



HAL
open science

Adaptation des prairies semées au changement climatique

Jean-Louis Durand, Jerome J. Enjalbert, Laurent Hazard, Isabelle Litrico,
Catherine Picon-Cochard, Marie-Pascale Prudhomme, Florence Volaire

► **To cite this version:**

Jean-Louis Durand, Jerome J. Enjalbert, Laurent Hazard, Isabelle Litrico, Catherine Picon-Cochard, et al.. Adaptation des prairies semées au changement climatique. Colloque présentant les méthodes et résultats du projet Climagie (métaprogramme ACCAF), Nov 2015, Poitiers, France. INRA, 223 p., 2015, 2-7380-1383-X. hal-02801719

HAL Id: hal-02801719

<https://hal.inrae.fr/hal-02801719v1>

Submitted on 5 Jun 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

16-17 novembre 2015 - Poitiers

Actes du colloque présentant les méthodes et résultats du projet Climagie
(métaprogramme ACCAF)

ADAPTATION DES PRAIRIES SEMÉES AU CHANGEMENT CLIMATIQUE

Coordinateurs : Jean-Louis Durand, Jérôme Enjalbert, Laurent Hazard,
Isabelle Litrico, Catherine Picon-Cochard, Marie-Pascale Prudhomme, Florence Volaire



ADAPTATION DES PRAIRIES SEMÉES AU CHANGEMENT CLIMATIQUE

Actes du colloque présentant les méthodes et résultats
du projet Climagie (métaprogramme ACCAF)

Poitiers

16 et 17 novembre 2015

Coordinateurs :

Jean-Louis Durand

Jérôme Enjalbert

Laurent Hazard

Isabelle Litrico

Catherine Picon-Cochard

Marie-Pascale Prudhomme

Florence Volaire

ISBN : 2-7380-1383-X

Mise en page : Karine Chevet

Photo de couverture : guttation dans un semis de graminées à l'aube

© Jean-Louis Durand. - Inra



AVANT-PROPOS

De 2011 à 2015, six équipes appartenant à quatre départements de recherche de l'Inra (Biologie et amélioration des plantes, Environnement et agronomie, Ecologie des forêts, prairies et milieux aquatiques, Sciences pour l'action et le développement), associant plus de 20 chercheurs et 10 étudiants en thèse et en master, se sont attachées à améliorer nos connaissances sur l'impact du changement climatique sur la productivité (son niveau, sa régularité, sa qualité) des prairies semées. Cette opération d'envergure a été rendue possible par le soutien du métaprogramme Inra Adaptation au changement climatique de l'agriculture et de la forêt (ACCAF). Les prairies semées sont en effet une des clefs des systèmes de productions agricoles permettant de sécuriser l'approvisionnement des élevages en fourrage, améliorer les performances écologiques de l'agrosystème à l'échelle de l'exploitation et du territoire en contribuant à la séquestration du carbone atmosphérique dans le sol. Pour cela, la diversité semée est au cœur du renouvellement de l'approche agronomique. Il s'agit ainsi d'intensifier écologiquement la production fourragère de la prairie. Le projet dont les interventions retranscrites dans ce livre témoignent, avait pour but d'identifier les caractères génétiquement variables et susceptibles d'être sélectionnés pour élaborer de nouvelles variétés de plantes fourragères adaptées aux contraintes de température et de sécheresse plus fortes projetées par les climatologues. Il avait aussi pour ambition d'intégrer ces caractères dans une vision dynamique de la prairie, qui, au cours des trois à six années de son exploitation, subit des conditions climatiques diverses et évolue dans sa composition génétique. Ces objectifs ont conduit à accélérer la mise au point de nouveaux outils de mesure et d'analyse de données. Ils ont aussi renforcé notre capacité à concevoir et valider de nouveaux outils informatiques de simulation de dynamique de peuplements complexes mettant en synergie trois équipes de modélisation « individu-centré » à Grignon, Clermont-Ferrand et Lusignan. Enfin, ce projet a exploré la pratique de la conservation et de la valorisation des ressources génétiques *in situ* et *ex situ*, en association avec les obtenteurs industriels d'une part et les réseaux d'agriculteurs d'autre part. C'est à ce jour la synthèse la plus complète de ce qui s'est réalisé de plus récent dans le domaine des prairies semées à l'Inra. Avec le soutien du programme ACCAF de l'Inra, de la fondation Xavier Bernard, de la Région Poitou-Charentes, les réalisations détaillées dans ce livre à l'issue du projet Climagie sont ainsi mises à la disposition de tous les acteurs intéressés par ce composant essentiel de l'agriculture française qu'est la prairie semée.

