

APPORTS ET LIMITES DU PHENOTYPAGE HAUT DEBIT POUR LA SELECTION CHEZ LE MAÏS

Francois TARDIEU

INRAE LEPSE

2 place Viala, Montpellier

francois.tardieu@inrae.fr

RESUME

Il semble évident, dans la communauté académique de l'amélioration des plantes, que l'identification de caractères d'adaptation aux conditions du changement climatique débouchera sur des variétés tolérantes. Cependant, les processus de sélection actuels ne prennent pas directement ces caractères en compte. Une analyse rétrospective du progrès génétique du maïs montre une augmentation du rendement de 101 kg par hectare et par an, quelles que soient les conditions climatiques testées. Les schémas de sélection actuels ont donc permis l'augmentation du rendement, y compris dans les conditions les plus défavorables de la zone de production du maïs. Ce progrès est fondé sur des caractères qui améliorent le rendement dans toutes les conditions, en particulier une modification de la phénologie qui a entraîné une plus grande production de grains, et un changement de l'architecture des plantes qui permet une meilleure distribution du rayonnement intercepté dans le couvert. Les régions génomiques qui contrôlent ces caractères présentent des signatures de sélection. Au contraire, les caractères d'adaptation, comme la réponse de la transpiration et de la croissance au déficit hydrique, n'ont pas été modifiés par la sélection, et les régions génomiques correspondantes ne présentent pas de signatures de sélection, malgré une variabilité génétique importante. Des pistes sont envisagées pour que les programmes de sélection arrivent à prendre, indirectement, ces caractères en compte.

Mots-clés : maïs, progrès génétique, rendement, caractères adaptatifs, sécheresse, température, phénotypage

1 - INTRODUCTION

La communauté académique du monde de la sélection végétale considère souvent que son rôle est d'identifier des caractères et des allèles qui améliorent les performances des plantes, en particulier les caractères d'adaptation aux épisodes de sécheresse ou de température élevées associés au changement climatique. Une diversité génétique importante a en effet été observée pour des caractères adaptatifs aussi divers que la conductance stomatique, l'efficacité de l'eau, le maintien de la croissance foliaire en déficit hydrique ou la croissance racinaire, avec des héritabilités telles que l'utilisation de ces caractères en sélection est envisageable (Tardieu *et al.*, 2018). Les progrès actuels de la phénologie rendent possible la mesure, ou l'inférence, de ces caractères pour des centaines de génotypes, en particulier avec la combinaison de mesures en conditions contrôlées ou au champ avec la modélisation (Tardieu *et al.*, 2017). Il est ainsi possible de mener une prédiction génomique de ces caractères. Ces progrès laissent penser qu'on pourrait exploiter la diversité et l'architecture génétique de ces caractères pour l'obtention de variétés adaptées aux climats futurs.

L'organisation des schémas de sélection rend cependant peu pratique la prise en compte de caractères ou d'allèles qui contrôlent ces caractères (Sadras and Richards, 2014). Les schémas actuels de sélection variétale sont basés, pour l'essentiel, sur la performance moyenne en termes de rendement dans des essais multiloaux au champ, pour des panels de génotypes comprenant du matériel génétique élite mais présentant une diversité génétique élevée. Plus récemment, la mesure directe du rendement a été complétée par la prédiction génomique, utilisant comme panel d'apprentissage les jeux de données comprenant les valeurs alléliques et les rendements mesurés. Ceci permet de prédire la performance d'un très grand nombre de combinaisons alléliques, plus grand que ce qui pourrait être testé expérimentalement. Introduire la mesure de caractères d'adaptation dans ces schémas de sélection serait difficile dans la pratique à cause du surcroît de travail que cela impliquerait. De plus, un succès n'est aucunement garanti car la plupart des caractères d'adaptation ont des effets sur le rendement qui peuvent être positifs, négatifs ou nuls suivant les scénarios de sécheresse ressentis par les plantes (Tardieu *et al.*, 2018). Le phénotypage haut débit pour des caractères d'adaptation n'est donc, dans la pratique, pas utilisé actuellement en sélection du maïs.

