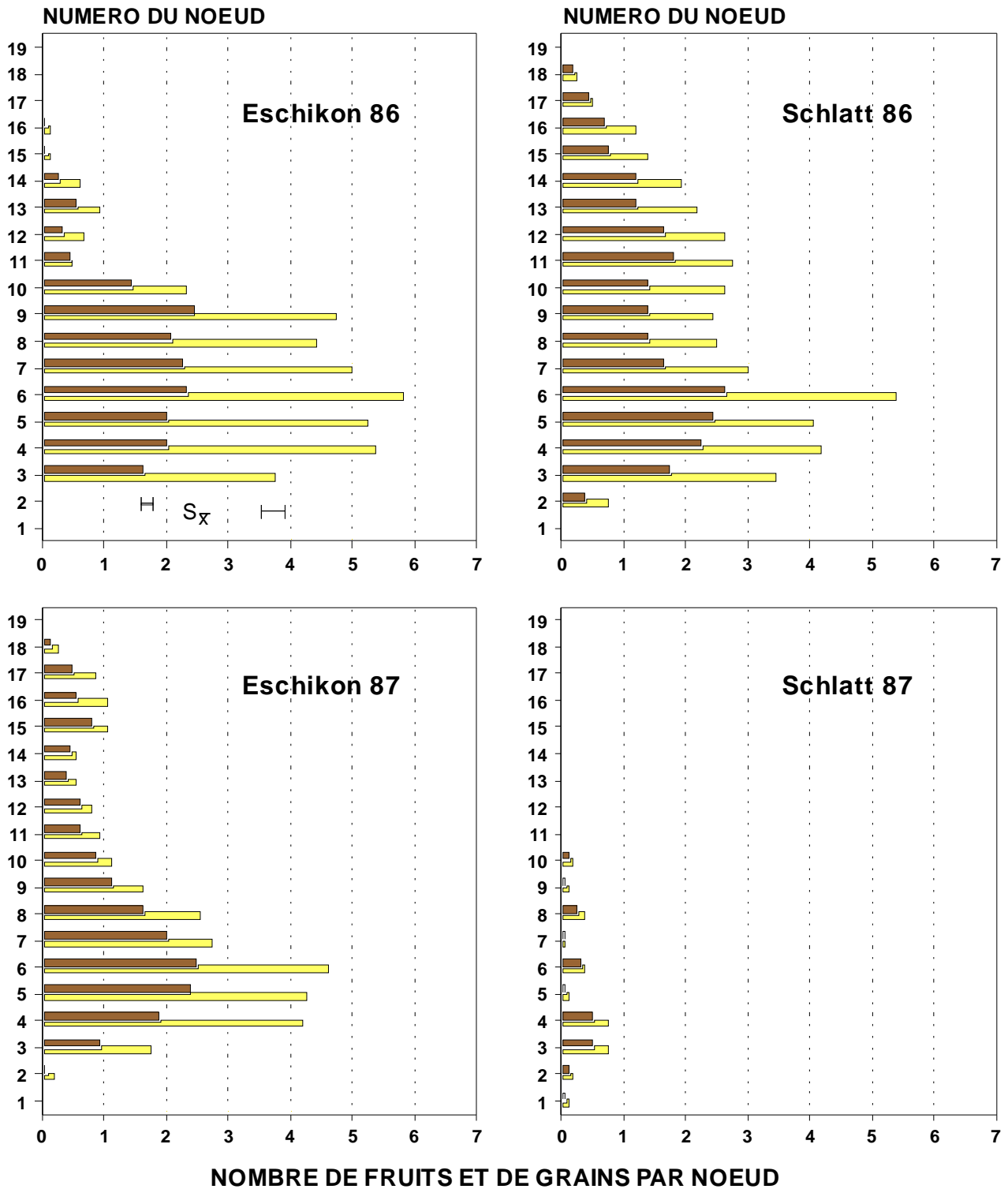


Fig. 9 : (double page): Répartition des fruits et grains sur les noeuds de la tige principale chez les variétés Maple Arrow et McCall. Moyennes de 16 plantes (2 parcelles) et erreurs-types.

De Schlatt, presque tous les profils présentent en 1986 un trou (un minimum) aux niveaux 7 à 10 puis un second pic vers les noeuds 11 à 14; les derniers noeuds à participer au rendement sont les 15, 16 ou 17. En 1987, quelques variétés révèlent aussi un trou suivi d'un second maximum plus haut sur la tige; le nombre total de grains est faible et le rang du dernier noeud à en porter très variable d'une lignée à l'autre (10 à 16).

Aucune relation de principe ne se dégage entre la forme de ces profils et la sensibilité au froid des génotypes. Même une variété tolérante comme Maple Arrow peut présenter un net trou dans sa mise à fruits, mais alors avec une bonne compensation par les noeuds juste au dessus.

Sur les profils des dix génotypes et quatre milieux, il a été possible de repérer (subjectivement) 33 pics ou trous nets. Il n'a pour cela pas été tenu compte des maxima (normaux) des courbes régulières jusqu'au noeud 10, ni des variations ponctuelles concernant un seul noeud. La position des minima et maxima a été mise en relation avec le développement végétatif des plantes et les conditions météorologiques. C'est en soustrayant 1,5 ou 2 du numéro du noeud concerné et en déterminant si le stade végétatif correspondant avait été atteint durant une période plutôt chaude ou froide que les résultats les plus nets ont été obtenus. La délimitation de ces périodes a été effectuée à 15°C d'après les moyennes mobiles des températures sur cinq jours (moyenne, pour chaque date, avec les deux jours précédents et les deux suivants). Les minima sur le noeud 9 de Maple Arrow et McCall à Schlatt en 1986 correspondent par exemple à un stade V7 atteint par chacune de ces variétés le 21 juillet, soit pendant une période fraîche. Dans trois cas, les changements de température étant trop rapides, aucune interprétation n'a été possible. Dans 25 des 30 autres cas, un trou dans le profil des grains correspond à une période froide et un pic à une température supérieure à 15°C. Dans cinq cas seulement, c'est le contraire qui a été obtenu.

2.4 Discussion

2.4.1 Températures et développement du soja

A partir d'essais au Tessin et en Suisse Orientale, Soldati & Keller (1977) avaient pu mettre le développement végétatif du soja en corrélation avec les sommes de températures au dessus de 10°C. D'après des essais en serres conduits entre 13 et 30°C, Hesketh *et al.* (1973) ont aussi montré une dépendance linéaire de l'apparition des feuilles en fonction de la température moyenne. Avec la variété Wayne, ils obtiennent un indice plastochronique de 55deg.j au dessus d'un zéro de végétation apparent de 6°C. Nos résultats confirment ces faits tout en permettant de les nuancer. Le seuil de 6°C apparaît être le plus valable dans nos essais en champs. Pour les régions considérées, où les températures quotidiennes restent en dessous de leur optimum de 32 à 33°C (Sato, 1976), les régressions linéaires calculées pour les stades V5 à V11 environ (tab. 4) décrivent parfaitement la formation des structures végétatives. Des différences marquées existent entre géotypes, mais aucun n'atteint le taux de 0,018 feuille par deg.j rapporté par Hesketh *et al.* (1973).

Du semis à V5, la divergence des sommes de températures entre les lieux d'altitudes différentes constitue une erreur systématique. Elle pourrait éventuellement s'expliquer par le fait que la vitesse de croissance ne dépend pas linéairement de la température. Un modèle plus détaillé, considérant séparément la germination et la levée avec leurs propres réponses thermiques, pourrait probablement mieux décrire le développement initial de la plante.

Pour la mise en place des organes reproducteurs, les phases considérées (semis à R1, R1 à R3, R3 à R5 et R5 à R8) se font en des sommes de températures beaucoup plus variables que le cycle total. Ces distorsions dans la durée des étapes correspondent à un développement divergeant qualitativement (et pas seulement en vitesse) d'un endroit et d'une année à l'autre. Les variations du nombre de degrés-jours accumulés jusqu'à l'anthèse sont très grandes; dans le cas de Maple Arrow, elles dépassent dans les deux sens les extrêmes enregistrées en 30 lieux et cinq ans dans les essais communs du groupe de travail FAO pour la promotion de la culture du soja

en Europe septentrionale et au Canada (Soldati & Schleppe, 1988). Concernant ce stade R1, une réaction de l'initiation florale à la photopériode ne peut pas être mise en cause étant donné que l'essai où la floraison commence sous les jours les plus longs (Eschikon: fin juin ou début juillet 1986) est aussi celui où les sommes de températures nécessaires sont les plus faibles.

Mais l'échelle de notation elle-même doit être remise en question. Lorsque la température est insuffisante pendant la floraison, la corolle des fleurs ne s'épanouit souvent pas (ou ne sort parfois même pas du calice) avant de se faner et de laisser apparaître la gousse en formation. Ce non-épanouissement du au froid a déjà été décrit (Erickson, 1975). Le stade R1 (bien que nous l'ayons systématiquement aussi appliqué aux plantes avec une fleur fanée même non ouverte) ne constitue donc pas un point de repère assez sûr. Il serait préférable, lorsque la floraison est ainsi atypique, de considérer le moment où les premiers pétales d'une plante sont visibles. Les stades R2 à R7 ne prennent en compte que les deux respectivement quatre derniers noeuds de la plante. Comme déjà mentionné (chap. 2.3.2), ce principe n'est pas valable lorsque la fructification est trop irrégulière dans le temps ou le long de la tige; une échelle qui ne tient pas compte de la position des organes reproducteurs mais seulement de leur présence (qualitative ou quantitative) serait alors mieux adaptée. Pour des études précises de la mise à fruits, il pourrait être utile de connaître le nombre d'organes reproducteurs ayant atteint chaque étape du développement; le système de notation de Vidal & Hanafiah (1985), qui distingue 13 stades pour chacun de ces organes, serait alors parfaitement approprié.

Malgré ces réserves, il nous semble indéniable que les sommes de températures réservées au remplissage des grains varient d'un milieu à l'autre (Soldati & Keller, 1977), même pour un cycle de végétation se déroulant en un nombre constant de degrés-jours. Ainsi, tout retard accumulé jusqu'au stade R5 accélère les phases suivantes; on peut donc parler de maturation forcée. Cela s'explique probablement en partie par les photopériodes courtes de fin de saison qui peuvent écourter le remplissage des grains (Thomas & Raper, 1976), du moins chez Maple Arrow (Voldeng, 1987). La sénescence du soja étant induite par ses fruits (revue par Noodén, 1984), une structure d'âge trop irrégulière de ceux-ci (comme à Schlatt en 1986 ou à Eschikon en 1987) nous semble aussi pouvoir expliquer cette maturation

rapide, les gousses les plus développées entraînant la sénescence de la plante, bien que celle-ci porte encore de nombreuses gousses nettement plus jeunes (dont celles du haut de la tige, qui déterminent le stade R). Nos résultats rejoignent ceux d'Egli *et al.* (1987a), qui observent qu'un semis tardif, en repoussant le stade R5, entraîne un remplissage des grains de durée équivalente malgré des températures plus basses. Il n'est cependant pas possible de généraliser cette conclusion sans une étude plus complète des mécanismes contrôlant la durée de cette phase.

2.4.2 Températures et structure du rendement

L'effet des deux lieux d'essais choisis, situés dans la même région, où les précipitations ont été suffisantes et avec des sols comparables mais une différence d'altitude de 170m, peut être imputé au niveau de température: inférieur de 1,1°C à Schlatt par rapport à Eschikon. Entre les années 1986 et 1987, l'influence de variations de la température s'ajoute à une légère différence de sa moyenne. Nos résultats mettent donc en évidence l'importance du facteur thermique, par son niveau aussi bien que par ses fluctuations saisonnières, pour la formation du rendement du soja dans des zones marginales à extrêmes. Il n'est cependant pas exclu qu'une interaction entre le développement des plantes et la distribution dans le temps de l'ensoleillement (qui est corrélé avec la température) ait aussi agi.

La bonne corrélation obtenue entre les rendements des parcelles et ceux calculés d'après les plantes-témoins (chap. 2.3.3) peut s'expliquer conjointement par l'homogénéité génétique des plantes (il s'agit de lignées pures), la régularité du peuplement (semis de précision), le nombre suffisant de plantes témoins (huit par parcelle) et enfin par la grande variation des rendements (effet prononcé du milieu). Il est donc possible d'interpréter valablement les paramètres mesurés sur les plantes récoltées en détail, sans toutefois négliger que les rendements calculés ont été supérieurs aux rendements effectifs à Eschikon en 1987 (déviations pour laquelle nous n'avons aucune explication satisfaisante).

Des études de formation du rendement en plein champ sur des sojas précoces et peu ou pas sensibles à la photopériode (Holmberg, 1973; Soldati & Keller, 1977 et 1985), il ressort que des températures fraîches pendant la mise en place des structures reproductrices peuvent considérablement limiter la nouaison et, par là, le rendement en grains. Holmberg (1973), en Suède, relève en particulier l'importance des 30 jours qui suivent l'anthèse, respectivement du mois de juillet. Sur l'île d'Hokkaido, Saito (1972) trouve une bonne corrélation entre les températures de juillet et août et le rendement. D'après les résultats obtenus, ce ne sont pas exactement ces périodes qui sont déterminantes dans nos régions. En effet, 1987 a eu un mois de juillet plus chaud que 1986 (août étant équivalent) mais des rendements moindres, alors que les 30 jours depuis R1 étaient les plus chauds à Schlatt en 1986 (sauf pour trois génotypes légèrement plus précoces). En considérant aussi la sensibilité au froid avant floraison décrite en conditions contrôlées par Musser *et al.* (1983) et par Goto & Yamamoto (1972), les deux à trois semaines qui précèdent et celle qui suit le stade R1 apparaissent beaucoup plus décisives pour le rendement final. La productivité moindre de 1987 semble ainsi liée au fait que le retour de froid du 18 juillet a touché des plantes moins avancées dans leur développement et a duré plus longtemps que celui du 6 juillet 1986 (fig. 2).

Ne disposant pas de données précises sur la progression de la floraison vers le haut des tiges, nous avons mis à profit un certain parallélisme entre la formation des feuilles et celle des boutons floraux pour tenter d'expliquer la répartition des grains selon les noeuds. Malgré son côté arbitraire et approximatif, la confrontation des températures, des stades V et des profils de nombres de grains permet d'affirmer qu'un manque sur un noeud n est le plus souvent dû à une période de froid (moins de 15°C) environ au moment où les limbes de la feuille située juste au dessous se séparent (stade $V=n-1,5$ à $V=n-2$). A l'inverse, une charge en grains particulièrement élevée sera atteinte lorsque la température est favorable au stade correspondant. Au moment critique ainsi défini, les fleurs ne sont en général pas encore ouvertes. Il est clair, comme l'a montré Schmid (1979), que d'autres facteurs influencent aussi la distribution du rendement. En ce sens, le modèle proposé en fonction du développement végétatif ne constitue qu'une première approche; il se limite à la partie de la tige principale ayant un

développement régulier et n'est donc pas valable pour les noeuds inférieurs qui, portant des tiges secondaires, développent seulement des inflorescences latérales plus tardives (Vidal & Hanafiah, 1985) et ne participent que peu au rendement, ni pour les derniers noeuds fructifères, qui n'ont pas de feuilles complètement développées.

La répartition des gousses le long des tiges, comme celle des grains, diffère fortement d'une année et d'un lieu à l'autre. Sauf à Schlatt en 1987, la plupart des génotypes ont cependant une charge en fruits assez constante. La plante paraît donc posséder une certaine plasticité, qui lui permet, jusqu'à un certain point, de compenser les effets négatifs du milieu (nouaison insuffisante due au froid dans ce cas) par une floraison et une mise à fruits prolongées dans le temps, respectivement le long de la tige principale (d'où les modifications du profil fructifère); la compensation sur les tiges secondaires notée chez *Silvia* est certainement liée à sa croissance végétative cessant plus rapidement. Au delà de la limite de cette plasticité, que les conditions météorologiques ne s'améliorent pas assez rapidement (Schlatt 1987) ou que le génotype soit plus sensible (S1, McCall, CT2), l'effet des basses températures sur le nombre de fruits, tel que décrit par Holmberg (1973) et Soldati & Keller (1977 et 1985), apparaît pleinement.

Dans les conditions de plein champ considérées, la compensation décrite pour le nombre de gousses ne suffit pas à assurer un bon rendement car le nombre et le poids de grains sont aussi affectés. Les effets sur le nombre de grains par fruit concernent en général tous les noeuds fructifères; les résultats obtenus confirment l'effet positif de la température décrit par Saito (1961) et par Schori (1988b), sans toutefois permettre de définir s'il existe une phase de la mise en place des gousses qui soit déterminante.

La masse moyenne des grains est liée, dans nos essais, à la température régnant pendant leur remplissage, respectivement aux sommes de températures entre R5 et R8. Une limitation du poids des grains par la chaleur disponible en fin de cycle (Soldati & Keller, 1977) existe donc aussi avec des variétés très précoces, disposant pourtant d'une somme de températures suffisante pour arriver à leur pleine maturité. Cet effet est bien entendu encore plus marqué lorsque les plantes n'atteignent pas le stade R8 (comme à Schlatt en 1987). Les lots ayant en moyenne des grains légers nous sont

aussi apparus comme beaucoup plus irréguliers, montrant en particulier une croissance incomplète des grains dans les gousses formées tardivement vers l'extrémité des tiges ou, plus rarement, à partir de boutons latéraux des inflorescences. Bien que cela n'ait pas été directement quantifié, il est clair que les fruits supplémentaires mis en place après une période froide sont moins bien remplis. Egli *et al.* (1987b), en effet, ont montré que les fleurs s'ouvrant à partir de R4 produisent des grains plus légers. Ces faits expliquent pourquoi, même avec une somme de températures suffisante au total, une période trop froide pendant la phase critique du début floraison peut souvent, en plein champ, être compensée quant au nombre de fruits mais pas quant au rendement final.

2.4.3 Différences entre génotypes

Toutes les lignées étudiées ont montré un bon potentiel de rendement à Eschikon en 1986. Une interaction très significative entre génotypes et milieux indique une sensibilité génétiquement variable du rendement et de ses principales composantes face aux conditions de température. Un classement d'après la tolérance au froid peut être établi en prenant comme critère les coefficients de variation interenvironnementaux du tab. 5a. Il correspond au classement visuel préalable (tab. 2) sauf en ce qui concerne CT2 (qui n'avait toutefois été jugé qu'en un lieu et une année). Bien qu'aucune séparation en deux groupes distincts (tolérant et sensible) n'apparaisse dans nos résultats, un jugement assez fiable est donc réalisable en milieu naturel sélectif.

Du fait des possibilités de compensations notées précédemment (chap. 2.4.2), les facteurs de rendement sont tous diversement impliqués dans la tolérance, respectivement la sensibilité des génotypes. Alvia, 20613 et Maple Arrow – qui possèdent une excellente tolérance – se distinguent à la fois par un nombre de fruits à l'unité de surface (fig. 5) et par un poids moyen des grains (fig. 8) plus stables. Les lignées moyennement tolérantes (Silvia, 20001) ou assez sensibles (20589, 20038) ont toutes une relative tolérance quant au nombre de fruits mais un rendement par gousse plus variable que les précédentes. CT2 et surtout McCall sont sensibles quant à tous les

facteurs de rendement, alors que S1 a une sensibilité extrême (pratiquement sans possibilité de compensation) sur le nombre de fruits.

Aucune correspondance n'apparaît entre le classement de tolérance au froid et ceux de la vitesse ou des notes de développement végétatif (chap. 2.3.2). La lignée S1 a en outre régulièrement attiré notre attention par son développement végétatif excellent. La corrélation positive entre tolérance au froid (quant au rendement en grain en environnement naturel froid) et développement végétatif initial établie par Sanbuichi (1980) ne se vérifie donc nullement dans notre matériel génétique.