Des caractères affectant le rendement de manière partiellement imprévisible sont cependant déjà pris en compte en sélection. Par exemple, les variétés de maïs sont sélectionnées pour chaque grand groupes de précocité, avec des programmes de sélection spécifiques par région cible, en fonction de la latitude. L'agriculteur peut donc choisir une variété de précocité connue pour chacune de ses parcelles. Il s'agit là d'un choix impliquant une optimisation entre rendement potentiel et risque : une variété un peu plus tardive que la recommandation permet un rendement potentiel plus élevé, en raison de la durée de photosynthèse pendant le cycle. Elle est aussi associée à un risque de perte appréciable ou totale de rendement, par exemple à cause d'une récolte tardive en très mauvaise condition et avec un coût important de séchage du grain si l'année est froide (Parent *et al.*, 2018). Une perte sévère de rendement peut aussi se produire en cas de sécheresse prolongée pendant la floraison et le remplissage du grain, ce qui peut être évité si la variété est précoce et termine son cycle avant le plus fort de la sécheresse (Parent *et al.*, 2018). La résistance aux maladies répond à des contraintes similaires ; il est en effet admis qu'elle n'a d'effet positif sur le rendement que lorsqu'une pression parasitaire importante survient. Les programmes de sélection ont segmenté le marché en fonction de ces critères, et c'est à l'agriculteur de faire son choix suivant les conditions locales et son attitude par rapport au risque.

Des programmes de sélection spécifiques pour des scénarios secs ou chauds sont donc envisageables, et ont débuté chez beaucoup de compagnies semencières ou d'organisations internationales (Cooper *et al.*, 2021), en particulier en différenciant des programmes en fonction des régions spécifiques (par exemple est vs ouest Europe). Une hypothèse pourrait être que ces programmes sélectionnent des allèles d'adaptation. Une hypothèse alternative pourrait être que les programmes comportant des essais en conditions sèches optimisent, indirectement, des caractères plus généralistes qui améliorent le rendement y compris en conditions sèches ou de températures élevées.

Nous avons réalisé une étude du progrès génétique chez le maïs, afin de tester ces hypothèses, à partir d'une série de 60 variétés commercialisées entre 1950 et 2015, leaders du marché pour leur génération et de précocité similaire (G3-G4) (Welcker *et al.*, 2022). Nous avons mesuré le rendement et ses composantes pour chacune de ces variétés dans 30 essais, irrigués ou non, à travers l'Europe. Nous avons aussi mesuré des caractères phénotypiques avec des méthodes novatrices de phénotypage, par exemple la conductance stomatique, l'architecture des plantes et le développement reproducteur, dans dix essais en plateformes de phénotypage en conditions contrôlées ou au champ. Nous avons finalement estimé jusqu'à quel point les caractères ainsi mesurés ont participé à l'augmentation du rendement avec les années. Les essais au champ ont été regroupés en six scénarios environnementaux définis par trois catégories de températures de l'air mesurées proches du champ et deux catégories d'état hydrique du sol, mesurés avec des tensiomètres. Il est à noter que les

scénarios de sécheresse ne se recoupent pas avec les essais menés en irrigué vs pluvial : certains essais non irrigués ont été classifiés en "bon état hydrique" lorsque les conditions hydriques étaient favorables, et des essais irrigués en "déficit" si l'irrigation a été insuffisante.

2 - LE PROGRES GENETIQUE A ETE RAPIDE, ET SIMILAIRE DANS DES ESSAIS A TEMPERATURES ELEVEES OU FRAICHES, EN DEFICIT HYDRIQUE OU EN BIEN IRRIGUE.

Le gain génétique, estimé *via* la pente de la régression entre le rendement et l'année de commercialisation, a été en moyenne de 101 kg par ha et par an, et représente les trois quarts du progrès des rendements pendant la même période. Il était similaire dans les scénarios environnementaux les plus favorables et dans ceux comportant des déficits hydriques ou des périodes de températures élevées (Figure 1). La sélection pour le maïs a donc produit des variétés améliorées pour le rendement, même en conditions défavorables. Par exemple, les variétés anciennes ont produit 40 q ha⁻¹ dans les essais classés comme chauds et secs, alors que les variétés modernes ont produit 80 q ha⁻¹ dans les mêmes essais. L'argument souvent entendu que les variétés modernes sont plus productives mais plus fragiles que les variétés anciennes n'est donc pas vérifié par cette étude. De fait, l'interaction entre les effets de l'année de commercialisation et les scénarios environnementaux a contribué pour moins de 1% de la variance du rendement. De manière inattendue, le progrès génétique a aussi été similaire à deux densités de plantes, (7 and 9 plants m⁻²), qui représentent les densités utilisées pendant la période étudiée. Il est souvent argumenté que le progrès génétique du maïs a été acquis grâce à la tolérance des plantes modernes aux densités élevées, ceci n'est pas confirmé dans notre étude.

3 - LA PHENOLOGIE ET L'ARCHITECTURE DES PLANTES ONT PROGRESSE AVEC L'ANNEE DE COMMERCIALISATION.

La sélection pour le rendement a indirectement affecté les durées respectives des différentes phases du cycle végétatif. La durée totale du cycle était commune à toutes les variétés testées (groupes B3 et B4), mais la durée végétative (entre la levée et la floraison mâle) a augmenté avec les années de sélection, de l'ordre de 10 jours à 20°C entre les génotypes les plus anciens et les plus récents. Ceci a été compensé par un raccourcissement de la période entre la floraison mâle et la maturité physiologique, en particulier la durée entre les floraisons mâle et femelle (ASI) et la durée de remplissage du grain. Ces évolutions ont été observées au champ et en conditions contrôlées, quelles que soient les conditions environnementales imposées aux plantes. Il s'agit donc de modifications "constitutives", qui s'appliquent aux plantes quelles que soient leurs conditions de croissance (sauf aux extrêmes).

Ces changements de phénologie ont affecté le développement reproducteur des plantes dans tous les essais, en conditions contrôlées et au champ. Une durée végétative plus longue a permis le développement d'un plus grand nombre d'ovules sur l'épi. Celui-ci est en effet organisé en anneaux (cohortes), les anneaux étant initié l'un après l'autre. Les plantes ont donc eu le temps d'initier plus d'anneaux à cause de la plus longue période de pré-floraison. Par ailleurs, les soies étaient plus nombreuses et avec une croissance plus rapide, ce qui a permis d'éviter l'avortement. Au total, le nombre de grains était donc plus élevé chez les variétés les plus récentes que chez les plus anciennes. Il est à noter que le nombre de grains par anneau (nombre de rangs) n'a pas changé entre les variétés anciennes et récentes. Toutes ces évolutions ont été observées dans tous les scénarios climatiques étudiés. Il s'agit donc de modifications "constitutives", comme au paragraphe précédent.