Les lignées Alvia et 20613 nécessitent les sommes de températures au dessus de 6°C les plus constantes pour atteindre le stade R1. Il n'est pas possible d'en conclure une relation générale avec la tolérance au froid; à Schlatt en 1986 et à Eschikon en 1987, la floraison plus précoce de ces deux génotypes pourrait même être considérée comme la cause d'un jugement trop favorable par déplacement partiel de la phase critique (autour de R1) hors de la période de froid. Les observations préalables et nos résultats de Schlatt 1987 indiquent cependant une tolérance réelle, dont nous pensons que c'est elle qui explique la floraison plus normale et donc les sommes de températures plus régulières jusqu'en R1. Un certain parallélisme existe en outre entre la sensibilité au froid et la variabilité des sommes de températures (au dessus de 6°C) jusqu'en R5. On peut en conclure que la tolérance aux températures estivales fraîches correspond en bonne partie à la capacité, dans ces conditions, de former assez rapidement des gousses dans la partie supérieure des tiges (qui détermine le stade R5). Cette relation souligne une nouvelle fois l'importance d'une mise à fruits rapide (aussi après une période froide), respectivement d'un remplissage des grains commençant assez tôt.

Comme Hume & Jackson (1981), nous notons une parenté avec la variété Fiskeby 5 chez tous nos génotypes tolérants, 840 7 3 en étant une lignée soeur d'un des parents et Fiskeby 3 un grand parent (Holmberg, 1973). Ce fait correspond à l'importance capitale des variétés Fiskeby comme source de tolérance au froid pour les programmes de sélection tenant compte de ce facteur. Dans les génotypes que nous classons le mieux, des isolignées de Harosoy sont aussi régulièrement impliquées; cette variété est considérée par Seitzer & Voldeng (1979) comme sensible mais porteuse de gènes de tolérance au froid.

2.5 Conclusions

2.5.1 Effets de températures suboptimales en plein champ

Le climat des lieux de Suisse Orientale étudiés dans ce travail ne permet pas d'y cultiver les variétés très précoces actuelles (type Maple Arrow) de manière régulièrement rentable; mais les essais effectués sur deux ans nous fournissent d'importantes conclusions quant à la réaction de ces variétés en environnement naturel trop froid.

La vitesse du développement végétatif ainsi que la durée totale du cycle de végétation (du semis à la maturité), peuvent y être considérées comme une fonction des sommes de températures au dessus de 6°C.

Dans les conditions extrêmes imposées, même une faible différence du niveau ou de la répartition saisonnière des températures peut avoir des conséquences décisives sur la formation du rendement. En particulier, les deux à trois semaines avant et le début de la floraison sont très importantes pour assurer une bonne nouaison des boutons floraux présents. Une nouaison réduite peut être plus ou moins bien compensée par un prolongement dans le temps (et sur les tiges) de la mise en place des gousses. Mais, comme les fruits issus de cette compensation ont une durée de croissance réduite et donc des grains plus légers, une bonne et rapide nouaison est indispensable à l'obtention d'un rendement élevé.

Une bonne tolérance au froid quant au rendement en grains en plein champ se traduit donc surtout par l'aptitude à former des fruits, mais aussi par leur remplissage suffisant. Les effets en plein champ de températures suboptimales sur la qualité des graines (huile et protéines) restent à déterminer, ainsi que d'éventuelles interactions avec le génotype.

La sensibilité au froid en début de phase reproductive est plus limitante que la précocité pour l'extension de la culture en direction des régions climatiques considérées, où les températures estivales sont trop souvent inférieures à 15°C, c'est à dire à la fois trop basses et irrégulières.

2.5.2 Conséquences pour la sélection

Nos résultats démontrent la nécessité d'une tolérance au froid suffisante pendant le début de la croissance reproductrice du soja pour l'obtention de rendements aussi stables que possibles. Ce critère doit donc impérativement être pris en compte lors de la sélection de variétés très précoces (groupes 00 et 000) pour les zones actuellement marginales de la culture du soja en Europe Centrale.

Il est possible de sélectionner correctement cette tolérance au froid par l'implantation de pépinières dans des régions thermiquement défavorables, en particulier en altitude. Une expérimentation répétée est cependant nécessaire pour pouvoir définitivement classer une lignée comme tolérante car, selon les conditions météorologiques et le développement des plantes, les périodes froides peuvent ne pas coïncider avec les stades sensibles. Le nombre de gousses ou de grains (et leur répartition sur les tiges jugée visuellement) sont, en peuplement régulier, de bons critères de sélection négative. Dans les générations plus avancées, le rendement en grain sous conditions défavorables doit cependant être lui même considéré, de façon à tenir compte des variations du poids des grains. Nos expériences prouvent donc la validité de la méthode de sélection pour la tolérance au froid (avec pépinière d'altitude) développée par la Station Fédérale de Recherches Agronomiques de Changins/Nyon (Uehlinger, 1985; Schori *et al.*, 1988).

Le développement végétatif en environnement frais ne constitue pas un critère de sélection valable pour la tolérance au froid. Il est en cela plus important d'obtenir un bon indice de récolte qu'une biomasse élevée (bien qu'un minimum de végétation soit évidemment requis).

3 EFFETS D'UN STRESS DE FROID EN DEBUT FLORAISON SUR LA CROISSANCE, LA MISE A FRUITS ET LA REPARTITION DES PHOTOASSIMILATS (ESSAIS EN SERRES)

3.1 Introduction

De nombreuses espèces d'origine tropicale ou subtropicale dites thermophiles présentent des dommages plus ou moins réversibles lorsqu'elles sont soumises à des températures comprises entre 0 et 15°C. Plusieurs revues ont été publiées qui décrivent et tentent d'expliquer de manière générale cette sensibilité au froid en dessus du point de congélation (Lyons, 1973; Levitt, 1980; Graham & Patterson, 1982; Wang, 1982; Markhart, 1986). Les symptômes les plus fréquemment décrits vont d'une mauvaise germination à des dégâts de conservation après récolte, en passant par le blocage de la croissance et de ses processus essentiels (photosynthèse, respiration et translocation en particulier). La cause biologique ultime la plus souvent citée (et aussi la plus discutée) de tous les phénomènes liés à la sensibilité au froid est sans doute le fonctionnement des membranes cellulaires (et des enzymes liés), en particulier en relation avec l'état physique de leurs lipides.

Le soja est particulièrement sensible au froid en début de phase reproductrice, un avortement excessif de fleurs et gousses, ou la formation de fruits anormaux, ayant comme conséquence une production de grains insuffisante. (Van Schaik & Probst, 1958; Saito *et al.*, 1970; Soldati & Keller, 1977; Thomas & Raper, 1981; Hume & Jackson, 1981; voir aussi chap. 2.4.2). Cette forme de sensibilité est a priori difficilement explicable par les modes d'action généraux du froid proposés dans les revues citées précédemment. D'autres contraintes peuvent d'ailleurs aussi réduire le taux de nouaison: la densité du peuplement, le manque de lumière ou d'eau, la chaleur ou encore la carence en azote (Van Schaik & Probst, 1958; Puech *et al.*, 1977; Dominguez & Hume, 1978; Brevedan *et al.*, 1978; Schou *et al.*, 1978; Heindl & Brun, 1983).

L'abscission d'organes reproducteurs pendant leur développement est un phénomène commun à de nombreuses espèces végétales, cultivées ou non (Jaquiéry, 1977; Stephenson, 1981). Important moyen pour la plante de s'adapter aux conditions du milieu, la chute de boutons floraux, fleurs ou fruits immatures peut toutefois, si elle est excessive, limiter les rendements en fruits ou grains. Chez le soja, le taux d'avortement se situe normalement entre 30 et 80% des ébauches florales formées (Van Schaik & Probst, 1958; Hansen & Shibles, 1978; Wiebold *et al.*, 1981; Heitholt *et al.*, 1986). En général, la non fécondation des fleurs ne joue pas un rôle déterminant, tous les stades du développement reproducteur (en particulier après quelques mitoses du zygote) étant sujets à l'abscission (Kato *et al.*, 1955; Abernethy *et al.*, 1977). Contrairement à Van Schaik & Probst (1958), qui observent principalement le non développement de fleurs fécondées à température fraîche (environ 15°C), Goto & Yamamoto (1972) font état, sous un régime thermique équivalent, d'une fécondation insuffisante causée par un défaut de l'éclatement des anthères et de la germination du pollen. Ce dernier point fait actuellement l'objet de recherches à la Station Fédérale de Recherches Agronomiques de Changins/Nyon (Kleijer & Schori, 1987); des génotypes plus ou moins tolérants au froid quant à leur mise à fruits devraient permettre de mieux définir l'importance de la fécondation à température suboptimale.

Indépendamment des problèmes liés au froid, deux hypothèses (non exclusives) existent quant aux causes physiologiques de l'avortement chez le soja (Heitholt *et al.*, 1986). La première est celle d'un contrôle de type hormonal, tel que le suggère la chute de fleurs observée après l'application d'extraits de gousses sur des pédoncules voisins (Huff & Dybing, 1980).

Selon la seconde hypothèse, c'est une alimentation insuffisante en assimilats qui limiterait le nombre de structures reproductrices. Cette hypothèse s'appuie sur des essais où la photosynthèse nette est manipulée (par exemple par la concentration de CO₂: Hardman & Brun, 1971) et sur des marquages au carbone 14 (les fleurs et gousses qui, d'après leur position dans l'inflorescence, ont une probabilité d'abscission élevée reçoivent en effet moins de photoassimilats récents: Heindl & Brun, 1983; Brun & Betts, 1984; Heitholt *et al.*, 1986). D'autres publications, concernant aussi des analyses de glucides et protides floraux, donnent cependant des résultats partiellement contradictoires (Dybing *et al.*, 1986; Heitholt *et al.*, 1986; Stockman & Shibles, 1986). La comparaison des diverses publications sur le

sujet ainsi qu'une étude récente (Yarrow *et al.*, 1988) indiquent que l'approvisionnement en carbone des organes floraux et leur régime phytohormonal réagissent de manière interdépendante, les relations de causes à effets étant difficiles à établir.

L'avortement excessif dû au froid a aussi été imputé à un approvisionnement déficient en carbone organique, résultant d'un blocage de la translocation au niveau des limbes et des pétioles (Planchon, 1986).

La migration et la répartition des photoassimilats dans les plantes supérieures sont déterminées par la production (photosynthèse nette), l'utilisation (croissance) et le stockage dans les organes sources (feuilles), le chargement et le transport dans le phloème, le déchargement de celui-ci, ainsi que l'incorporation et l'utilisation (respiration, croissance, stockage) dans les organes servant de puits (sinks). Tous ces phénomènes étant influencés par la température, il est évident que la répartition du carbone l'est aussi. Une revue bibliographique détaillée sortirait du cadre de ce travail, mais il faut rappeler ici le parallélisme qui a été observé (Geiger, 1969; Geiger & Sovonick, 1975) entre la sensibilité au froid des espèces (ou, intraspécifiquement, des écotypes) et le ralentissement durable de leur translocation suite au refroidissement d'une zone conductrice. Plusieurs revues (Wardlaw, 1968; Milthorpe & Moorby, 1969; Gifford & Evans, 1981) concluent cependant que la translocation elle-même (du chargement au déchargement du phloème) n'est pas limitante, la répartition du carbone étant surtout fonction de la capacité d'importation des différents puits et de leur distance par rapport aux sources.

Sur la base de ce qui précède, en particulier des conclusions de Planchon (1986) et de Geiger & Sovonick (1975), en considérant aussi l'accumulation de glucides dans les limbes observée précédemment à température suboptimale (Brenner, 1984; Rindlisbacher *et al.*, 1986), nous avons émis l'hypothèse que la variabilité génétique pour la sensibilité au froid pourrait, chez le soja, être liée à des différences dans la translocation des photoassimilats des limbes vers les organes reproducteurs, d'où un effet plus ou moins prononcé sur le taux de nouaison. Cette hypothèse a été testée sur deux paires de génotypes présentant des différences de tolérance au froid pour leur mise à fruits.

3.2 Matériel et méthodes

3.2.1 Matériel végétal et conditions de croissance

Deux essais en serres ont été conduits avec des méthodes en grande partie semblables, le premier avec les variétés Maple Arrow et McCall (semences certifiées), le second avec Alvia et la lignée 20001 (graines fournies par l'obteneur). Ces génotypes ont été décrits au chap. 2.2.2.; Maple Arrow et Alvia sont à considérer comme tolérantes au froid pendant la floraison, alors que McCall et 20001 sont plus sensibles. Les graines été semées, à une profondeur de 1,5cm environ, à raison de trois pour un pot en PVC (hauteur 20cm, diamètre 11cm, fond percé) rempli d'un mélange de terre limoneuse, compost terreux de même texture et sable de quartz (1,5 à 2,2mm) dans un rapport 5:5:2. Les *Bradyrhizobium japonicum* ont été inoculés par environ 20mg de granulés Nitragin (Nitragin Company, Milwaukee, USA) déposés dans chaque trou de semis. Les graines recouvertes, une couche d'environ 5mm de sable de quartz (2 à 3mm) a été étendue dans chaque pot. Une fumure unique de 640mg $K_2HPO_4 \cdot 3H_2O$ et 55mg KCl par pot (en solution dans 50ml d'eau) a été apportée.

Les pots ont été placées, à raison de 50 par m^2 , dans une serre avec éclairage artificiel (par des lampes à haute pression au sodium) s'éteignant automatiquement par ensoleillement suffisant. Sur une photopériode de 16h, le flux photonique photosynthétiquement actif a ainsi atteint en moyenne $500\mu E/m^2/s$. Les plantes ont été arrosées matin et soir. Les températures moyennes de l'air (selon mesures automatiques toutes les 15min) sont présentées au tab. 6.

Tableau 6: températures diurnes / nocturnes mesurées pendant les essais en serres (°C)

essai	jusqu'au début floraison (R1)	dès R1 (témoin)	stress de froid (18j dès R1)
1	21,7 / 15,5	21,9 / 15,3	11,9 / 9,4
2	19,4 / 15,3	21,1 / 16,6	10,8 / 7,6

Au stade V1 (première paire de feuilles dépliées), les plantes ont été éclaircies à une par pot. A partir de R1 (début floraison), la moitié des plantes a été transférée à température plus basse et le reste laissé à température normale. Dans le premier essai (hiver 1985/86), on a utilisé pour cela une chambre froide avec éclairage artificiel (lampes à haute pression au sodium) produisant, 16h par jour, environ $500\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ au niveau des plantes, soit le même rayonnement que dans la serre, mais ici sans les variations dues à la lumière naturelle. L'essai a été disposé en huit répétitions aléatoires des deux variétés et deux régimes de températures, chaque combinaison de ces facteurs comprenant au départ six plantes pour les différentes récoltes prévues. Les répétitions 5 à 8 ont été différées de 2j par rapport aux quatre premières. A l'intérieur des blocs, les pots ont été permutés deux fois par semaine de façon à minimiser les effets de position.

Pour le second essai (hiver 1986/87) une autre cabine de serre a servi pour le procédé froid, d'où un éclairage strictement égal au témoin. Les deux génotypes et deux régimes thermiques ont été groupés en quatre moments de marquage (voir ci-dessous, chap. 3.2.3) puis en quatre blocs aléatoires. Une permutation bihebdomadaire a été effectuée alternativement à l'intérieur ou entre les groupes de quatre pots.

3.2.2 Observations et récoltes

Dans le premier des deux essais, le développement des plantes a été régulièrement observé du début floraison au remplissage des graines selon l'échelle de Fehr & Caviness (1977) et le schéma de la fig. 1. Parallèlement, les nombres de boutons floraux, de fleurs (à corolle ouverte ou déjà fanée) et de gousses ont été comptés sur chaque noeud respectivement chaque pousse secondaire. Les plantes correspondantes ont été récoltées à maturité, les gousses et grains comptés par noeud ou ramification et les rendements déterminés après séchage à 60°C .

D'autres séries de plantes ont servi à des récoltes intermédiaires à 39 et 57j (début et fin du stress de froid) ainsi que 71 (témoin) ou 78j (après stress); la masse sèche totale et celle des limbes ont été mesurées ainsi que la surface foliaire (planimètre Li Cor LI 3100, Lambda, Lincoln, USA). Ces

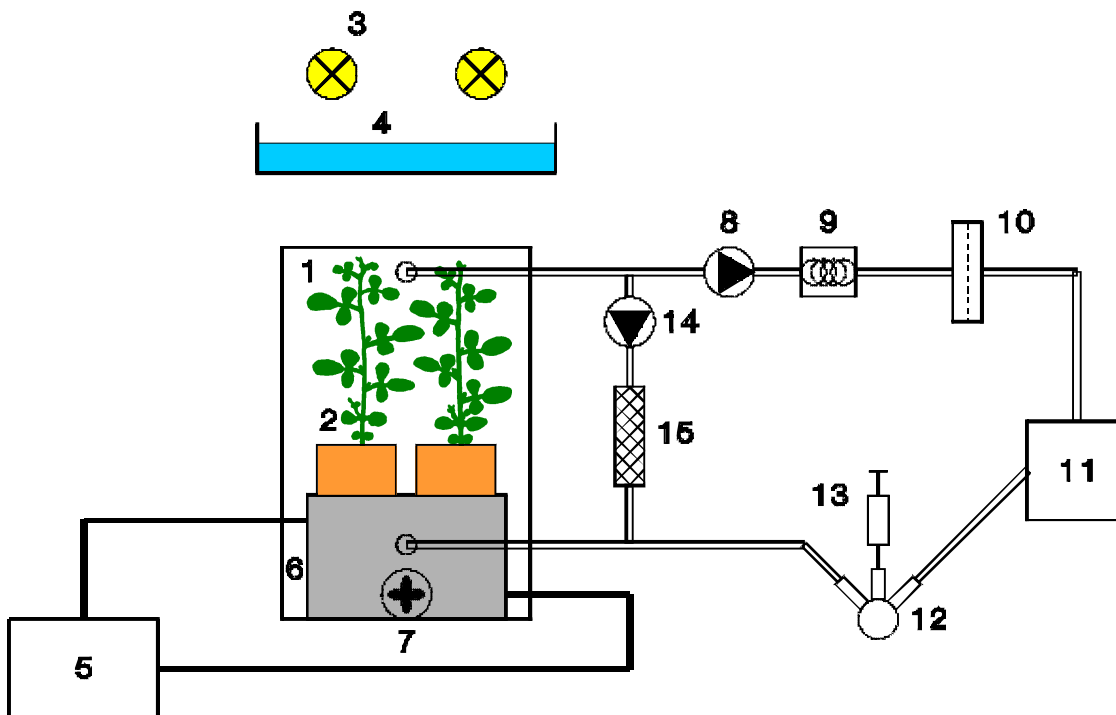
données, complétées de celles des plantes marquées au C-14 et récoltées à 44, 45 ou 46j (voir chap. suivant) ont été utilisées pour une analyse de croissance.

3.2.3 Marquages au carbone-14

Pour la première expérience en serre, nous avons marqué au carbone-14 des plantes entières 6j après le début du stress de froid, respectivement un jour plus tôt pour le témoin, entre 4 et 10h après le début de la photopériode. Elles ont été récoltées 4 ou 24h après le début de l'exposition au C-14. Dans la seconde expérience, les marquages ont été effectués (entre 4 et 8h après le début de la photopériode) 15min, 2j, 4j ou 6j après le transfert des plantes en serre froide et les récoltes 24h plus tard.