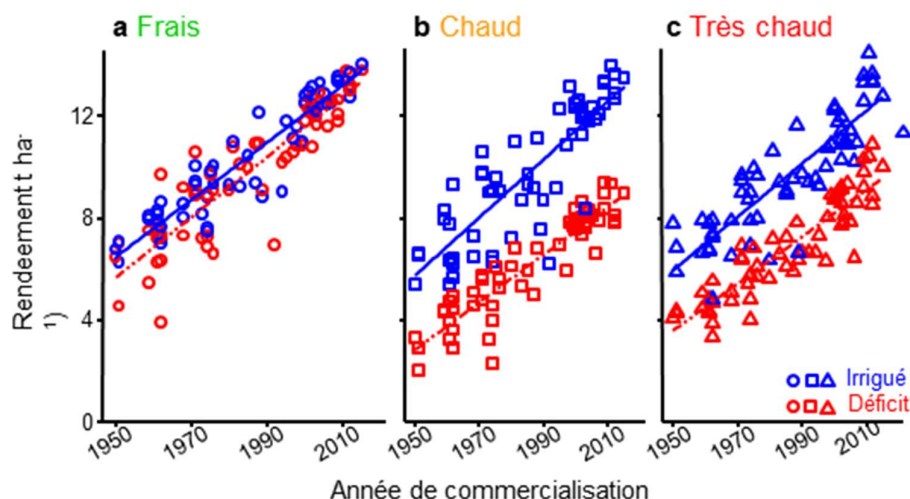


Figure 1. Evolution du rendement en grains en fonction de l'année de commercialisation. Le gain génétique de rendement a été rapide et similaire dans six scénarios environnementaux en Europe.

L'architecture des plantes a également changé avec les générations. Ceci a été observé, en conditions contrôlées, par des représentations 3D des plantes, et au champ via des images obtenues par drone. Le port des plantes était plus érigé et les feuilles supérieures étaient plus petites chez les variétés les plus récentes. Ces évolutions, observées dans toutes les conditions environnementales testées, ont abouti au fait que le rayonnement peut mieux pénétrer à l'intérieur du couvert chez les variétés récentes, ce qui favorise la photosynthèse à l'échelle de la plante. Une proportion supérieure du rayonnement peut ainsi atteindre les feuilles à la même altitude que les épis, qui ont une contribution importante à la nutrition carbonée de ces épis. Il est à noter que la surface foliaire a peu évolué, et a même eu tendance à baisser au cours des générations. Les variétés modernes ne consacrent donc pas plus d'énergie et d'azote aux feuilles que les variétés anciennes, mais utilisent mieux ces ressources pour la captation de la lumière. La biomasse racinaire a peu changé avec les générations, mais le rapport entre parties souterraines et aériennes a augmenté, à cause de la petite diminution de la biomasse aérienne.

Des analyses statistiques (réseau bayésien) et une analyse de variance suggèrent que les changements de phénologie/développement reproducteur et d'architecture ont contribué à 40 et 48% du progrès génétique, respectivement. Ces caractères ont donc eu un effet déterminant sur le progrès génétique du rendement, quelles que soient les conditions climatiques.

Une analyse comparée de la variabilité génétique de ces caractères dans la collection de variétés étudiée ici et dans un panel de diversité génétique (Millet *et al.*, 2016) suggère que la sélection a largement utilisé la variabilité naturelle de ces caractères. En effet, la différence entre les hybrides les plus anciens et les plus récents représente une large proportion de la diversité génétique naturelle dans les deux panels considérés (Figure 2). De plus, les régions génomiques qui contrôlent ces caractères (QTL) montrent des signes de sélection entre les variétés anciennes et modernes. Les QTL contrôlant à la fois ces caractères et le rendement avaient un effet stable sur le rendement. Ils ont vu la fréquence de l'allèle favorable augmenter entre les 20 variétés les plus anciennes et les 20 plus récentes. On peut donc conclure que la sélection pour le rendement a fortement affecté la phénologie, le développement reproducteur et l'architecture des plantes, avec des effets positifs sur le rendement.

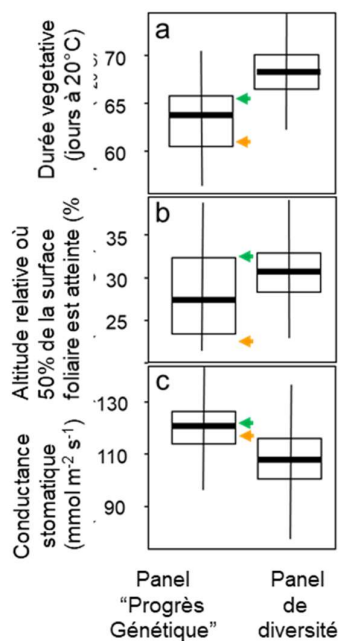


Figure 2. Le progrès génétique (flèches vertes et oranges) rend compte de la plus grande partie des variabilités génétiques de la durée de la phase végétative (a) et de l'architecture (b), et d'une faible partie de la variabilité génétique de la conductance stomatique (c). Les boîtes situées à gauche représentent le panel de progrès génétique, celles à droite un panel de diversité. Les flèches orange et vertes représentent la médiane des valeurs phénotypiques des 22 variétés les plus anciennes et des 22 les plus récentes, respectivement.

4 - LES CARACTERES D'ADAPTATION A LA SECHERESSE N'ONT PAS ETE SELECTIONNES

Nous avons aussi analysé des caractères largement considérés comme contribuant à l'adaptation des plantes à la sécheresse, comme la conductance stomatique, la réponse de la croissance foliaire au déficit hydrique ou l'efficacité de l'eau (Tardieu *et al.*, 2018). Aucun de ces caractères n'a significativement évolué avec l'année de commercialisation. Les variétés modernes et anciennes ont donc eu des réactions similaires lors de sécheresse : par exemple, elles réduisaient la transpiration et la croissance foliaire de manière similaire, et leur efficacité de l'eau était similaire. La réponse du nombre de grains à l'état hydrique du sol, calculé au travers du réseau d'essais au champ, a peu évolué (une réponse très légèrement plus sensible est cependant observée pour les variétés récentes). Ces caractères n'ont donc pas participé à l'amélioration du rendement.

Les caractères adaptatifs étudiés ici présentent cependant une variabilité génétique et une héritabilité importantes. On voit à la figure 2 que la différence entre variétés récentes et anciennes ne représente qu'une petite partie de la variabilité génétique de la conductance stomatique, évaluée dans les deux panels de génotypes. La sélection n'a donc pas tiré parti de la variabilité génétique existante. L'analyse génomique montre que les régions du génome qui contrôlent ces caractères (QTL) ne présentent pas de signature significative de sélection. Les fréquences alléliques à quatre de ces QTL n'ont pas évolué entre les 20 variétés plus anciennes ou plus récentes. On peut donc conclure que les programmes de sélection pris en compte dans notre collection de variétés n'ont pas affecté les caractères adaptatifs considérés.

Pourquoi cette différence de comportement entre caractères constitutifs et adaptatifs, et des régions génomiques qui les contrôlent ? Nous avons simulé l'effet de quatre QTL constitutifs, qui ont un effet stable sur le rendement (Millet *et al.*, 2016) et sur l'architecture ou la phénologie (Alvarez Prado *et al.*, 2018)), et celui de quatre QTL adaptatifs dont l'effet est positif, négatif ou nul suivant les scénarios climatiques favorables vs défavorables, et qui contrôlent la conductance stomatique ou d'autres caractères de réponse (Alvarez Prado *et al.*, 2018; Millet *et al.*, 2016). Les QTL constitutifs avaient un effet stable sur le rendement, si bien que les programmes de sélection sur le rendement ont retenu (indirectement) les allèles correspondant à ces caractères. Les fréquences des allèles favorables ont augmenté avec les années, un QTL a même été fixé. Au contraire, les QTL adaptatifs avaient des effets positifs ou négatifs suivant les parcelles d'essai, et oscillaient dans une même parcelle à cause des fluctuations interannuelles du climat. Les allèles correspondants n'ont donc pas été sélectionnés dans des programmes fondés sur le rendement, et les fréquences alléliques n'ont pas varié significativement.

5 - FAUT-IL EXPLOITER LA DIVERSITE GENETIQUE DES CARACTERES D'ADAPTATION A LA SECHERESSE ?