Une cabine en plexiglas de 30 sur 30cm et 45cm de hauteur a été construite pour pouvoir contenir quatre plantes avec leurs pots (deux répétitions et deux temps de chasse, respectivement quatre dates de marquage). Munie d'un radiateur relié à un agrégat frigorifique et d'un ventilateur, sa température a pu être ajustée par réglage du débit de l'eau de refroidissement à 10 respectivement 20°C avec des variations maximales de $\pm 1^\circ\text{C}$. L'installation complète de marquage en circuit fermé est schématisée à la fig. 10. Le gaz carbonique radioactif a été produit, au moment où la teneur en CO_2 du circuit était de 300ppm, par injection de 10ml de HCl 1M sur 1ml d'une solution de NaOH 1M + NaHCO_3 2M à $1,54 \cdot 10^6 \text{Bq/ml}$ de C-14 (expérience 1), respectivement de NaOH 0,28M + NaHCO_3 0,28M à $2,22 \cdot 10^6 \text{Bq/ml}$ (expérience 2).

Les plantes ont pu assimiler le gaz carbonique jusqu'à ce que sa teneur redescende à 150ppm, soit après 1h au maximum (variante froide de l'essai 1). Pour la première expérience, une même quantité d'hydrogénocarbonate (mais inactif) et d'acide ont alors été injectées pour permettre aux plantes d'assimiler la plus grande partie de l'activité restante. Un circuit de décontamination par de la chaux sodée a été enclenché pour 10min à la fin des marquages du second essai. Approximativement $1,5 \cdot 10^6 \text{Bq}$ ont ainsi été assimilés par groupe de quatre plantes, qui ont été replacées dans leur chambre froide ou serre immédiatement après et jusqu'à la récolte.



- 1 cabine étanche en plexiglas
- 2 plantes, avec pots
- 3 lampes à haute pression au mercure (400W)
(essai 1: une seule)
- 4 filtre d'eau (anti-infra-rouges)
- 5 agrégat frigorifique (pompe intégrée)
- 6 radiateur
- 7 ventilateur (200 l/min)
- 8 pompe à air (1,5 l/min)
- 9 bain de glace (condensation de la vapeur d'eau)
- 10 filtre à air
- 11 analyseur de gaz à infra rouge (URAS2, Hartmann & Braun, Francfort, RFA)
- 12 ballon (dégagement du gaz carbonique)
- 13 seringue (injection d'hydrogénocarbonate puis d'acide)
- 14 pompe à air (10 l/min, essai 2 seulement)
- 15 colonne de chaux sodée en pastilles (décontamination de l'air après marquage, essai 2 seulement)

Fig. 10 : schéma de l'installation servant au marquage de 4 plantes par du gaz carbonique radioactif ($^{14}\text{CO}_2$).

3.2.4 Analyses chimiques et radiochimiques

Les plantes marquées au carbone 14 ont été disséquées à la récolte en racine, tiges, pétioles, limbes, organes reproducteurs et apex. La partie des tiges au dessus de la dernière feuille dont les bords ne se touchent plus a

été considérée comme apex, cette dernière feuille étant en outre séparée des autres dans l'essai 1.

Pour la seconde expérience, les limbes de la tige principale ont été immédiatement plongés dans de l'azote liquide. Ils ont ensuite été lyophilisés, pesés, moulus puis conservés à 70°C. Pour chaque plante, un échantillon de 130mg environ a été analysé quant aux glucides solubles (glucose, fructose, saccharose, pinitol) par extraction à l'éthanol 80% et chromatographie liquide à haute pression, l'amidon étant ensuite déterminé par extraction au NaOH 0,5M et test à l'anthrone. Une description détaillée de ces méthodes d'analyses a été faite par Baur-Höch (1988).

Les autres échantillons ont été séchés à 60°C puis pesés. Les racines et limbes des tiges principales ont en outre été moulus. La radioactivité des différents organes (de 300mg pour les échantillons moulus) a été déterminée par combustion (OX 300, Harvey Instrument, par Zinsser, Francfort, RFA), capture du CO₂ dans un mélange 2:3 de Carbosorb (Packard Instrument, Downers Grove, USA) et Permafluor (5,5g de Permablend (Packard) pour 110ml de méthanol et 890ml de toluène) puis comptage de scintillation (Packard Minaxi Tri Carb 4000).

La translocation et la répartition des photoassimilats ont été étudiées par les activités relatives spécifiques (ARS) en C-14. L'ARS (grandeur sans unité, aussi parfois appelée indice de marquage spécifique IMS) est définie comme la radioactivité par unité de masse d'une partie de la plante rapportée à l'activité par unité de masse de toute la plante (Mor & Halevy, 1980; Boller & Heichel, 1983). Les activités relatives (AR, rapportées à l'activité totale de la plante) ont aussi été calculées.

3.2.5 Analyses statistiques

Les résultats obtenus ont été interprétés à l'aide d'analyses de variance et de régressions linéaires. Les variables de l'analyse de croissance (essai 1) ont été calculées par régressions quadratiques en fonction du temps.

3.3 Résultats

3.3.1 Analyse de croissance et développement phénologique

Le stress de froid appliqué en début floraison a, dans notre premier essai, ralenti la croissance en matière sèche (fig. 11) et surtout en surface foliaire (fig. 12) des deux variétés. L'indice de surface foliaire (ISF = surface foliaire par unité de masse sèche de la plante) subit une baisse (fig. 13) alors que la masse foliaire spécifique (MFS = masse sèche des limbes par unité de surface) augmente sous l'effet des températures fraîches (fig. 14). La proportion de la matière sèche représentée par les limbes n'est que peu influencée par le régime thermique (fig. 15); les plantes témoins de McCall accusent une baisse plus précoce de ce paramètre. Les taux nets d'assimilation (TNA = masse sèche formée par jour et par unité de surface foliaire), calculés par régressions quadratiques des paramètres de croissance en fonction du temps, sont représentés à la fig. 16. Les TNA obtenus sous stress ne se différencient pas significativement de ceux des témoins durant la même période.

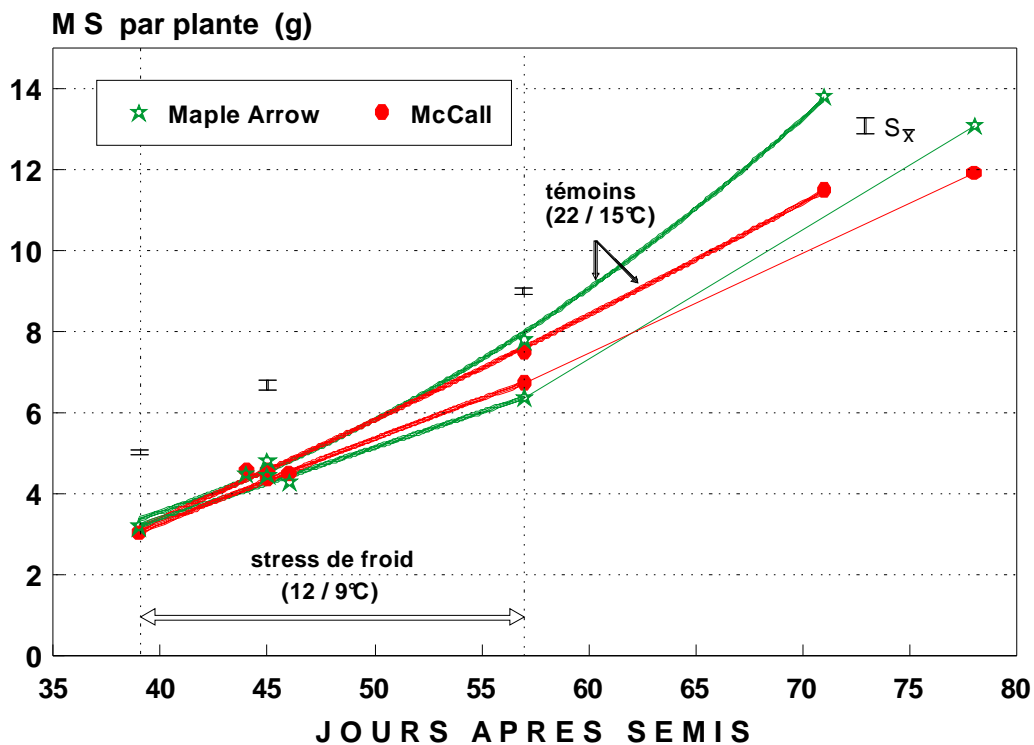


Fig. 11 : Matière sèche par plante des variétés Maple Arrow et McCall avec ou sans stress de froid dès début floraison (39j). Moyennes de 8 plantes, erreurs-types et courbes de régressions.

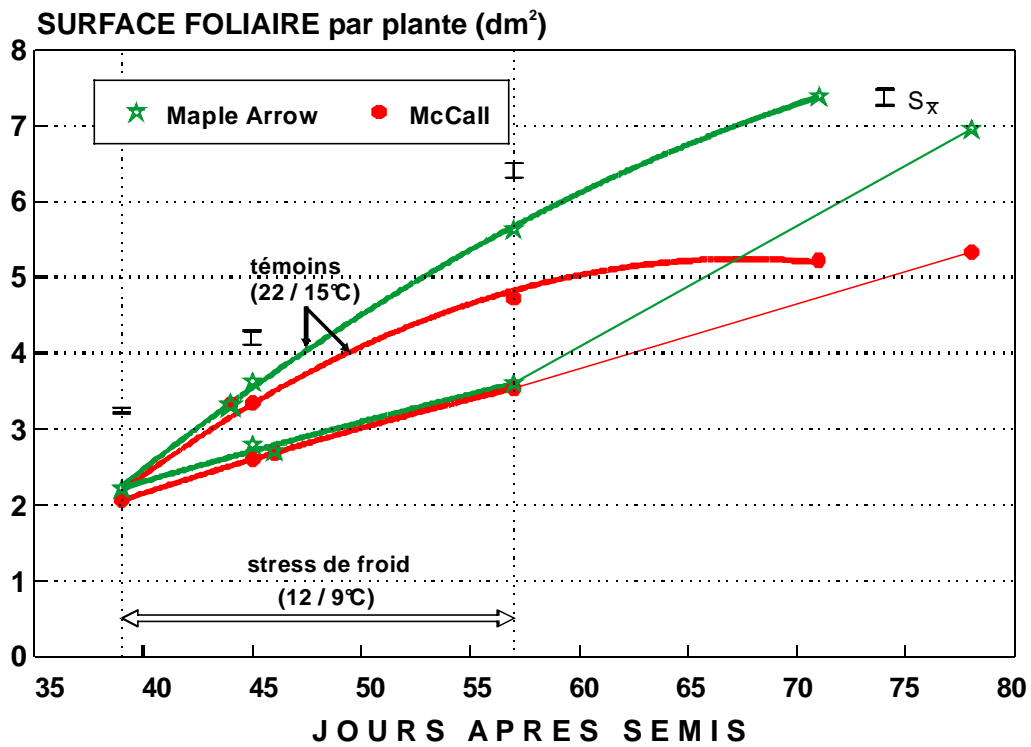


Fig. 12 : Surface foliaire par plante des variétés Maple Arrow et McCall avec ou sans stress de froid dès début floraison (39j). Moyennes de 8 plantes, erreurs-types et courbes de régressions.

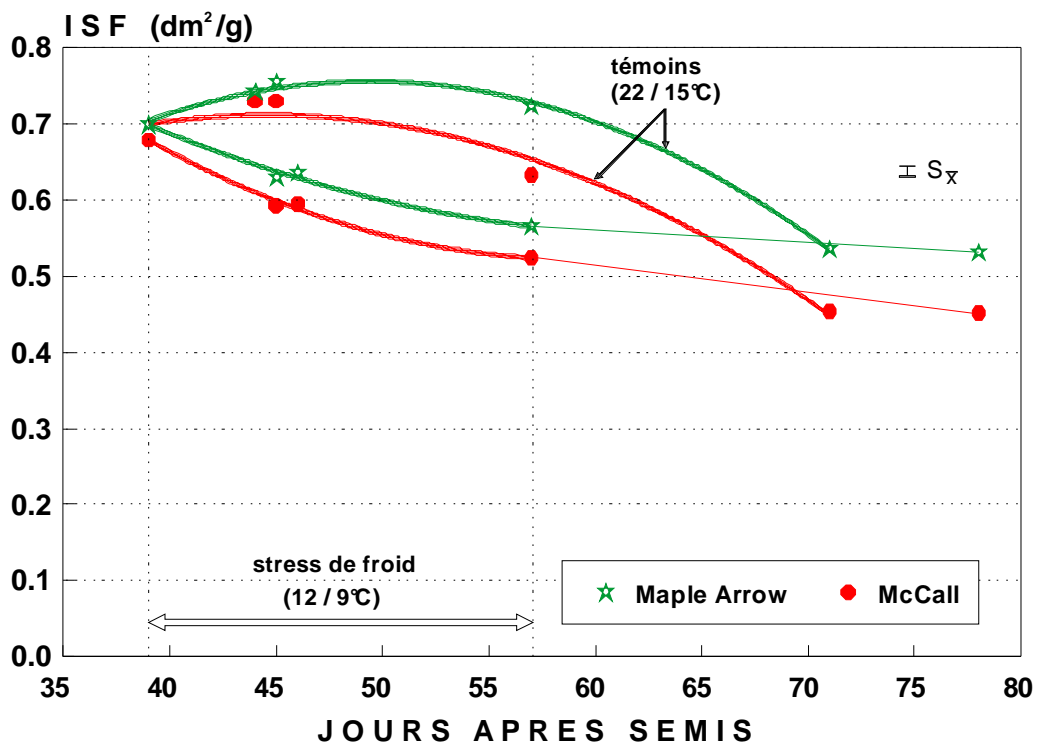


Fig. 13 : Indice de surface foliaire des variétés Maple Arrow et McCall avec ou sans stress de froid dès début floraison (39j). Moyennes de 8 plantes, erreur-type et courbes de régressions.

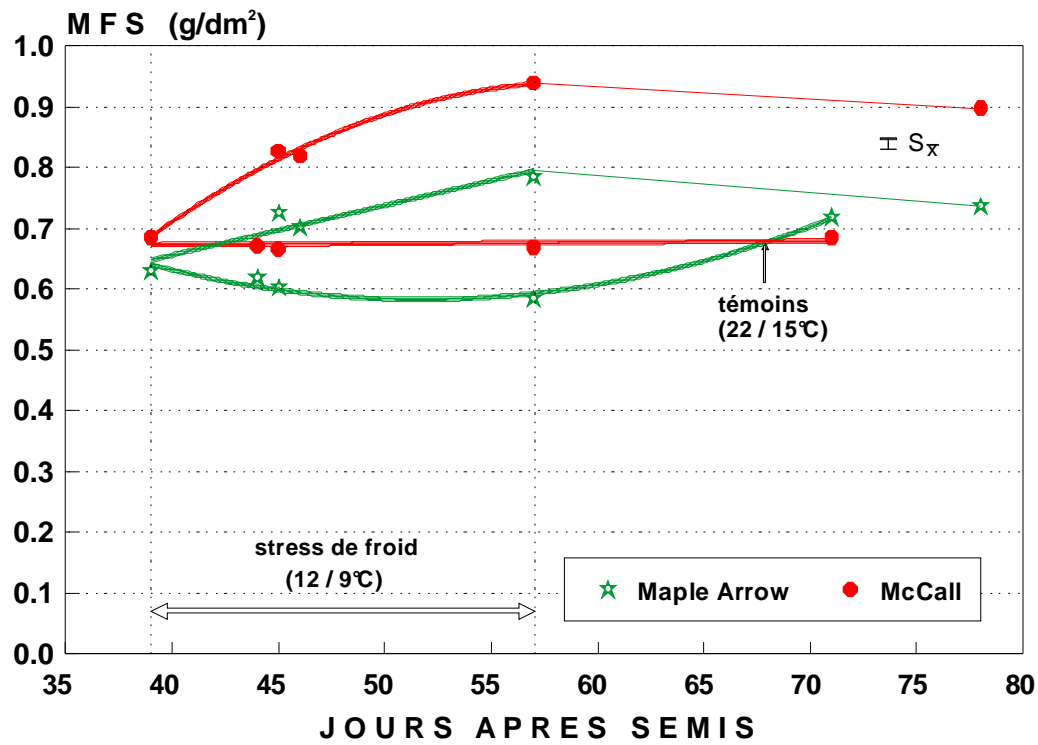


Fig. 14 : Masse foliaire spécifique des variétés Maple Arrow et McCall avec ou sans stress de froid dès début floraison (39j). Moyennes de 8 plantes, erreur-type et courbes de régressions.

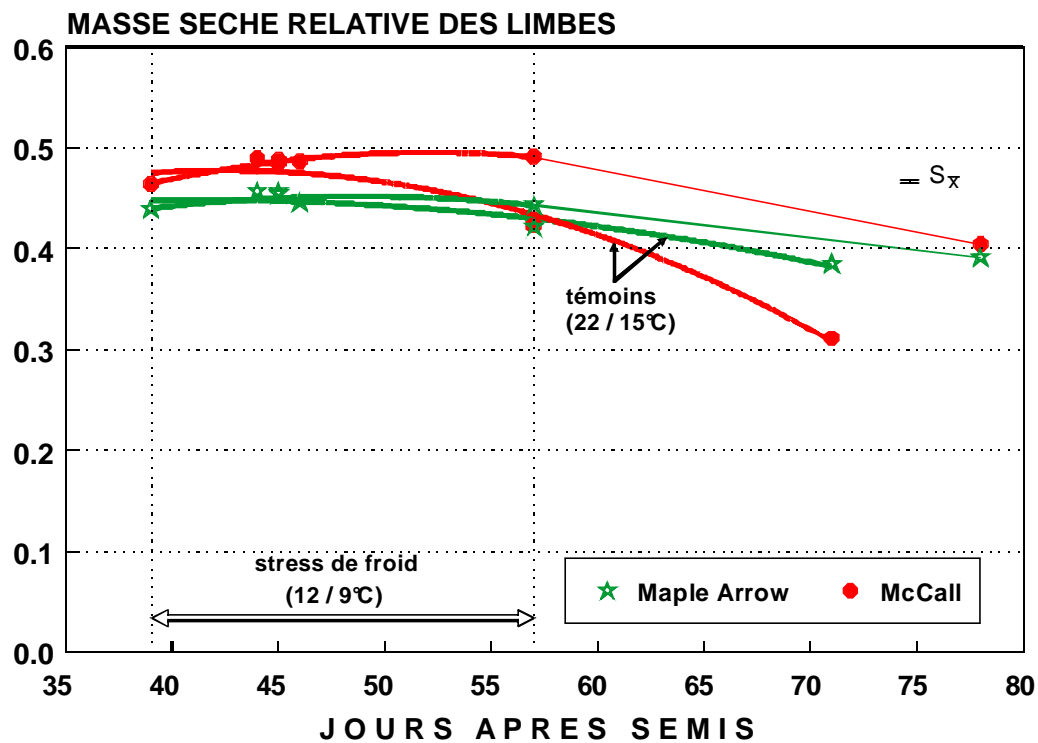


Fig. 15 : Masse des limbes relative à la masse sèche totale des variétés Maple Arrow et McCall avec ou sans stress de froid dès début floraison (39j). Moyennes de 8 plantes, erreurs-types et courbes de régressions.