Le parallélisme des vitesses de progrès génétique dans des scénarios environnementaux divers a été aussi trouvé dans des études aux Etats Unis (série ERA (Cooper *et al.*, 2014)) et en Argentine (Abdala *et al.*, 2018). Les résultats présentés ici dépassent donc le strict domaine de cette étude. Dès lors, faudrait-il adopter des schémas de sélection qui favorisent la fixation d'allèles qui confèrent des caractères adaptatifs pour la sécheresse ? Il a été argumenté que ce pool d'allèles a peut-être un intérêt modéré pour la sélection si, sans le prendre en compte, les programmes menés jusqu'ici ont produit l'augmentation spectaculaire des rendements présentés à la figure 1 (Sadras and Richards, 2014). L'argument est recevable, mais je propose deux contre-arguments.

- Le premier argument pour que ces allèles soient pris en compte est que le changement climatique apportera des événements de plus en plus fréquents de sécheresse ou de températures élevées. Tolérer ces événements demande probablement l'utilisation de mécanismes très largement utilisés par les plantes depuis des millions d'année, de nature "conservatrice" : réduire la transpiration et la croissance en cas de sécheresse élevée pour conserver l'eau du sol, et maintenir un système racinaire développé. Ces mécanismes, favorables en conditions de sécheresse, ont tendance à diminuer le rendement en conditions favorables, par perte de photosynthèse potentielle pour les premiers et par utilisation non directement productive de ressources carbonées pour le second (rappelons que deux programmes de sélection au moins ont abouti à diminuer la biomasse racinaire) (Tardieu *et al.*, 2018). On en arrive donc à la situation présentée ci-dessus, qu'il serait souhaitable d'utiliser des allèles conférant des mécanismes d'adaptation, bien que ces allèles aient tendance à diminuer le rendement en conditions favorables. Notre étude suggère que les schémas actuels de sélection ne fixent pas ces allèles.
- Le second argument est qu'on ne pourra peut-être pas indéfiniment optimiser la phénologie des plantes et leur architecture. L'intervalle entre les floraisons mâle et femelle est d'ores et déjà très faible dans les variétés modernes, et on ne pourra pas réduire indéfiniment la période de remplissage du grain sans affecter leur remplissage. L'architecture de la plante, quoi qu'importante pour la photosynthèse, ne peut vraisemblablement pas non plus être optimisée bien au-delà de ce qu'elle est. Il faut donc probablement rechercher de nouveaux caractères pour soutenir le progrès génétique.

6 - DES PISTES POUR EXPLOITER DES ALLELES D'ADAPTATION ?

Le chercheur que je suis doit être prudent avant de suggérer des pistes pour la sélection. Je m'y risque quand même. Bien entendu, il ne s'agit pas de proposer la mesure coûteuse de caractères,

consommatrice de temps et sujette à des erreurs expérimentales, mais plutôt d'identifier des méthodes qui pourraient permettre une sélection indirecte.

- Une première approche serait de donner un poids plus important aux conditions défavorables dans les réseaux d'essais pour tester les variétés, tout en gardant une sélection pour le rendement. Il n'est pas sûr que cela suffise à contrecarrer le fait que les mêmes allèles peuvent avoir des effets positifs ou négatifs sur le rendement, et pourtant mériter d'être sélectionnés pour préparer le changement climatique. Un classement sur la stabilité du rendement pourrait, éventuellement, favoriser les allèles et caractères adaptatifs.
- Une seconde approche pourrait être de classer les essais par scénario climatique après leur réalisation (Cooper *et al.*, 2021), en fonction de leur ressemblance aux scénarios définis à l'échelle de l'Europe (Millet *et al.*, 2016). Les programmes de sélection génomique pourraient alors être réalisés par scénario au lieu de l'être par région. Les avantages seraient d'éviter les oscillations d'effet présentées plus haut, mais aussi potentiellement de gagner en puissance, par exemple, tous les essais menés dans le monde pourraient être pris en compte, indépendamment du lieu et de l'année où ils ont été menés.
- Une troisième approche est de considérer la réponse du rendement, ou du nombre de grains, aux conditions environnementales des variétés testées, en plus de leur performance moyenne. Cette démarche, explicitée à la figure 3, a été publiée récemment (Millet *et al.*, 2019). La première étape nécessite de caler le cycle végétatif des variétés analysées, ce qui peut maintenant être fait par mesure au champ par drone ou en plateforme de phénotypage pour obtenir un jeu de données d'apprentissage. Nous avons montré que la prédiction génomique à l'aide des marqueurs moléculaires permet, ensuite, d'estimer correctement la phénologie de variétés non mesurées. La seconde étape consiste à calculer les dates clés du cycle végétatif pour chacun des génotypes testés, en fonction des modèles de développement obtenus à la première étape, et du climat local de l'essai. On peut ainsi calculer les conditions climatiques moyennes ressenties dans chaque essai par chacun des génotypes, pour chacune des phases phénologiques clés de ceux-ci. La troisième étape consiste à établir, sur l'ensemble du réseau expérimental, des courbes de réponse du nombre de grains, ou du rendement, aux conditions environnementales ressenties par les plantes pendant les périodes clé du cycle (à la figure 3, le rayonnement intercepté est cumulé pendant la période végétative, les autres caractères moyennés pendant la floraison). La quatrième étape consiste à inférer les courbes de réponse par prédiction génomique. Les résultats montrent que la prédiction du rendement ainsi obtenue a une précision suffisante pour être utilisée en sélection.

7 - CONCLUSION

Dans cet article, j'ai cherché à montrer que la sélection pour le rendement du maïs a eu des résultats impressionnants dans tous les milieux testés. Cependant, des inquiétudes peuvent être exprimées sur l'étroitesse des caractères sur lesquels ces progrès ont reposé, en particulier dans le contexte des changements climatiques. Utiliser des caractères adaptatifs, jusqu'ici peu exploités en sélection, pourrait devenir nécessaire étant donné le temps nécessaire au développement d'une variété. Ceci nous permettrait d'être prêts, par rapport aux conditions dans une dizaine d'années, lorsque ces variétés verront le jour. Des pistes pourraient exister pour être intégrées aux programmes de sélection. J'espère qu'elles susciteront des idées nouvelles sachant que, en l'état, elles sont probablement loin d'un schéma de sélection réaliste.

Journée de l'A.S.F. du 3 février 2022

"Les nouveaux outils de phénotypage en amélioration des plantes"

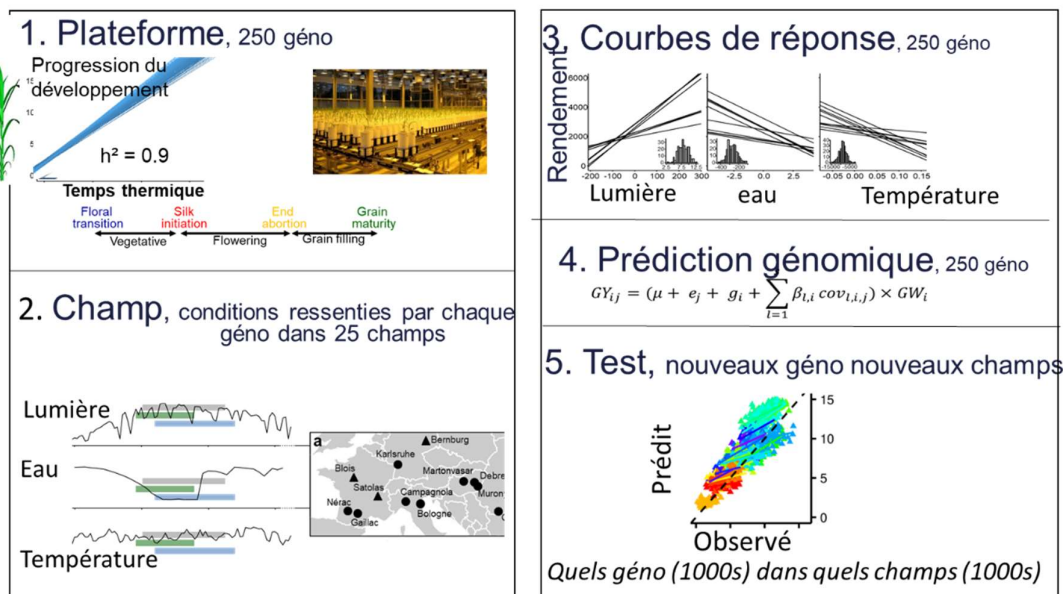


Figure 3. Principe pour le calcul et la prédiction génomique des courbes de réponse du rendement aux conditions environnementales à partir des résultats d'un réseau d'essai, et utilisation pour la prédiction génomique du rendement prenant en compte les conditions environnementales. Issu de (Millet *et al.*, 2019) Cf texte pour l'explicitation des étapes.

REFERENCES

- Abdala LJ, Vitantonio-Mazzini LN, Gerde JA, Ribes FM, Murtagh G, Borrás L. 2018. Dry milling grain quality changes in Argentinean maize genotypes released from 1965 to 2016. *Field Crops Research* 226, 74-82.
- Alvarez Prado S, Cabrera-Bosquet L, Grau A, Coupel-Ledru A, Millet EJ, Welcker C, Tardieu F. 2018. Phenomics allows identification of genomic regions affecting maize stomatal conductance with conditional effects of water deficit and evaporative demand. *Plant Cell and Environment* 41, 314-326.
- Cooper M, Gho C, Leafgren R, Tang T, Messina C. 2014. Breeding drought-tolerant maize hybrids for the US cornbelt: discovery to product. *Journal of Experimental Botany* 65, 6191-6204.