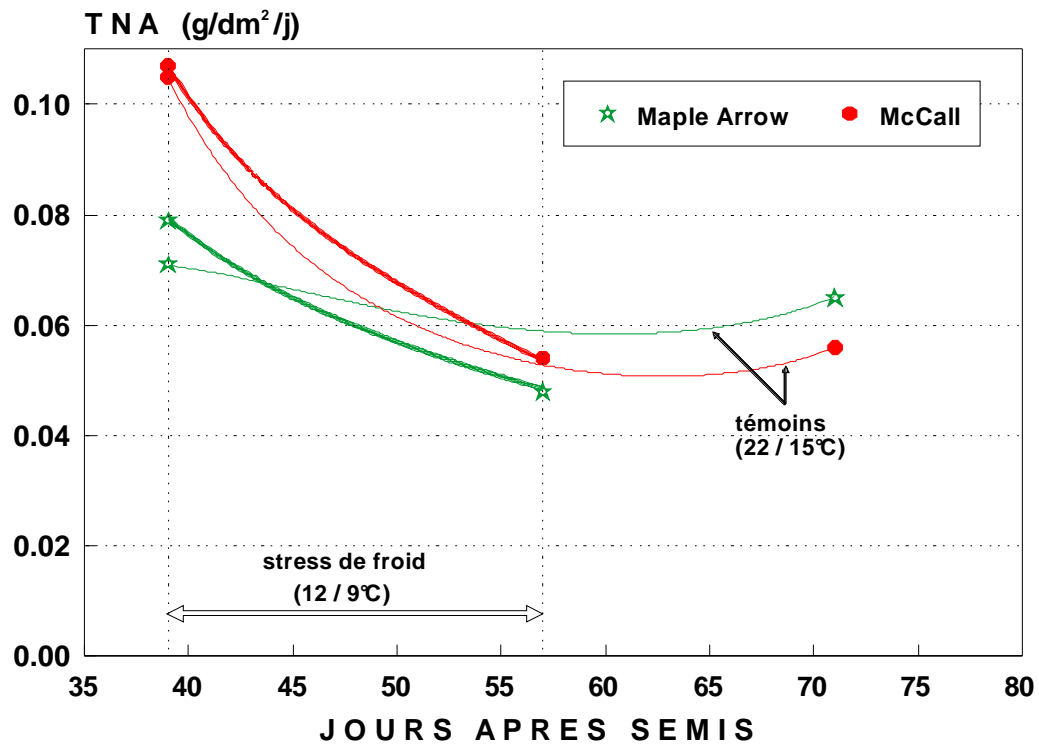


Fig. 16 : Taux net d'assimilation des variétés Maple Arrow et McCall avec ou sans stress de froid dès début floraison (39j). Courbes calculées d'après régressions sur 4 resp. 5 récoltes et 8 répétitions.

L'observation des stades de développement (fig. 17) montre une forte diminution, causée par le froid, de la cadence de déploiement de nouvelles feuilles. Dès le retour à température normale, les plantes rattrapent rapidement ce retard; le témoin de McCall (qui a déjà presque terminé sa croissance végétative) est nettement dépassé. Le développement reproducteur, par ailleurs moins rapide chez Maple Arrow que chez McCall, est aussi ralenti par les températures plus basses. Le retour à une vitesse de développement normale n'apparaît que deux semaines environ après la fin du stress. Alors que Maple Arrow rattrape presque le témoin, la variété McCall a encore, suite à l'exposition au froid, 12 jours de retard à la maturité (R8).

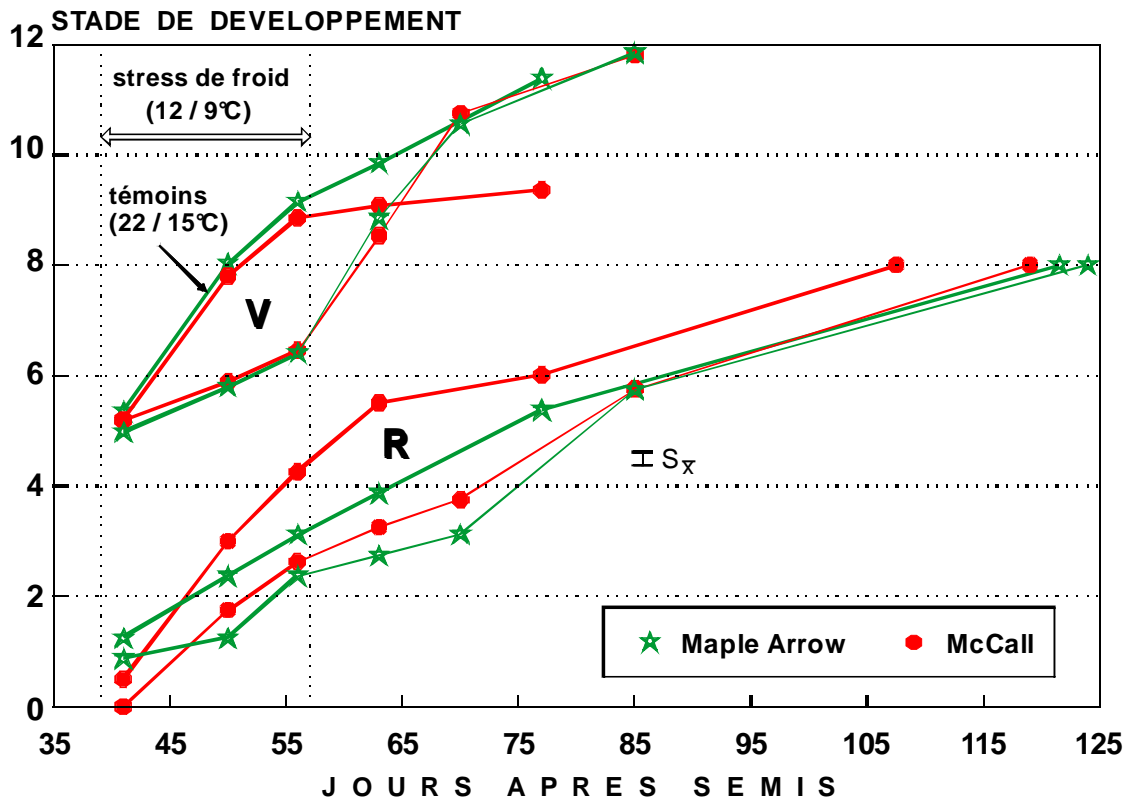


Fig. 17 : Stades de développement (selon Fehr & Caviness (1977) et fig. 1; V=végétatif, R=reproducteur) de Maple Arrow et McCall avec ou sans stress de froid dès 39j après semis. Moyennes de 8 plantes et erreurs-types.

3.3.2 Mise à fruits et rendement

La mise en place de boutons floraux (essai 1) a été ralentie par le stress de froid (fig. 18) et seule une faible proportion ont évolué en fleurs puis en gousses. La formation des boutons floraux progresse en outre moins vers le haut de la tige. A la fin de la période froide (57 jours après semis), la charge en fruits n'est encore que très faible comparée aux témoins (tab. 7).

Tableau 7: Evolution de la masse sèche des organes reproducteurs (mg/plante) en fonction de la température à partir du début floraison (39j). Moyennes de 8 plantes et erreurs types

jours après semis	témoin (22/15°C)			stress de froid (12/9°C)		
	M.Arrow	McCall	err.-type	M.Arrow	McCall	err.-type
39	8,8	4,1	1,4	(voir témoin)		
44	25	14	1,8			
45	28	15	2,8	20	14	2,1
46				22	12	1,8
57 F*	38	20	5,7	40	22	2,9
57 G*	235	564	97	6,9	12,4	2,9

* F = boutons floraux et fleurs, G = gousses

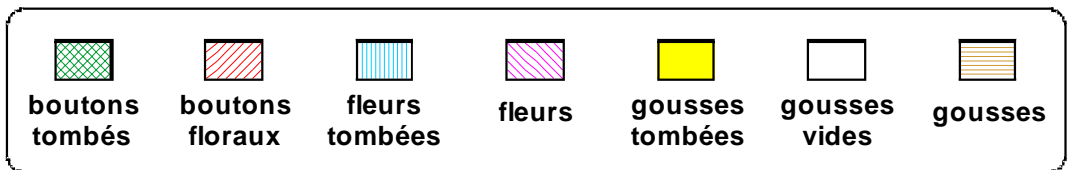
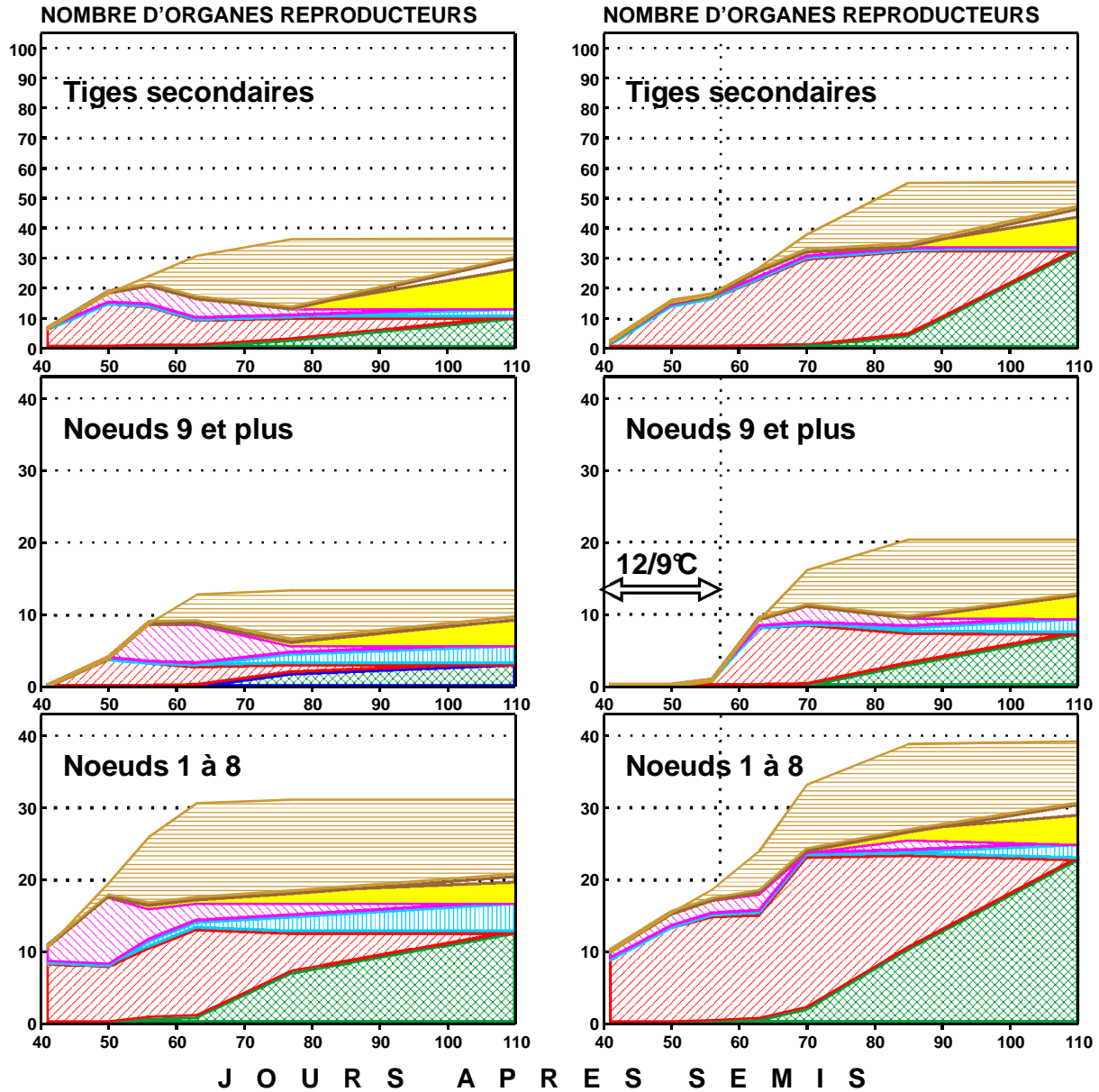
Dans les deux semaines qui suivent, les plantes de McCall ayant subi un stress de froid produisent de nombreux nouveaux boutons floraux et fleurs, surtout sur les tiges secondaires. Dans un premier temps, seule une faible proportion donne des fruits. Chez Maple Arrow, moins de nouvelles structures reproductrices au total mais plus de gousses sont formées jusqu'au jour 70.

Les noeuds 9 et plus ainsi que les tiges secondaires, malgré une très importante abscission d'ébauches florales, produisent finalement plus de gousses après le froid que chez le témoin. A maturité, les plantes ayant été stressées ont ainsi des fruits en plus grand nombre et répartis différemment le long de la tige (fig. 19). On y distingue en effet une zone (noeuds 5 à 8) où le nombre de gousses par noeud et de grains par gousse sont nettement réduits puis une zone (noeuds 10 à 13) sur laquelle la plante ayant été soumise au froid porte plus de fruits.

MAPLE ARROW

Témoin (22/15°C)

Stress de froid



M C C A L L

Témoin (22/15°C)

Stress de froid

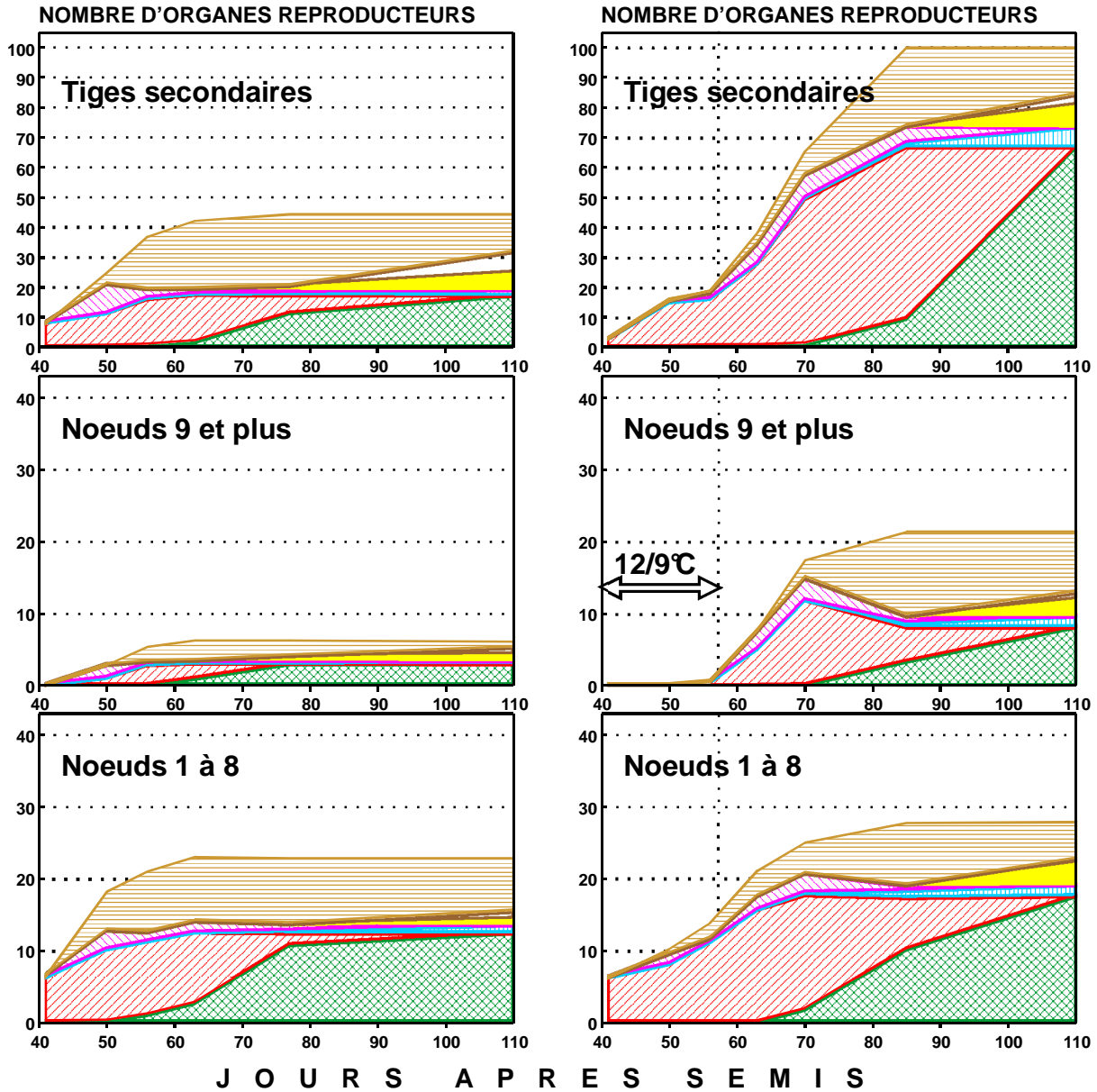


Fig. 18 : (double page): Dynamique de la mise à fruits de Maple Arrow et McCall avec ou sans stress de froid dès début floraison (39j): nombres d'organes reproducteurs présents et cumul de ceux étant tombés, ainsi que gousses vides (observation à 110j seulement). Moyennes de 8 plantes.

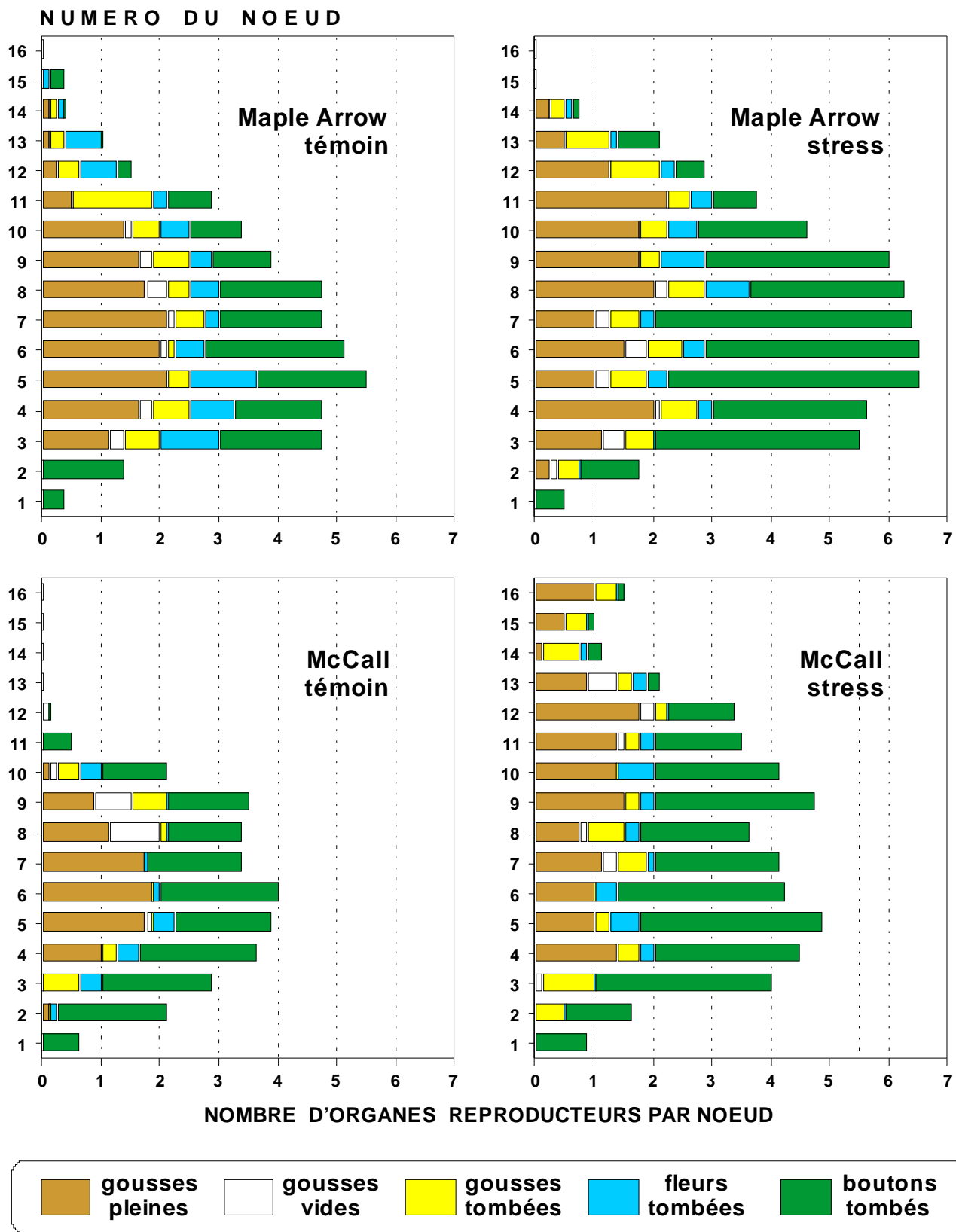


Fig. 19 : Effet d'un stress de froid (18j à 12/9°C dès début floraison) sur le nombre et la destinée des organes reproducteurs en fonction de la position sur la tige principale (numéro du noeud) chez Maple Arrow et McCall. Moyennes de 8 plantes.

Pour chaque variété, les rendements en grains des deux variantes de températures sont proches (tab. 8), le nombre de grains par gousse étant significativement inférieur après stress de froid alors que le poids moyen des grains n'est fonction que du génotype.

Tableau 7: rendement et composantes du rendement des plantes soumises à un stress de froid en R1

variété et procédé	gousses / plante	grains / gousse	PMG* (mg)	rendement / plante (g)
M.Arrow témoin	21,4	2,12	169	7,6
M.Arrow stress	24,6	1,76	170	7,3
McCall témoin	21,5	2,12	122	5,5
McCall stress	29,1	1,76	117	5,9
erreur type	1,3	0,05	5	0,3

* poids sec moyen d'un grain

3.3.3 Radioactivités

Bien que le marquage par assimilation de $^{14}\text{CO}_2$ ait duré, dans le premier essai, un peu moins d'une heure à 10°C contre environ une demi-heure à 20°C, les activités relatives spécifiques (ARS) mesurées dans les limbes sont, déjà après 4h, un peu inférieures chez les plantes maintenues au froid (fig. 20). La plus jeune feuille (non encore ouverte) contient une activité élevée, moindre cependant sous stress qu'à température normale. Dans les pétioles et les tiges, au contraire, c'est une nette accumulation qui se produit à basse température. Après 24h, l'ARS des apex ne se distingue pas d'un procédé à l'autre. La radioactivité de l'ensemble des organes reproducteurs ne fait apparaître de différence qu'entre les variétés (ARS plus élevée chez McCall), l'interaction avec le régime de températures n'étant pas significative.

L'analyse des activités relatives (AR) montre clairement, à température suboptimale, l'exportation accrue des limbes au profit des pétioles et tiges (fig. 21).

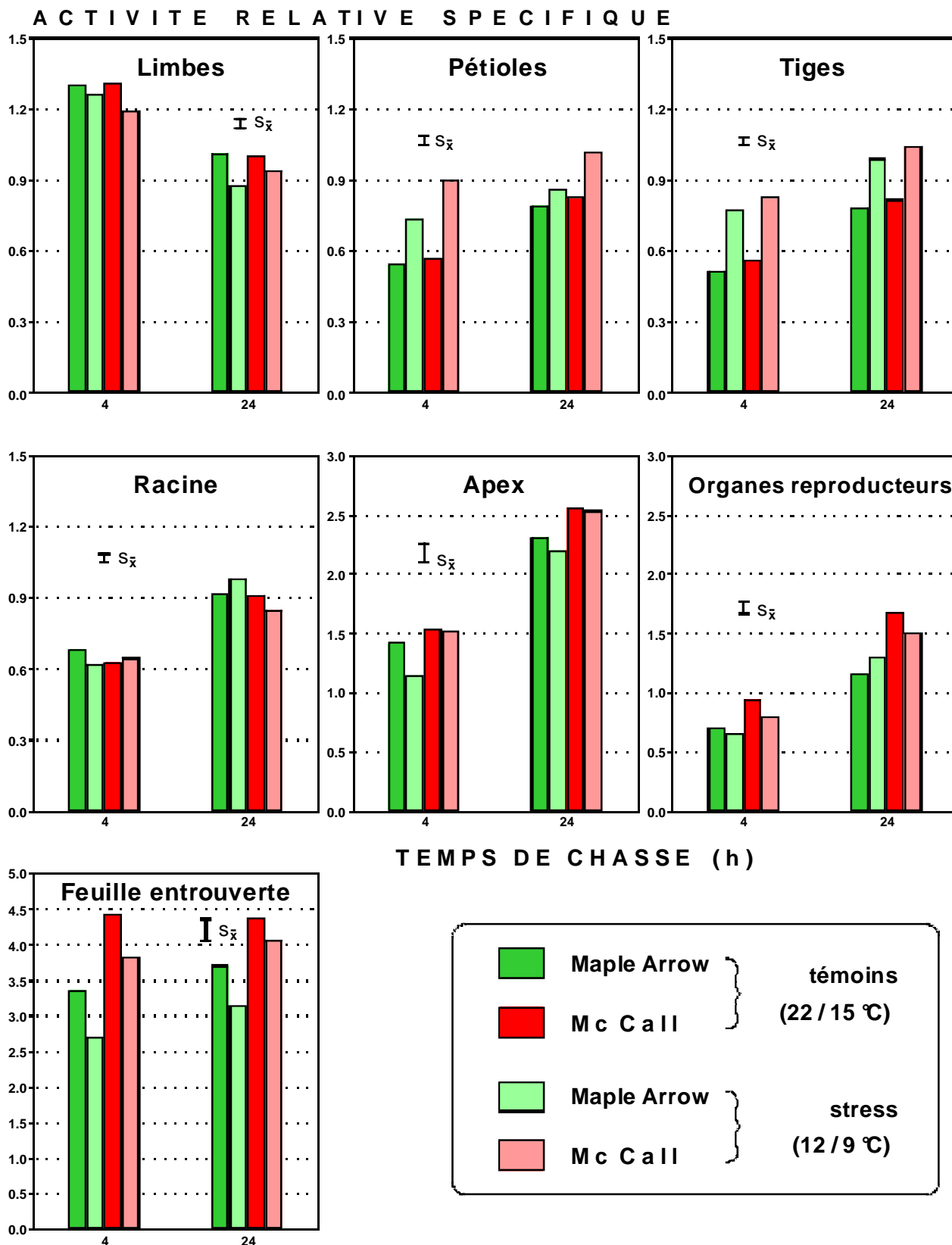


Fig. 20 : Activité relative spécifique des différents organes 4 resp. 24h après marquage au C-14 de plantes entières soumises à un stress de froid (5j du début floraison au marquage), resp. maintenues à température normale (et marquées 1j plus tôt). Moyennes de 8 plantes et erreurs-types.

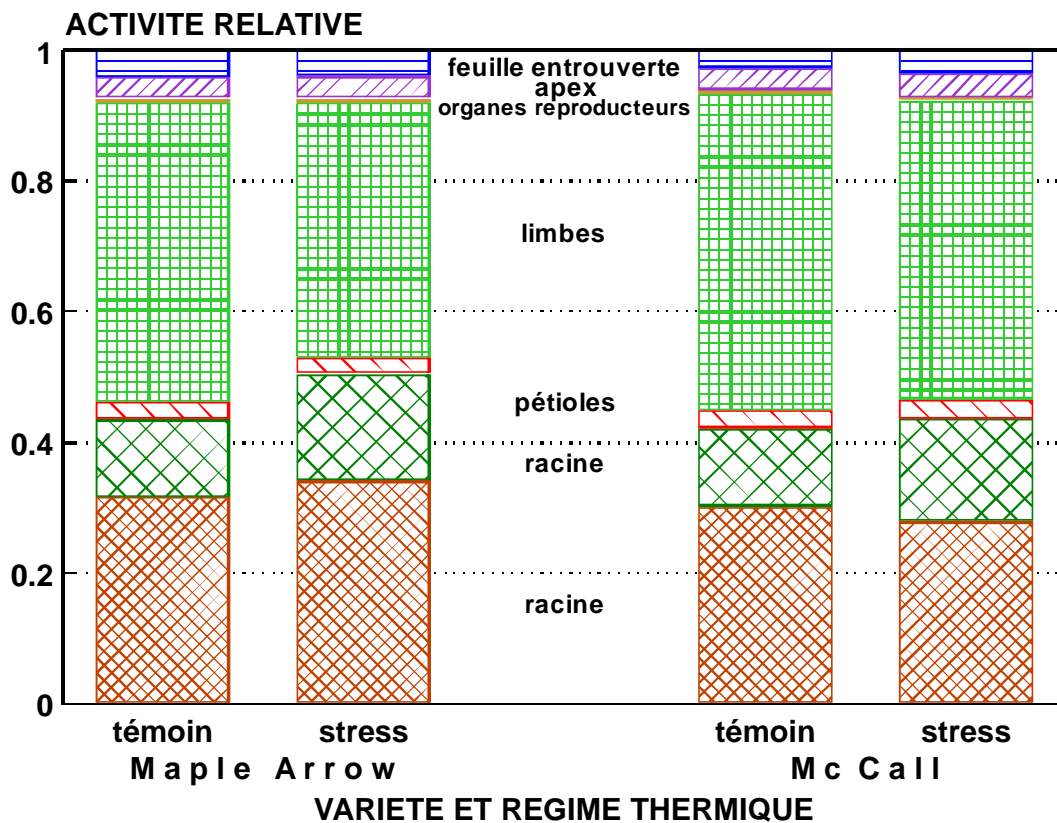


Fig. 21 : Activité relative des différents organes 24h après marquage au C-14 de plantes soumises à un stress de froid (5j du début floraison au marquage), resp. maintenues à température normale (et marquées 1j plus tôt). Moyennes de 8 plantes.

Dans notre second essai, l'activité relative spécifique se trouvant dans les limbes ou dans les tiges après 24h n'a pas été significativement influencée par le régime de températures (fig. 22). Une accumulation de radio-carbone due au stress thermique a pu être détectée dans les racines puis les pétioles, principalement au dépens des apex, dont l'ARS est nettement réduite dès le deuxième jour de froid.

Alvia et 20001 ont fourni des résultats très semblables à l'exception de l'ARS des organes floraux, qui est un peu plus élevée chez la première. Dans les témoins des deux génotypes, cette activité augmente avec le temps, alors qu'à température inférieure elle commence par baisser avant de remonter. Le développement de la matière sèche des organes reproducteurs influence donc leur activité relative spécifique (fig. 23); sous stress de froid, l'ARS de chaque génotype ne tend à s'écarter de cette corrélation qu'au deuxième jour (effet significatif si les deux variétés sont considérées conjointement).

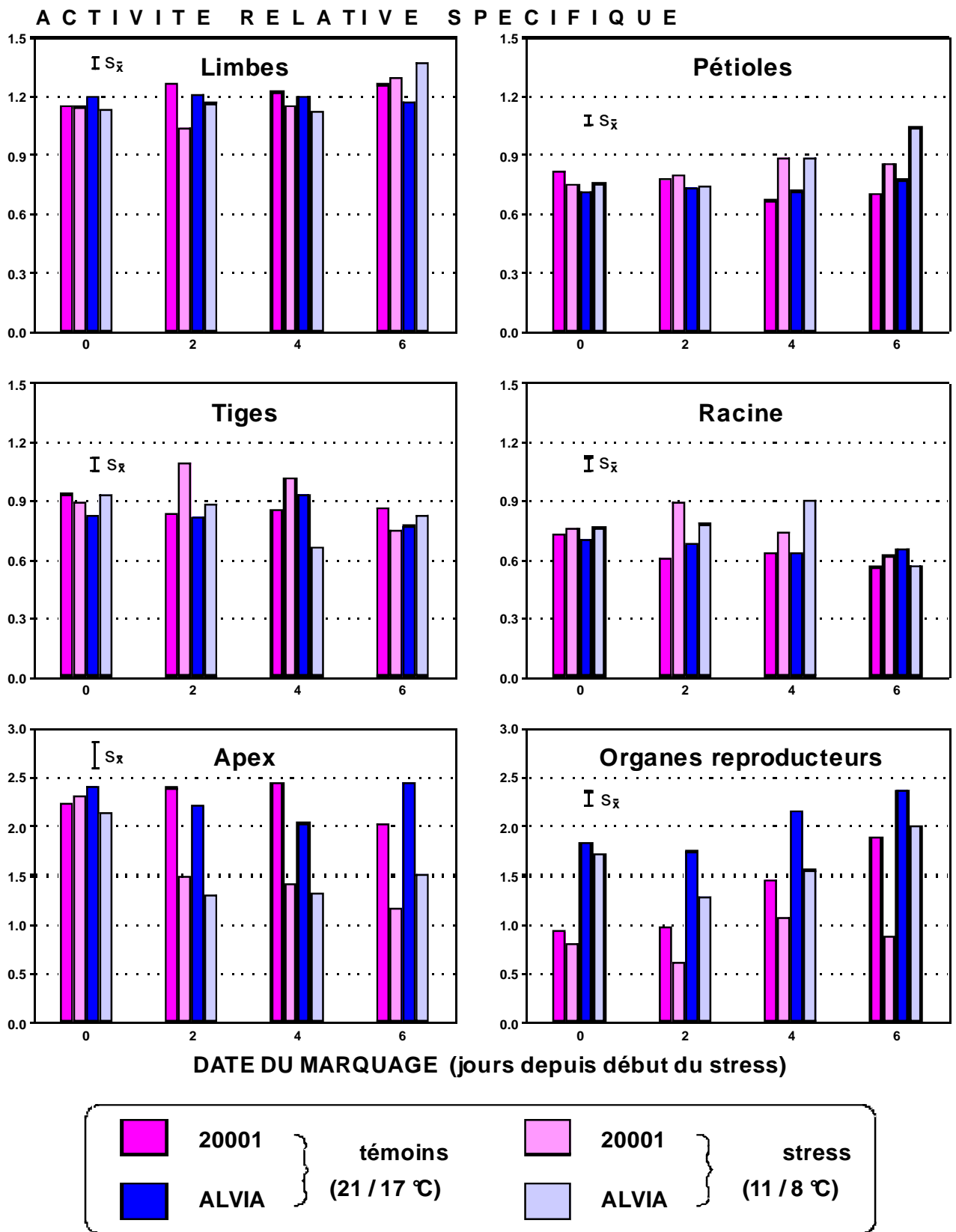


Fig. 22 : Activité relative spécifique des différents organes de plantes soumises ou non à un stress de froid de 15min (=jour 0), 2, 4 ou 6j dès début floraison puis marquées au C-14 et récoltées après 24h. Moyennes de 4 plantes et erreurs-types.

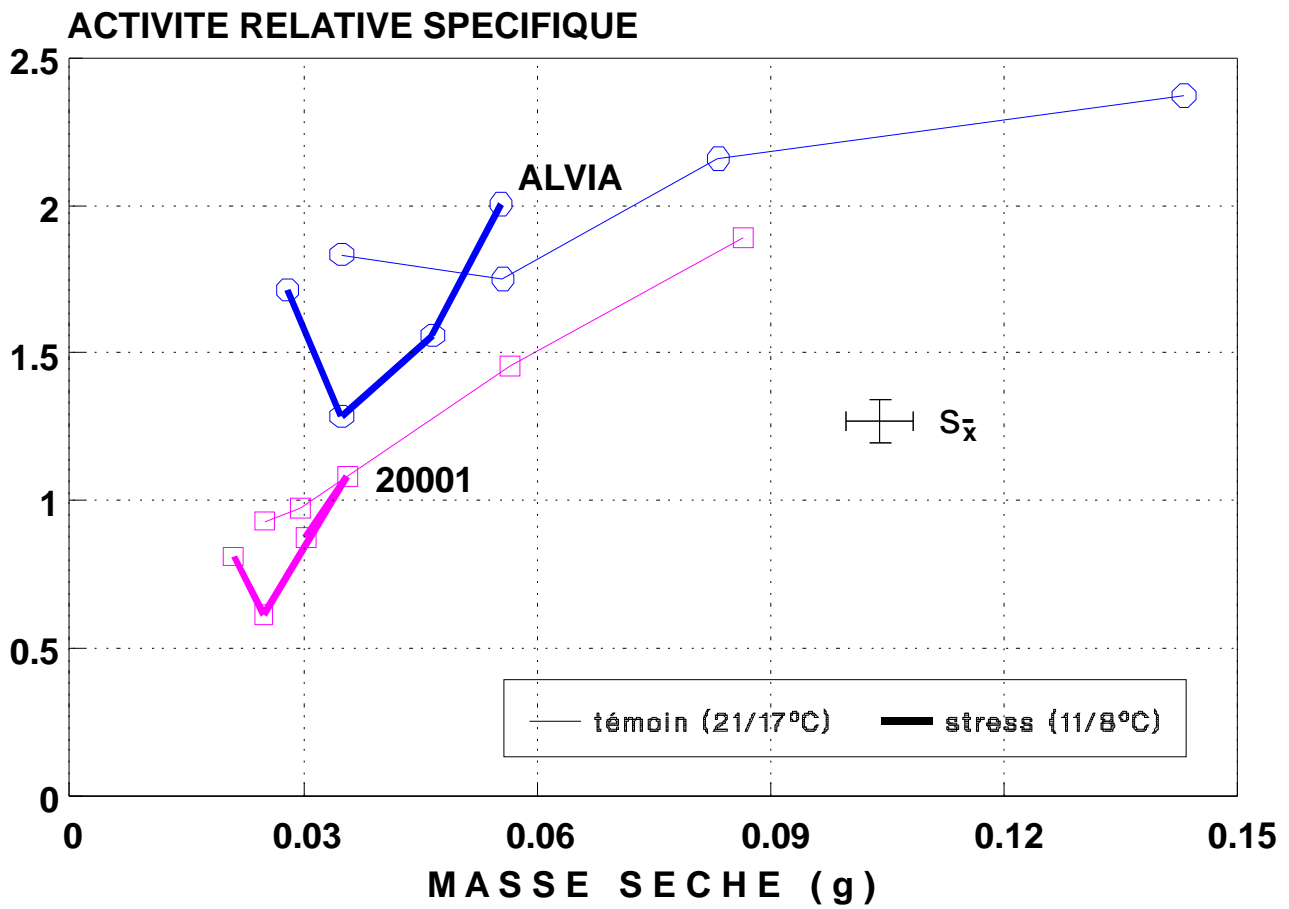


Fig. 23 : Relation entre la masse sèche et l'activité relative spécifique des organes reproducteurs de plantes soumises ou non à un stress de froid de 0, 2, 4 ou 6j dès début floraison puis marquées au C-14 et récoltées après 24h. Moyennes de 4 plantes et erreurs types.

3.3.4 Glucides foliaires

La chromatographie liquide à haute pression a permis de mesurer les concentrations de pinitol, de saccharose, de glucose et de fructose dans les limbes de la tige principale. Le pinitol (fig. 24) a représenté en moyenne 1,5% de la matière sèche (MS) dans le cas des témoins, avec une augmentation progressive dans le temps; le stress de froid a provoqué une légère baisse de sa teneur. D'environ 0,7 (Alvia) à 0,8% (20001), la concentration de saccharose (fig. 25) a rapidement doublé sous l'effet du froid, avant de redescendre quelque peu. Le glucose (fig. 26), qui correspond à environ 0,1% de la MS à température favorable, s'est très nettement accumulé au froid, en particulier chez la lignée 20001 où sa teneur a été multipliée jusqu'à 7 fois (après 3 et 5j). Les mêmes effets ont été observés pour le fructose (fig. 27), mais avec une différence de réaction moins prononcée entre les génotypes. On notera en outre que l'accumulation au froid du saccharose et de ses monomères a été plus élevée chez 20001 parce qu'elle s'est poursuivie plus longtemps: jusqu'au deuxième ou troisième jour contre un seul chez Alvia.