- Cooper M, Voss-Fels KP, Messina CD, Tang T, Hammer GL. 2021. Tackling G x E x M interactions to close on-farm yield-gaps: creating novel pathways for crop improvement by predicting contributions of genetics and management to crop productivity. *Theoretical and Applied Genetics* 134, 1625-1644.
- Millet EJ, Kruijer W, Coupel-Ledru A, Prado SA, Cabrera-Bosquet L, Lacube S, Charcosset A, Welcker C, van Eeuwijk F, Tardieu F. 2019. Genomic prediction of maize yield across European environmental conditions. *Nature Genetics* 51, 952-+.
- Millet EJ, Welcker C, Kruijer W, Negro S, Coupel-Ledru A, Nicolas SD, Laborde J, Bauland C, Praud S, Ranc N, Presterl T, Tuberosa R, Bedo Z, Draye X, Usadel B, Charcosset A, Van Eeuwijk F, Tardieu F. 2016. Genome-Wide Analysis of Yield in Europe: Allelic Effects Vary with Drought and Heat Scenarios. *Plant Physiology* 172, 749-764.
- Parent B, Leclere M, Lacube S, Semenov MA, Welcker C, Martre P, Tardieu F. 2018. Maize yields over Europe may increase in spite of climate change, with an appropriate use of the genetic variability of flowering time. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 115, 10642-10647.
- Sadras VO, Richards RA. 2014. Improvement of crop yield in dry environments: benchmarks, levels of organisation and the role of nitrogen. *Journal of Experimental Botany* 65, 1981-1995.
- Tardieu F, Cabrera-Bosquet L, Pridmore T, Bennett M. 2017. Plant Phenomics, From Sensors to Knowledge. *Current Biology* 27, R770-R783.

Tardieu F, Simonneau T, Muller B. 2018. The Physiological Basis of Drought Tolerance in Crop Plants: A Scenario-Dependent Probabilistic Approach. . *Annual Review of Plant Biology* 69, 733-759.

Welcker C, Spencer NA, Turc O, Granato I, Chapuis R, Madur D, Beauchene K, Gouesnard B, Draye X, Palaffre C, Lorgeou J, Melkior S, Guillaume C, Presterl T, Murigneux A, Wissler RJ, Millet EJ, van Eeuwijk F, Charcosset A, Tardieu F. 2022. Physiological adaptive traits are a potential allele reservoir for maize genetic progress under challenging conditions. *Nature Communications* 13, 3225.