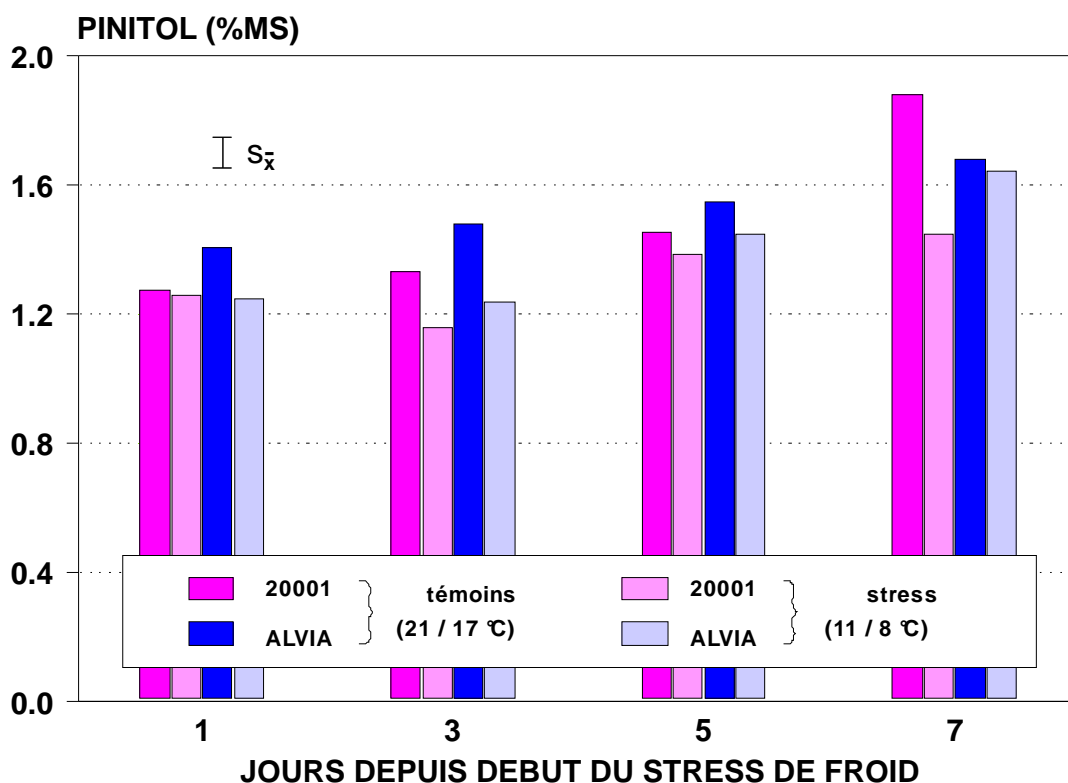


Fig. 24 : Concentration de pinitol dans la masse sèche des limbes de la tige principale des lignées 20001 et Alvia avec ou sans stress de froid dès début floraison. Moyennes de 4 plantes et erreur type.

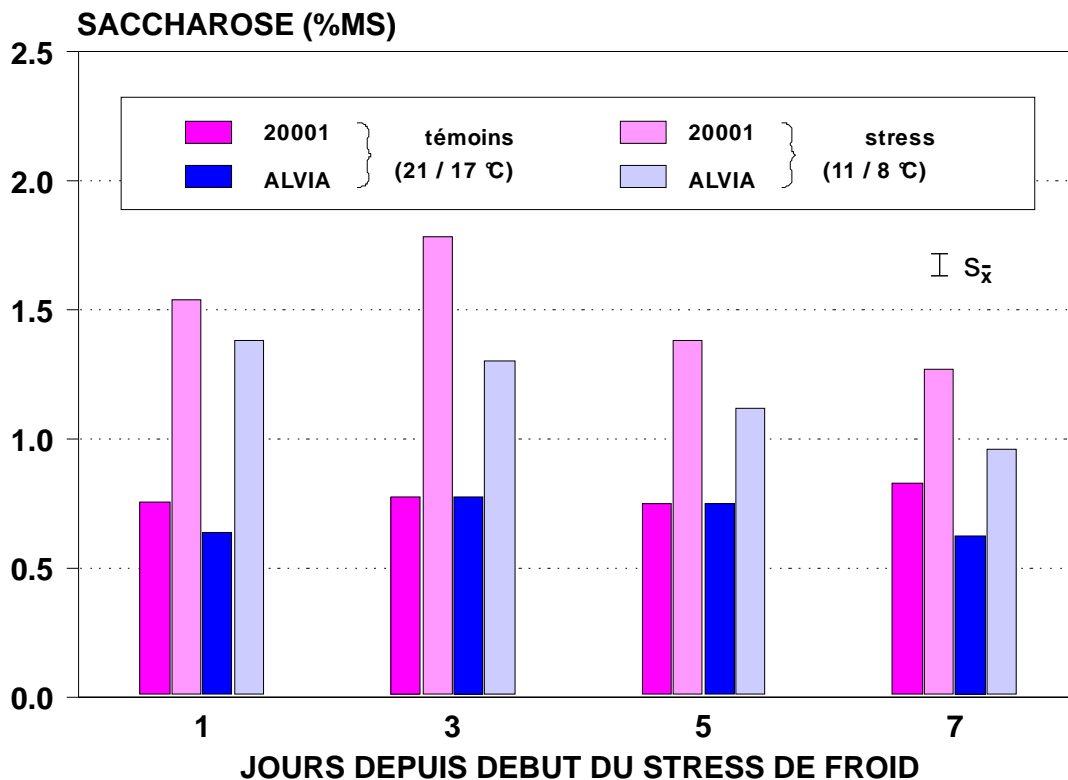


Fig. 25 : Concentration de saccharose dans la masse sèche des limbes de la tige principale des lignées 20001 et Alvia avec ou sans stress de froid dès début floraison. Moyennes de 4 plantes et erreur type.

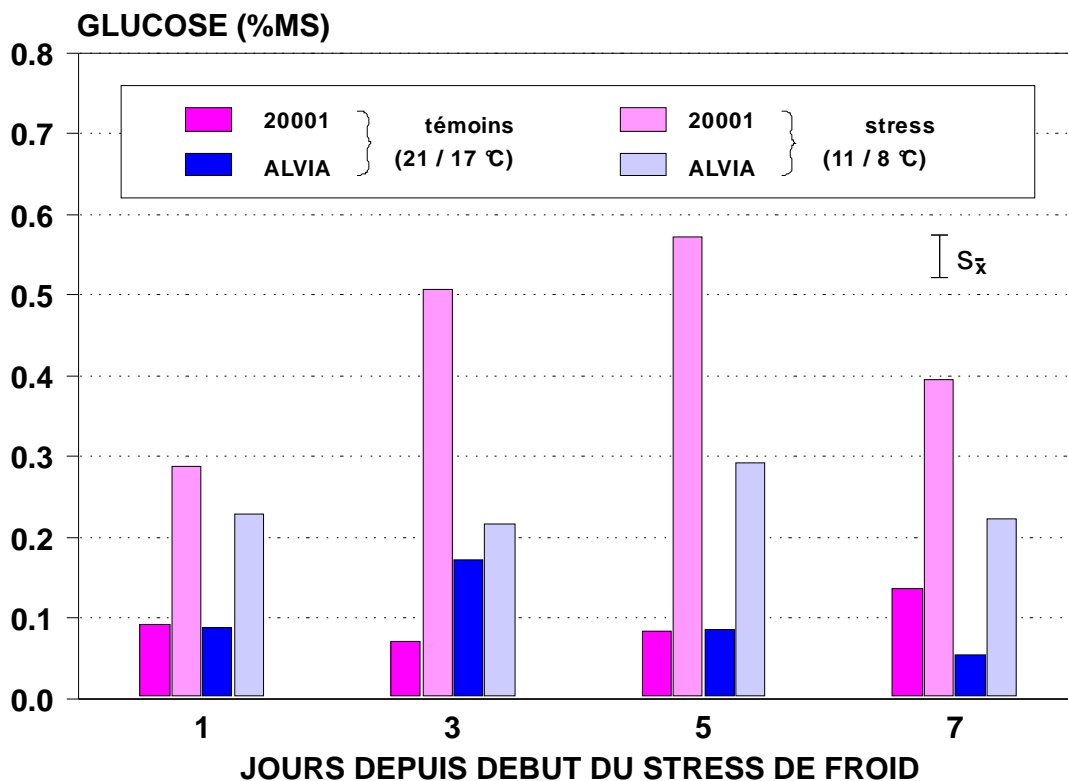


Fig. 26 : Concentration de glucose dans la masse sèche des limbes de la tige principale des lignées 20001 et Alvia avec ou sans stress de froid dès début floraison. Moyennes de 4 plantes et erreur type.

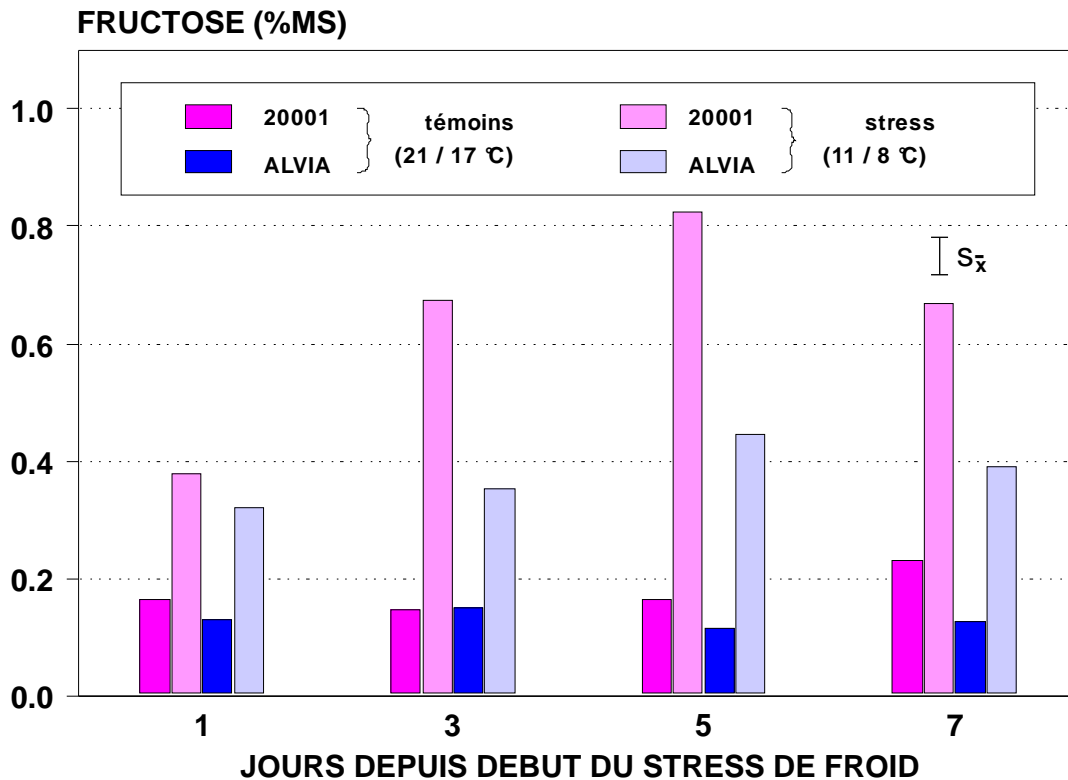


Fig. 27 : Concentration de fructose dans la masse sèche des limbes de la tige principale des lignées 20001 et Alvia avec ou sans stress de froid dès début floraison. Moyennes de 4 plantes et erreur type.

La fraction de l'amidon constitue, avec 15 à 20% de la MS, la plus grande partie des glucides foliaires; elle croît légèrement avec le temps (fig. 28). Une augmentation d'environ un quart a été observée dès le premier jour sous stress de froid avec la lignée 20001. Le même phénomène a été mesuré plus tard et plus faiblement chez Alvia (environ +15% dès le jour 3).

Le stress de froid a donc provoqué une augmentation de 3 à 6% (Alvia et 20001 respectivement) de l'ensemble amidon + saccharose + glucose + fructose par rapport à la MS des limbes et en moyenne des quatre dates d'analyses. Dans le même temps, la masse foliaire spécifique (fig. 29) a subi une augmentation de 6 respectivement 15% alors que l'indice de surface foliaire (fig. 30) était réduit de 7 respectivement 13% à cause du froid.

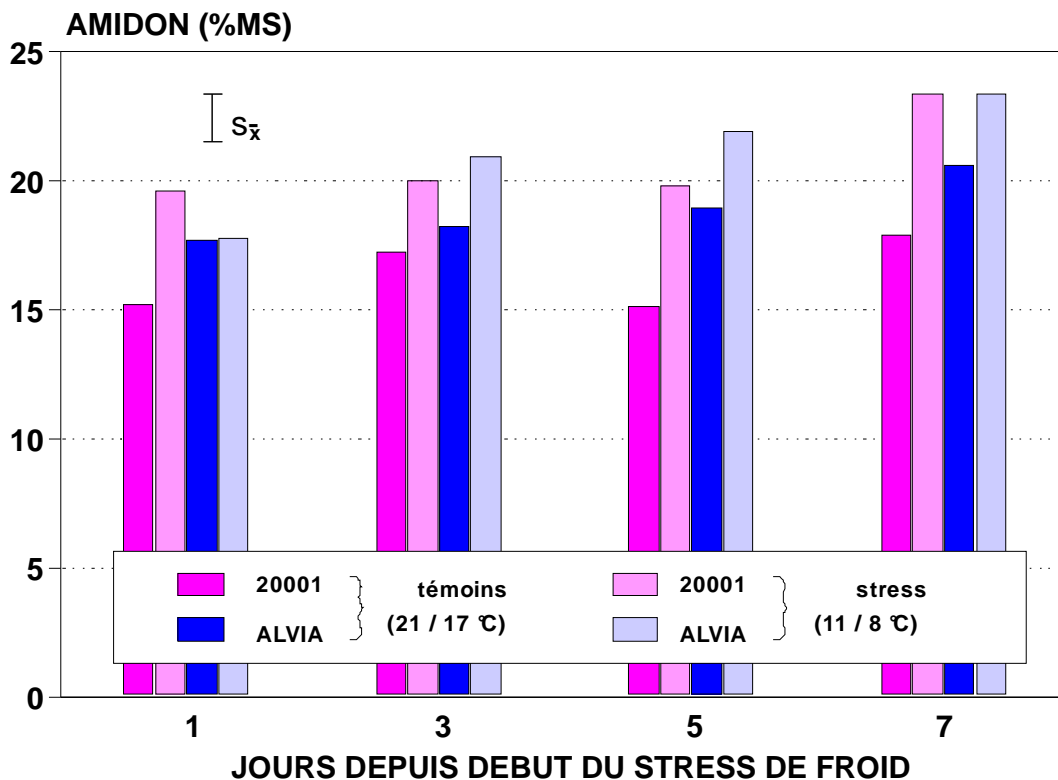


Fig. 28 : Concentration d'amidon dans la masse sèche des limbes de la tige principale des lignées 20001 et Alvia avec ou sans stress de froid dès début floraison. Moyennes de 4 plantes et erreur type.

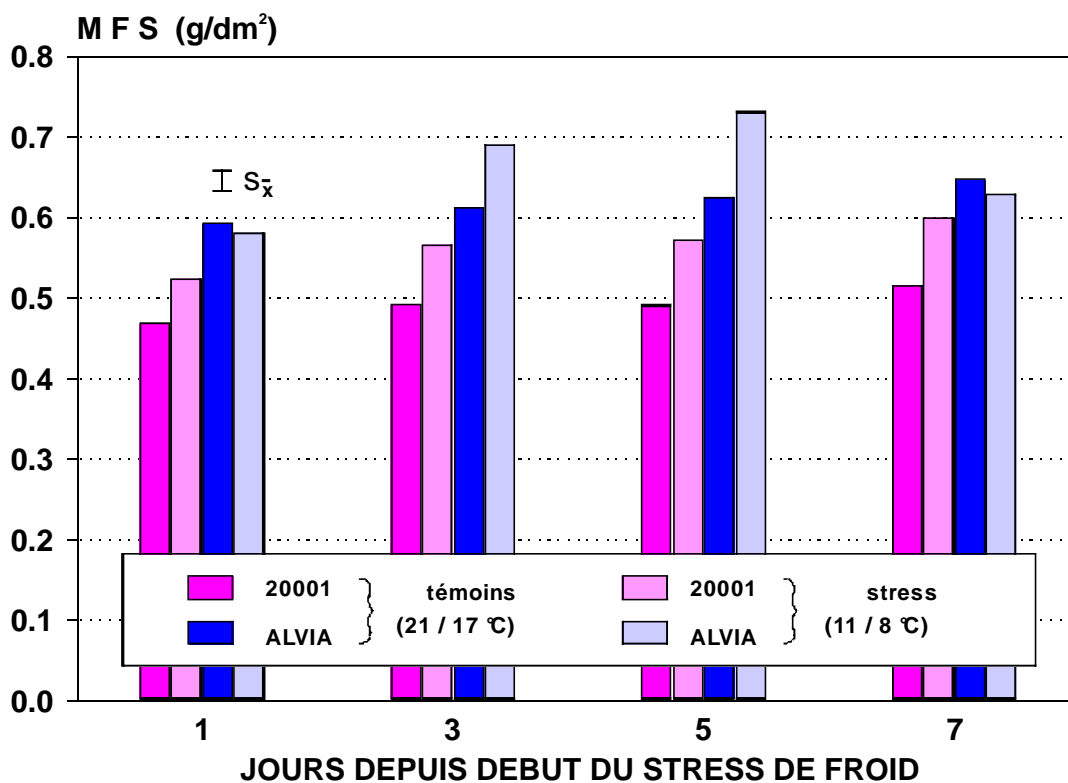


Fig. 29 : Masse foliaires spécifique des lignées 20001 et Alvia soumises ou non à un stress de froid dès début floraison. Moyennes de 4 plantes et erreur type.

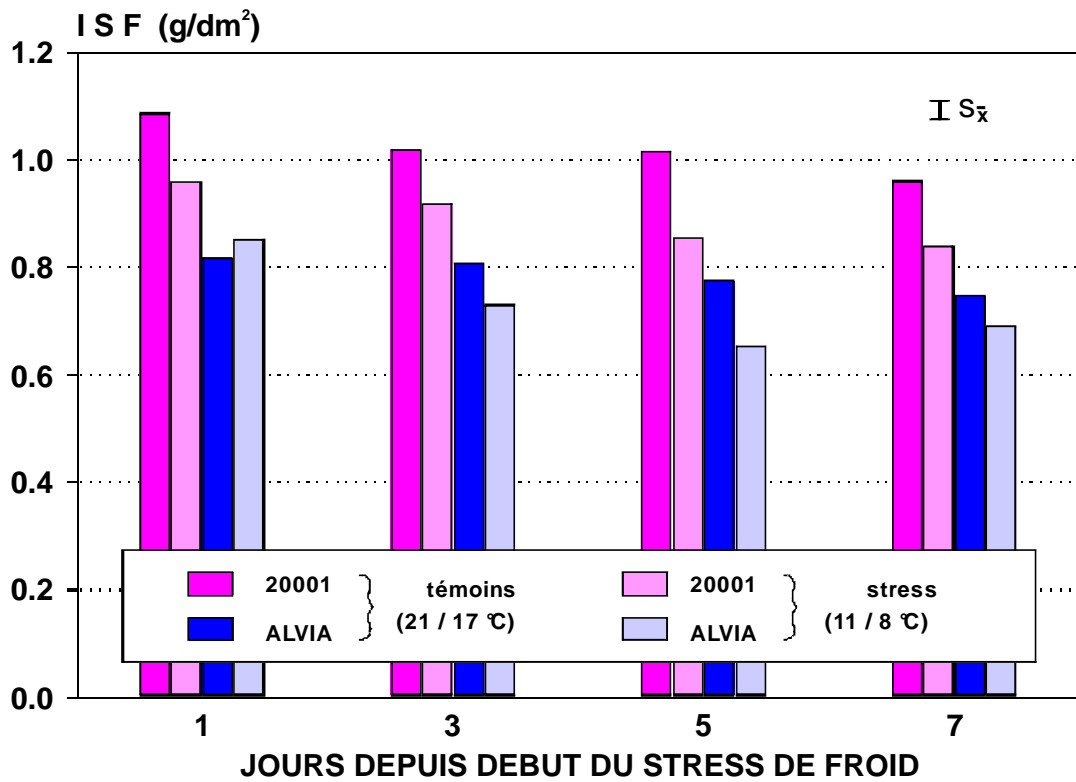


Fig. 30 : Indice de surface foliaires des lignées 20001 et Alvia soumises ou non à un stress de froid dès début floraison. Moyennes de 4 plantes et erreur type.

3.4 Discussion

3.4.1 Température et croissance en début de phase reproductrice

La croissance végétative des variétés indéterminées de soja est encore intense pendant la floraison. Un développement ralenti de la surface foliaire (fig. 12) constitue le principal effet de températures suboptimales sur la croissance végétative. Cette limitation du taux de croissance de la surface foliaire intervient rapidement. Elle s'explique donc non seulement par une apparition ralentie de nouvelles feuilles mais aussi par une expansion plus lente de celles qui sont présentes.

Le transfert réduit d'assimilats vers les feuilles en formation ou les apex est probablement une cause du développement plastochronique réduit. Cette interprétation rejoindrait celle de Milthorpe & Moorby (1969), qui considèrent le début de la croissance d'une feuille comme le seul processus véritablement limité par la translocation des composés organiques. Le fait que, dans notre premier essai, ce soient les feuilles encore pliées et non les pointes de végétation elles mêmes qui aient reçu moins de C-14, ainsi que la compensation très rapide après la période froide, laissent supposer que ce n'est pas la différenciation des ébauches foliaires mais le début de leur expansion qui est le plus sensible à la température.

L'analyse de croissance montre que le taux net d'assimilation n'est que peu influencé par les températures fraîches, ce qui est en bon accord avec la relative constance de la photosynthèse nette observée entre 15 et 30°C par Fukui *et al.* (1965). C'est une augmentation due au froid de la masse foliaire spécifique (MFS) qui entraîne un indice de surface foliaire inférieur, lui même étant la cause des taux de croissance réduits de la surface foliaire puis, en conséquence, de la matière sèche (fig. 11-16). Cette augmentation de la MFS observée sous stress de froid correspond à celle décrite par Brenner (1984), Planchon (1986) ou par Rindlisbacher *et al.* (1986). Elle s'explique en partie (pour 40 à 50% environ d'après nos analyses) par une accumulation de glucides non-structuraux (fig. 24-29). Une telle accumulation a déjà été notée par Brenner (1984) et par Rindlisbacher *et al.* (1986);

les différences de niveaux obtenues pour l'amidon entre ces travaux et avec nos résultats s'expliquent probablement par l'âge des plantes et les méthodes d'analyses, mais l'effet des températures reste comparable.

Contrairement à notre hypothèse (chap. 3.1), cette accumulation de glucides foliaires non structuraux n'a pas été causée par un défaut dans l'exportation de carbone. La part de carbone 14 restant dans l'ensemble des limbes ne varie en effet que peu avec le régime de températures; dans un des essais, elle est même plutôt diminuée aux basses températures (fig. 20-22). La photosynthèse nette et la migration de ses produits hors des limbes restent donc dans un rapport normal sous stress de froid. L'accumulation de glucides non structuraux s'explique alors par une croissance (c'est-à-dire une synthèse de composés structuraux) réduite dans les limbes, probablement aussi par un ralentissement de la respiration d'entretien.

Nos résultats sont donc apparemment en contradiction avec ceux de Planchon (1986); à 15/12°C, il observe en effet (24h après marquage) une diminution de la translocation hors de la quatrième feuille trifoliée de l'ordre d'un à deux tiers (activité relative) par rapport à 25/20°C, température à laquelle l'exportation est déjà faible (moins de 20%). La feuille marquée étant encore relativement jeune, et surtout physiologiquement plus jeune au moment du marquage à faible température, les taux de migration indiqués ne sont probablement pas représentatifs de l'ensemble des limbes ni même comparables entre eux. En marquant des plantes entières, nous avons évité ce problème.

Au moment des marquages, la proportion de la matière sèche représentée par les limbes est constante et pas influencée par le régime thermique (fig. 15). Leur taux relatif de croissance est donc égal à celui de la plante entière, ce qui est en très bon accord avec les ARS obtenues (proches de 1). Pour cette raison, nous considérons les taux d'exportation observés à partir des limbes après 24h (50 à 60%) comme représentatifs du métabolisme du carbone dans la plante entière.

3.4.2 Mise à fruits

La production de fruits et de grains par les plantes cultivées en serres à 22/15°C peut être considérée comme normale (premier essai). Le passage en chambre froide pendant la floraison a eu un effet sur la répartition de gousses et sur le nombre de grains par gousse (chap. 3.3.2) qui sont pour l'essentiel comparables à ceux observés après des périodes froides en plein champ (chap. 2.3.4).

La dynamique de la mise à fruits et les profils de distribution des organes reproducteurs le long de la tige principale montrent clairement les possibilités de compensation de la plante. C'est très probablement la trop faible charge en gousses à la fin du stress de froid qui entraîne la formation de nouvelles structures reproductrices, en particulier vers l'extrémité encore en plein développement des tiges; on peut imaginer que la régulation de ce phénomène soit de type hormonal.

Les conditions de croissance favorables jusqu'à la récolte permettent, en serre, une entière compensation sur le nombre de grains et surtout un remplissage complet de ceux-ci. L'effet du régime thermique étant masqué par cette compensation peu représentative de conditions naturelles, les faibles différences de rendements obtenues ne peuvent en aucun cas être comparées à celles observées en champ.

Les deux variétés Maple Arrow et McCall ont réagi très semblablement pendant le stress de froid. Jusqu'aux marquages, l'effet du froid sur la masse des organes reproducteurs n'apparaît être qu'un ralentissement général. Le fait qu'il n'y ait aucune abscission reproductrice pendant cette période (fig. 18) ne signifie toutefois pas qu'elle n'ait déjà été en partie induite. Comme le début de l'importante chute de boutons floraux n'intervient que pendant la période de compensation, il n'est pas possible, sans les avoir suivis individuellement, de savoir quelle proportion avait été mise en place avant, pendant ou après le stress. Une bonne part sont en effet issus du retour à température favorable, leur abscission étant alors le corollaire des phénomènes de compensation et non la conséquence du froid. La comparaison du bas et du haut de la tige principale nous indique toutefois que la chute de boutons floraux est la plus importante aux noeuds (5 à 8) où ils

sont apparus juste avant ou pendant le stress. Ce fait nous permet de supposer qu'une phase du développement de la fleur antérieure à son anthèse est particulièrement sensible au froid.

Même si des changements qualitatifs interviennent dans les premiers jours à basse température (non-épanouissement, peut être non fécondation ou autres défauts de développement), ils n'ont dans un premier temps pas d'influence quantitative durable sur l'attraction exercée envers le carbone récemment assimilé (fig. 20-23). La diminution d'ARS observée après 48h de stress sur les géotypes Alvia et 20001 étant complètement rattrapée deux jours après, l'approvisionnement des organes reproducteurs en composés carbonés ne semble pas constituer une limitation importante pour leur développement initial. En considérant aussi l'ARS des limbes, il est clair que, contrairement à notre hypothèse, il n'y a pas de carence des boutons et fleurs en photoassimilats due à un blocage par le froid dans les organes sources. Nos résultats apportent donc une confirmation au postulat de Stockman & Shibles (1986), selon lequel le développement reproducteur initial du soja n'est pas immédiatement influencé par des facteurs agissant sur son régime carboné et sur sa croissance végétative (foliaire en particulier). Cette relative indépendance des organes floraux pourrait s'expliquer par leur croissance en matière sèche encore très faible par rapport à la plante entière (ce qui n'est plus le cas, ensuite, des fruits).

Aucune interaction significative entre le régime thermique et les géotypes sur la répartition du carbone n'a été détectée, ce qui tend à confirmer le peu d'importance du facteur nutritionnel pour le début du développement reproducteur à température fraîche, d'autant plus que les différences génétiques mesurées quant à l'attractivité des organes floraux (indépendamment du régime thermique) ne sont pas liées à la tolérance des variétés Maple Arrow et Alvia, respectivement à la sensibilité au froid de McCall et 20001.

Ce n'est qu'après le stress de froid, au début de la phase de compensation, que des différences apparaissent dans la dynamique reproductrice de McCall et Maple Arrow. La première développe en priorité beaucoup de boutons floraux et fleurs avant que ceux-ci ne commencent à donner des fruits. Ce fait est le seul, dans notre premier essai en serre, qui semble

pouvoir être lié à la plus grande sensibilité de cette variété. En contrepartie, la tolérance au froid de Maple Arrow pourrait s'expliquer par une meilleure capacité de profiter au mieux de périodes plus chaudes de quelques jours seulement pour produire de nouveaux fruits. Cette interprétation ne correspond pas aux différences de sensibilité observées aussi à température constante (hormis le rythme circadien) par Hume & Jackson (1981) et par Seitzer & Voldeng (1979). Elle serait cependant en accord avec nos observations en champs (chap. 2.3.4) ainsi qu'avec les observations de Schmid & Keller (1980), qui accordent une grande importance aux facultés de compensation après un stress de froid.

Aux composantes décisives d'une période froide que Schmid & Keller (1980) distinguent en moment, durée et intensité, il y a donc probablement lieu d'ajouter les fluctuations à moyen terme (de l'ordre de quelques jours) de la température. Il n'est d'ailleurs pas exclu qu'une carence en composés organiques intervienne au niveau des organes reproducteurs au moment où, la température remontant, la croissance végétative redémarre rapidement et nécessite donc un apport carboné important. Il nous paraît en tous cas justifié de poser comme hypothèse que les différentes réactions des génotypes à des températures fraîches et irrégulières sont au moins en partie déterminées pendant les périodes les plus chaudes (même si les périodes fraîches sont la cause primaire des effets observés).

3.5 Conclusions

3.5.1 Répartition des assimilats et tolérance au froid

Les marquages au carbone 14 que nous avons effectués sur des plantes entières en début floraison montrent que des températures fraîches agissent sur la répartition des photoassimilats en privilégiant les pétioles ainsi que la tige ou la racine, cela au détriment des extrémités en croissance des tiges. Malgré une accumulation de glucides non structuraux à température sub-optimale, les limbes (qui ont une croissance pondérale réduite) continuent d'exporter une part normale de ce qu'ils assimilent.

La proportion de carbone reçue par l'ensemble des boutons floraux et fleurs est une fonction plus que proportionnelle de leur masse sèche totale. Leur attractivité (intensité de puits) est donc globalement croissante. Cette attractivité paraît subir une baisse provisoire (d'une durée inférieure à trois jours) directement due à un stress de froid, mais sans que cela ne puisse être considéré comme décisif pour le taux de nouaison des plantes.

Notre hypothèse d'un blocage par le froid des assimilats dans les limbes et au détriment des organes reproducteurs ne se vérifie donc pas du tout du côté de la source de carbone organique, et que très partiellement du côté du puits. L'absence d'interaction de la température avec les génotypes permet en outre de conclure que l'allocation des photoassimilats récents vers les boutons floraux et fleurs ne joue aucun rôle déterminant dans les différences de sensibilité au froid des variétés pendant le début de leur phase reproductrice.

3.5.2 Recherches nécessaires

Nos observations confirment que la mise à fruits du soja est affectée par des températures fraîches agissant avant l'épanouissement des fleurs. Un effet du froid sur la formation du pollen et sur la fécondation, tel que décrit par Goto & Yamamoto (1972) sur une seule variété, est donc assez vraisemblable, d'autant plus que l'alimentation en carbone des boutons et

fleurs ne semble pas être influencée de manière décisive par la température. Les recherches ayant pour but de définir l'importance de la fécondation en dessous de 15°C environ, en particulier en fonction des différences de tolérance au froid des géotypes, doivent donc être poursuivies. La fréquence de non-épanouissement aux températures étudiées rendant le suivi de la formation des fleurs difficile, une étude chronologique de leur développement interne est une nécessité préalable.

L'attractivité réduite envers les photoassimilats constatée sur l'ensemble des organes floraux après deux jours de stress de froid ne nous paraît pas importante parce que pas durable. Il serait toutefois intéressant de déterminer si un effet irréversible sur une partie des boutons floraux et fleurs n'y est pas lié. Mais une récolte individuelle de ces organes suppose une activité de marquage plus élevée pour la plante entière.

La comparaison de la mise à fruits chez Maple Arrow et McCall nous donne de nouveaux indices dans la recherche des mécanismes de la tolérance au froid. La relation éventuelle entre la rapidité de formation de nouvelles gousses au moment d'un réchauffement (Maple Arrow) et la tolérance (apparente?) au froid mériterait en particulier d'être étudiée. Parallèlement, il s'agirait de déterminer si une formation exagérée de boutons floraux après un stress de froid (McCall) est un symptôme de la sensibilité au froid, respectivement de l'incapacité de profiter des réchauffements ne durant que quelques jours pour produire des gousses. En tenant compte des moyens de régulation possibles (phytohormones, approvisionnement en assimilats, ou autres), la mise à fruits des plantes devrait donc aussi être examinée en fonction des fluctuations thermiques. La relation avec les ralentissements ou accélérations du développement végétatif devrait en outre être considérée, en tant que concurrence potentielle à court terme pour la répartition des assimilats, mais en même temps comme base nécessaire pour la formation et la croissance des organes floraux.

Il serait bien entendu présumé d'affirmer que des critères de sélection simplifiés pourront être définis sur la base des directions de recherche que nous indiquons, mais une meilleure compréhension des mécanismes physiologiques en cause est de toute façon souhaitable pour l'amélioration génétique de la tolérance au froid du soja pendant la floraison.

4 SYNTHÈSE

La confrontation des résultats de nos essais en pleins champs et en serres montre que, pendant le début du développement reproducteur du soja, des températures fraîches (inférieures à 15°C) influencent négativement la mise à fruits et le nombre de grains contenus dans chaque gousse. Les noeuds de la tige dont le rendement en grains est le plus touché sont ceux qui portent des boutons floraux pendant une période plus froide.

A cela, il existe un très fort potentiel de compensation par une formation accrue de fruits sur la partie supérieure des tiges. Cette compensation, complète en conditions contrôlées favorables, ne s'exprime toutefois pas entièrement, en conditions naturelles, sous climat tempéré froid. Même si un nombre suffisant de fruits peut en général être atteint par les géotypes assez tolérants, le nombre et surtout le poids des grains y restent inférieurs après une période fraîche. Cette différence de comportement s'explique assurément par les faibles températures régnant, en champ, pendant le remplissage des grains. La photopériode longue des essais en serre (constante à 16h) est peut être la raison pour laquelle la variété McCall a, contrairement au champ, une maturité retardée après stress de froid, d'où, aussi, des grains plus lourds. Mais la différence avec la variété Maple Arrow provient sans doute également du retard déjà accumulé par McCall pendant la mise à fruits compensatoire.

En plein champ, les modalités de compensation apparaissent très complexes par leurs interactions avec les conditions météorologiques et les géotypes. Il nous semble que les variétés les plus tolérantes aux climats tempérés froids (quant à leurs rendements en grain) sont celles qui parviennent à former assez rapidement des fruits aussi pendant des périodes plus chaudes de quelques jours seulement. Ces variétés peuvent ainsi compenser un manque de fruits sur une partie de la tige sans que la formation de nouvelles gousses ne dure trop longtemps, ce qui laisse, jusqu'à la fin de la saison, plus de températures cumulées à disposition pour le grossissement et le remplissage des gousses.

Des essais en champs (10 génotypes, 2 ans et 2 lieux d'altitudes différentes en Suisse Orientale) ont montré que des températures estivales fraîches ($\leq 15^{\circ}\text{C}$) peuvent fortement limiter le rendement du soja en réduisant le nombre de grains par fruit et la masse moyenne des grains. Le nombre de gousses est plus faible sur les noeuds dont les feuilles n'étaient pas encore dépliées pendant une période fraîche. Sauf en conditions trop défavorables, les génotypes assez tolérants aux températures fraîches parviennent à bien compenser ce manque de fruits en en produisant plus haut sur la tige; mais cette compensation retarde le remplissage des fruits, qui se fait alors imparfaitement, sur une somme de températures réduite. Le rendement est ainsi limité par des retours de froid en été même si le cycle de végétation se fait entièrement sur une somme de températures constante.

Des essais en pots ont été conduits en serres; 4 génotypes ont été soumis à un stress de froid en début floraison (11-12/8-9°C jour/nuit contre 21-22/15-17°C pour les témoins). D'après des marquages de plantes entières au $^{14}\text{CO}_2$, la translocation des photoassimilats hors des limbes puis vers les organes floraux n'est (relativement au carbone assimilé et à la masse sèche des différents organes) pas limitée par des températures fraîches. Une accumulation au froid de glucides non-structuraux (amidon, saccharose, glucose et fructose) a lieu dans les limbes et est attribuable à leur croissance en surface ralentie. Les génotypes sensibles ou tolérants aux températures fraîches pendant la floraison ne se distinguent pas à ce stade quant à leur répartition des photoassimilats. Ces essais confirment toutefois que les fruits et grains sont en nombre inférieur sur les noeuds qui portaient des boutons floraux pendant la durée du froid. Après un stress de froid en serre de 18j, on observe le même type de compensation qu'en champ; le potentiel de mise à fruits compensatoire sur la partie supérieure des tiges est très grand.

Les variétés les plus tolérantes aux climats tempérés froids (ayant une sécurité de rendement suffisante) semblent être celles qui ont une fructification assez rapide après un stress de froid pour profiter aussi de courtes périodes plus chaudes et ainsi ne pas trop retarder le remplissage des grains.

SUMMARY

Studies of the mechanisms by which cool temperatures limit yield at soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) cultivars with contrasting cold tolerance.

Field trials (10 genotypes, 2 years and 2 locations in eastern Switzerland) demonstrated that cool summer temperatures ($\leq 15^{\circ}\text{C}$) can limit drastically the yield of soybean by reducing the number of grains per pod as well as the average grain weight. The pod number is lower on those nodes whose leaves were not yet unfolded during a cool weather period. Except when conditions are too unfavorable, genotypes sufficiently tolerant to cool temperatures can well compensate for this lack of fruits by producing some higher up on the stem; this compensation, however, delays pod filling which is therefore only partially achieved, under a reduced temperature sum. The yield is thus limited by cold weather periods in summer even if the vegetation cycle is completed under a constant temperature sum.

Pot trials were conducted in glasshouses; 4 genotypes were subjected to a cold stress at the beginning of flowering (11-12/8-9°C *vs.* control at 21-22/15-17°C). Labelling entire plants with $^{14}\text{CO}_2$ show that the translocation of photoassimilates from the leaves and to the flower organs is (relative to the assimilated carbon and to the dry matter of the different organs) not limited by cool temperatures. Nonstructural carbohydrates (starch, sucrose, glucose, fructose) accumulate in the laminae of cold stressed plants, which can be explained by their reduced surface growth. Genotypes which are sensitive or tolerant to cool temperature during flowering show no differences in their partitioning of photoassimilates at this stage. These trials, however, confirm that the number of fruits and grains is lower on those nodes which carried flower buds during the cold period. After a cold stress of 18d in the glasshouse, the same pattern of compensation is observed as compared to field trials; the potential of compensatory pod set on the upper part of the stems is very great.

The cultivars most tolerant to cool temperate climates (i.e. with a good yield stability) seem to be those which have a rapid pod set following a cold stress, thus enabling them to profit also from short periods of warmer weather and so begin seed filling early enough.

ZUSAMMENFASSUNG

Untersuchung von Mechanismen der Ertraglimitierung durch kühle Temperaturen bei Sojabohnensorten (*Glycine max* (L.) Merr.) unterschiedlicher Kältetoleranzen

In Feldversuchen (10 Genotypen, 2 Jahre und 2 Orte in der Ostschweiz) wurde gezeigt, daß kühle Sommertemperaturen ($\leq 15^{\circ}\text{C}$) den Sojabohnenertrag stark reduzieren können, indem die Anzahl Körner pro Frucht und die durchschnittliche Masse der Körner abnehmen. Die Anzahl Hülsen ist kleiner auf denjenigen Knoten, deren Blätter während einer kühlen Periode noch nicht entfaltet waren. Unter nicht allzu ungünstigen Bedingungen können die Genotypen, die gegenüber kühlen Temperaturen ausreichend tolerant sind, die fehlenden Früchte gut kompensieren, indem sie später neue Früchte höher am Stengel anlegen; dabei verspätet sich aber die Fruchtfüllung, die dann unvollkommen, bei einer geringeren Temperatursumme abläuft. Kälteeinbrüche im Sommer reduzieren so den Ertrag selbst dann, wenn für den gesamten Vegetationszyklus die Temperatursumme konstant bleibt.

Topfversuche wurden im Gewächshaus durchgeführt; 4 Genotypen wurden an einem Kältestress ab Beginn der Blüte ausgesetzt (11-12/8-9°C gegenüber 21-22/15-17°C für Kontrollverfahren). Markierungen ganzer Pflanzen mit $^{14}\text{CO}_2$ zeigten, daß sowohl der Transport von Photoassimilaten aus den Blättern, als auch der Transport zu den Blütenorganen (bezogen auf den assimilierten Kohlenstoff und auf die Trockenmasse der einzelnen Organe) nicht begrenzt wird durch Tag/Nacht Temperaturen von 11-12/8-9°C (Kontrollverfahren: 21 22/15 17°C). Unter Kälte erfolgt eine Anhäufung von nicht-strukturbildenden Kohlenhydraten (Stärke, Saccharose, Glucose, Fructose) in den Blattspreiten, dies wird als Folge des langsameren Flächenwachstums der Blätter angesehen. Genotypen, die gegenüber kühlen Temperaturen während der Blütezeit entweder empfindlich oder tolerant sind, unterscheiden sich zu diesem Zeitpunkt in der Verteilung ihrer Photoassimilate nicht. Diese Versuche bestätigen jedoch den negativen Einfluß der Kälte auf den Körnerertrag derjenigen Knoten, die während der Kälte-

einwirkung Blütenknospen trugen. Nach einem Kältestreß von 18 Tagen im Gewächshaus wird dasselbe Kompensationsverhalten wie im Feld beobachtet; das Potential für diesen kompensatorischen Fruchtansatz ist sehr groß.

Am tolerantesten gegenüber kühl-gemässigten Klimaten (d.h. mit genügender Ertragssicherheit) scheinen diejenige Sorten zu sein, die nach einem Kältestreß einen genügend raschen Fruchtansatz zeigen; so können sie auch von kurzen wärmeren Perioden profitieren und rechtzeitig mit der Kornfüllung beginnen.

6 BIBLIOGRAPHIE

- Abernethy R.H., Palmer R.G., Shibles R. & Anderson I.C., 1977: Histological observations on abscising and retained soybean flowers. *Can. J. Plant Sci.* 57: 713
- Balzli H., 1938: Kleine Soja-Fibel. Geschichte, Anbau und Verwertung einer einzigartigen Nutzpflanze. Albert Müller, Zürich
- Baur-Höch B., 1988: Einfluss von Restblattfläche und Reservekohlehydraten auf den Wiederaustrieb von Weissklee (*Trifolium repens* L.). Diss. 8580, ETH Zürich
- Boller B.C. & Heichel G.H., 1983: Photosynthate partitioning in relation to N₂ fixation capability of alfalfa. *Crop Sci.* 23: 655
- Bramlage W.J., Leopold A.C. & Specht J.E., 1979: Imbibitional chilling sensitivity among soybean cultivars. *Crop Sci.* 19: 811
- Brenner H., 1984: Einfluss kühler Temperaturen auf die Entwicklung der oberirdischen Pflanzenteile und des Wurzelsystems bei der Sojabohne - Ein Beitrag über Kältetoleranz. Diss. 7539, ETH Zürich
- Brenner H., Keller E.R. & Soldati A., 1984: Effects of cool temperatures on the development of shoots, roots and reproductive organs of soybean plants. *Eurosoya 2*: 24
- Brevedan R.E., Egli D.B. & Leggett J.E., 1978: Influence of N nutrition on flower and pod abortion and yield of soybeans. *Agron. J.* 70: 81
- Brun W.A. & Betts K.J., 1984: Source/sink relations of abscising and nonabscising soybean flowers. *Plant Physiol.* 75: 187
- Charpentier F., 1988: Perspectives des établissements de sélection. C.R. Colloque Soja-87: 204. ONIDOL, CIS & CETIOM, Toulouse
- Dominguez C. & Hume D. J., 1978: Flowering, abortion, and yield of early-maturing soybeans at three densities. *Agron. J.* 70: 801
- Dybing C.D., Ghiasi H. & Paech C., 1986: Biochemical characterization of soybean ovary growth from anthesis to abscission of aborting ovaries. *Plant Physiol.* 81: 1069
- Egli D.B., Guffy R.D. & Heitholt J.J., 1987a: Factors associated with reduced yields of delayed plantings of soybean. *Z. Acker- u. Pflanzenbau* 159: 176
- Egli D.B., Wiralaga R.A., Bustamam T., Zhen-Wen Y. & TeKrony D.M., 1987b: Time of flower opening and seed mass in soybean. *Agron. J.* 79: 697
- Enken V.D., 1959: Soja. *Selchozgiz. Moskva*: 269

- Erickson E.H., 1975: Variability of floral characteristics influences honey bee visitation to soybean blossoms. *Crop Sci.* 15: 767
- Fehr W.E. & Caviness C.E., 1977: Stages of soybean development. Iowa State Univ. Spec. Rep. 80: 1
- Fukui J, Ojima M. & Wantanabe I., 1965: Studies on the seed production of soybean. I. Effect of temperature on photosynthesis of soybean. *Proc. Crop Sci. Soc. Jap.* 33: 432
- Garner W.H. & Allard H.A., 1920: Effect of the relative length of day and night and others factors of the environment on growth and reproduction of the plants. *J. Agr. Res.* 18: 553
- Gehriger W., 1988: Le soya au nord des Alpes. L'utopie devient réalité ! *Rev. Suisse Agric.* 20: 27
- Geiger D.R., 1969: Chilling and translocation inhibition. *Ohio J. Sci.* 69: 356
- Geiger D.R. & Sovonick S.A., 1975: Effects of temperature, anoxia and other metabolic inhibitors on translocation. *in: Zimmermann M.H. & Milburn J.A. (eds.): Encyclopaedia of Plant Physiology, New Series. Vol. 1 (Transport in plants, I. Phloem transport): 256*
- Gifford R.M. & Evans L.T., 1981: Photosynthesis, carbon partitioning, and yield. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32: 485
- Goto K. & Yamamoto T., 1972: Studies on cool injury in bean plants. 3. Abnormalities in the reproductive processes relating to pod dropping as affected by cool temperature before anthesis in soybean plants. *Res. Bull. Hokkaido Natl. Agric. Exp. Stn.* 100: 14
- Graham D. & Patterson B.D., 1982: Responses of plants to low, nonfreezing temperatures: proteins, metabolism, and accumulation. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33: 347
- Haberlandt F., 1878: Die Sojabohne. Ergebnisse der Studien und Versuche über die Anbauwürdigkeit dieser neu einzuführenden Culturpflanze. Carl Gerold's Sohn, Wien
- Hansen W.R. & Shibles R., 1978: Seasonal log of the flowering and podding activity of field-grown soybeans. *Agron. J.* 70: 47
- Hardman L.L. & Brun W.A., 1971: Effect of atmospheric carbon dioxide enrichment at different developmental stages on growth and yield components of soybeans. *Crop Sci.* 11: 886
- Heindel J.C. & Brun W.A., 1983: Light and shade effects on abscission and ¹⁴C-photoassimilate partitioning among reproductive structures in soybean. *Plant physiol.* 73: 434
- Heitholt J.J., Egli D.B., Leggett J.E. & MacKown C.T., 1986: Role of assimilate and carbon-14 photosynthate partitioning in soybean reproductive abortion. *Crop Sci.* 26: 999

- Hesketh J.D., Myhre D.L. & Willey C.R., 1973: Temperature control of time intervals between vegetative and reproductive events in soybeans. *Crop Sci.* 13: 250
- Holmberg S.A., 1973: Soybeans for cool temperate climates. *Agri Hort. Genet.* 31: 1
- Huff A. & Dybing C.D., 1980: Factors affecting shedding of flowers in soybean (*Glycine max* (L.) Merrill). *J. Exp. Bot.* 31: 751
- Hume D.J. & Jackson A.K.H., 1981: Pod formation in soybeans at low temperature. *Crop Sci.* 21: 933
- Hymowitz T. & Newell C.A., 1980: Taxonomy, speciation, domestication, dissemination, germplasm resources and variation in the genus *Glycine*. *in*: Summerfield R.J. & Bunting A.H. (eds): *Advances in legume science*. Her Majesty's Stationary Office, London
- Jaquiéry R., 1977: Etude de la chute des fruits chez la féverole (*Vicia faba* L.), relations avec la disponibilité en assimilats marqués au ^{14}C . Thèse 5893, EPF Zurich
- Kato I., Sakaguchi S. & Naito Y., 1955: Anatomical observations on fallen buds, flowers and pods of soybean *Glycine max* M.. *Tokai-Kinki Natl. Agric. Exp. Stn. Bull.* 2: 159
- Kleijer G. & Schori A.N., 1987: comm. pers., Station Fédérale de Recherches Agronomiques de Changins / Nyon
- Levitt J., 1980: Responses of plants to environmental stresses. Vol. 1: Chilling, freezing, and high temperature stresses. Academic Press, New York
- Littlejohns D.A. & Tanner J.W., 1976: Preliminary studies on the cold tolerance of soybean seedlings. *Can. J. Plant Sci.* 56: 371
- Lyons J.M., 1973: Chilling injury in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24: 445
- Markhart A.H. III, 1986: Chilling injury: a review of possible causes. *HortSci.* 21: 1325
- Milthorpe F.L. & Moorby J., 1969: Vascular transport and its significance in plant growth. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 20: 117
- Mor Y. & Halevy A.H., 1980: Promotion of sink activity of developing rose shoots by light. *Plant Physiol.* 59: 1076
- Musser R.L., Thomas S.A. & Kramer P.J., 1983: Short and long term effects of root and shoot chilling of Ransom soybean. *Plant Physiol.* 73: 778
- Noodén L.D., 1984: Integration of soybean pod development and monocarpic senescence. *Physiol. Plant.* 62: 273
- Paul M.-H. & Planchon C., 1981: Sélection du soja sur des bases physiologiques. Rapport du GIE des sélectionneurs de soja.

- Piattini E., Keller E.R. & Soldati A., 1978: Studio del comportamento genetico di alcuni caratteri vegetativi e riproduttivi della soia (*Glycine max* (L.) Merr.). Riv. Agron. 12: 202
- Planchon C., 1986: Ecophysiologie du soja: I. Adaptation aux conditions d'éclairement et de température. *in*: Le soja. Physiologie de la plante et adaptation aux conditions françaises. CETIOM, Paris
- Puech J., Bonnal J.-M. & Hernandez M., 1977: Observations sur l'importance de l'avortement des organes fructifères de soja (*Glycine max* L. Merrill) placé dans différentes conditions écologiques. C. R. Acad. Sci. Paris (D) 284: 2343
- Rindlisbacher M., Keller E.R., Soldati A. & Schleppe P., 1986: Effects of cold stress on carbohydrate content in leaves with relation to cold tolerance of two soybean strains. Eurosoya 4: 49
- Saito M., 1961: Studies on the influence of low temperature on soybean plants. I. Effects of day or night temperature on the growth and ripening of plants. Res. Bull. Hokkaido Natl. Agric. Exp. Stn. 76: 9
- Saito M., 1972: Breeding of soybean in Japan. Hokkaido Prefectural Tokachi Agric. Exp. Stn. (non publié)
- Saito M., Yamamoto T., Goto K. & Hashimoto K., 1970: The influence of cool temperature before and after anthesis on pod setting and nutrients in soybean plants. Proc. Crop Sci. Soc. Jap. 39: 511
- Sanbuichi T., 1980: Cool weather tolerance in soybean breeding. *in*: Summerfield R.J. & Bunting A.H. (eds): Advances in legume science. Her Majesty's Stationary Office, London
- Sato K., 1976: The growth responses of soybean plant to photoperiod and temperature. I. Responses in vegetative growth. Proc. Crop Sci. Soc. Jap. 45: 443
- Schmid J., 1979: Einfluss tiefer Temperaturen auf das Wachstum und den Ertragsaufbau verschiedener Sojabohnensorten (*Glycine max* (L.) Merr.). Diss. 6381, ETH Zürich
- Schmid J. & Keller E.R., 1980: The behavior of three cold-tolerant and a standard soybean variety in relation to the level and the duration of a cold stress. Can. J. Plant Sci. 60: 821
- Schori A.N., 1985 & 1988a: comm. pers., Station Fédérale de Recherches Agronomiques de Changins / Nyon
- Schori A.N., 1988b: Sélection du soja, rapport d'activité 1987. Station Fédérale de Recherches Agronomiques de Changins / Nyon (non publié)
- Schori A.N., Uehlinger S. & Fossati A., 1988: Sélection du soja en Suisse. Rev. Suisse Agric. 20: 211

- Schou J.B., Jeffers D.L. & Streeter J.G., 1978: Effects of reflectors, black boards or shades applied at different stages of plant development on yield of soybeans. *Crop Sci.* 18: 29
- Seitzer J.F. & Voldeng H.D., 1979: Cold tolerance in soybeans (*Glycine max* (L.) Merr.). Ottawa Research Station, Agriculture Canada (non publié)
- Soldati A., 1976: Abklärung von Komponenten des Ertragsaufbaues bei der Sojabohne (*Glycine max* (L.) Merr.) unter verschiedenen klimatischen Bedingungen in der Schweiz. Diss. 5732, ETH Zürich
- Soldati A. & Keller E.R., 1977: Abklärung von Komponenten des Ertragsaufbaues bei der Sojabohne (*Glycine max* [L.] Merr.) unter verschiedenen klimatischen Bedingungen in der Schweiz. *Schweiz. Landw. Fo.* 16: 257
- Soldati A. & Keller E.R., 1985: Soybeans adapted to cooler regions. *in*: Shibles R. (ed.): World soybean research conference III. Westview Press, Boulder
- Soldati A. & Schleppi P., 1987: Anbau der Sojabohne in der Schweiz? Fortschritte der Forschung in der Anpassung dieser Nutzpflanze an unsere klimatischen Bedingungen. *Schweiz. Landw. Fo.* 26: 27
- Soldati A. & Schleppi P., 1988: Fonctionnement du soja en conditions froides - croissance et développement de la plante sous différentes conditions climatiques. C.R. Colloque Soja-87: 178. ONIDOL, CIS & CETIOM, Toulouse
- Spehar C.R., 1977: Screening maturity groups "00" and "0" of the U.S. world soybean collection for germination at 10°C, and field evaluation of selected lines. M.S. thesis, Univ. of Wisconsin, Madison
- Stephenson A.G., 1981: Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12: 253
- Stockman Y.M. & Shibles R., 1986: Soybean pod and flower abscission as influenced by carbohydrate supply during flowering. *Iowa State J. Res.* 61: 35
- Szyrmer J. & Szczepanska K., 1982: Screening of soybean genotypes for cold-tolerance during germination. *Z. Pflanzenzüchtg.* 88: 255
- Thomas J.F. & Raper C.D.jr., 1976: Photoperiodic control of seed filling for soybeans. *Crop Sci.* 16: 667
- Thomas J.F. & Raper C.D.jr., 1981: Day and night temperature influence on carpel initiation and growth in soybeans. *Bot. Gaz.* 142: 183
- Uehlinger S., 1983: Sélection du soja, rapport 1981-1982. Station Fédérale de Recherches Agronomiques de Changins / Nyon (non publié)
- Uehlinger S., 1985: Sélection du soja, rapport d'activité 1984. Station Fédérale de Recherches Agronomiques de Changins / Nyon (non publié)

- Unander D.W., Orf J.H. & Lambert J.W., 1986: Early season cold tolerance in soybean. *Crop Sci.* 26: 676
- Van Schaik P.H. & Probst A.H., 1958: Effects of some environmental factors on flower production and reproductive efficiency in soybeans. *Agron. J.* 50: 192
- Vidal A. & Hanafiah T.O., 1985: Influence du type de croissance sur la morphologie et la floraison du soja (*Glycine max* L. Merrill). *Eurosoya* 3: 62
- Voldeng H.D., 1984 & 1987: comm. pers., Agriculture Canada, Ottawa Research Station
- Voldeng H.D., 1988: Sélection et agronomie en zones précoces canadiennes. C.R. Colloque Soja-87: 174. ONIDOL, CIS & CETIOM, Toulouse
- Wang C.Y., 1982: Physiological and biochemical responses of plants to chilling temperatures. *HortSci.* 17: 173
- Wardlaw I.F., 1968: The control and pattern of movement of carbohydrates in plants. *Bot. Rev.* 34: 79
- Wiebold W.J., Ashley D.A. & Boerma H.R., 1981: Reproductive abscission levels and patterns for eleven determinate soybean cultivars. *Agron. J.* 73: 43
- Yarrow G.L., Brun W.A. & Brenner M.L., 1988: Effect of shading individual soybean reproductive structures on their abscissic acid content, metabolism, and partitioning. *Plant Physiol.* 86: 71

REMERCIEMENTS

Ma sincère gratitude va au prof. Dr. E.R. Keller qui m'a donné la chance de réaliser la présente thèse. Outre ses conseils judicieux, j'ai beaucoup apprécié la confiance qu'il m'a toujours accordée, et grâce à laquelle j'ai bénéficié d'une grande liberté dans mon travail.

Je remercie vivement le Dr. A. Soldati pour son soutien constant et sa collaboration toujours agréable. Je n'ose même pas imaginer combien de tâtonnements ou échecs m'ont été évités par son aide et ses conseils.

Mes remerciements vont aussi au prof. Dr. P. Stamp qui a accepté d'être corapporteur et à A. Schori pour sa collaboration amicale et sa critique du manuscrit.

Je tiens à ce que tous mes collègues qui ont su entretenir un bon esprit de camaraderie soient également assurés de ma reconnaissance. Enfin, que tous les collaborateurs et autres personnes qui m'ont aidé d'une manière ou d'une autre pendant la préparation de cette thèse, et qu'il serait fastidieux sinon impossible de nommer tous, trouvent ici l'expression de ma gratitude.

CURRICULUM VITAE

Nom et prénom : Schleppe Patrick
Date de naissance : 11 mars 1962
Filiation : Francis et Marie Louise née Stauffer
Origine : Lignièrès (NE)

1968 – 1973 : école primaire à Lignièrès

1973 – 1977 : école secondaire à Neuchâtel

1977 – 1980 Gymnase Cantonal de Neuchâtel

1980 : maturité fédérale type C

1980 – 1985 : Ecole Polytechnique Fédérale de Zurich,
section d'agriculture

1985 : diplôme d'ingénieur-agronome (spécialisation en
production végétale)

1985 – 1988 : assistant à l'institut des sciences des plantes
(division de production végétale) de l'Ecole
Polytechnique Fédérale de Zurich