Jean-Louis Durand

Coordinateur du projet *Adaptation des prairies semées au changement Climatique : amélioration génétique et intensification écologique (Climagie)*

Lusignan, le 2 octobre 2015

SOMMAIRE

<i>Changement climatique : l'agriculture dans l'agenda des solutions</i>	8
<i>La prairie en France et en Europe</i>	13
<i>Le changement climatique en France et en Europe atlantique : les domaines méditerranéens et tempérés</i>	24
<i>Adaptation génétique et intensification écologique : le double défi de l'adaptation des prairies semées au changement climatique</i>	31

QUELLE EST LA VARIABILITÉ INTRA ET INTER-SPECIFIQUE DES CARACTÈRES D'ADAPTATION AUX VARIABLES DU CHANGEMENT CLIMATIQUE ?.....

41

<i>Températures extrêmes et variabilité de la germination</i>	42
<i>Les températures cardinales des grandes fonctions de production chez deux plantes fourragères pérennes</i>	48
<i>Peut-on combiner la dormance estivale et la productivité annuelle pour des variétés adaptées au climat méditerranéen ?</i>	56
<i>Comment la phénologie affecte-t-elle l'accès à la ressource en eau chez les graminées pérennes ?</i>	62
<i>Les fructanes protègent les cellules contre les sécheresses modérées et intenses</i>	72
<i>Un mécanisme physiologique expliquant la tolérance des rendements à la sécheresse de fin de printemps chez différentes espèces et cultivars fourragers pérennes en conditions tempérées</i>	80

UTILISER LES MÉLANGES FOURRAGERS POUR S'ADAPTER AU CHANGEMENT CLIMATIQUE ET RÉDUIRE LES INTRANTS : OPPORTUNITÉS ET DÉFIS.....

83

<i>La diversité fonctionnelle racinaire peut-elle favoriser la résilience des mélanges de graminées méditerranéennes sous sécheresses sévères ?</i>	84
<i>Rôle des racines profondes dans la récupération après un stress hydrique sévère de mélanges prairiaux</i>	93

<i>Diversité spécifique et génétique dans les prairies semées : une plus-value complémentaire !</i>	100
<i>Mettre au point des mélanges d'espèces efficaces et stables en prairie semée.....</i>	107
<i>Les mélanges de variétés méditerranéennes/tempérées comme stratégie d'adaptation des espèces fourragères au changement climatique ?</i>	113

INTÉGRER LA VARIABILITÉ DU MILIEU ET DE LA POPULATION À L'ÉCHELLE DU PEUPEMENT: LES NOUVEAUX OUTILS DE SIMULATION DE LA RÉPONSE DES PRODUCTIONS FOURRAGÈRES AUX VARIABLES DU CHANGEMENT CLIMATIQUE... 123

<i>L-grass : un modèle de morphogenèse de la plante entière de ray-grass anglais</i>	124
<i>“Virtual grassland” : un modèle individu-centré pour simuler la dynamique des communautés prairiales en réponse à la disponibilité en eau et en N du sol</i>	132
<i>Un modèle architecturé 3D pour l'étude de la compétition pour la lumière à l'intérieur des associations variétales de blé</i>	137
<i>Effets de l'intensité de la défoliation sur la composition génétique et phénotypique d'une population virtuelle de ray-grass.....</i>	149

EXPÉRIENCES D'ADAPTATION DES PRAIRIES AU CHANGEMENT CLIMATIQUE EN DIVERSES ZONES TEMPÉRÉES DU MONDE..... 157

<i>Les perturbations de la production fourragère au Canada face au changement climatique</i>	158
<i>Modes d'exploitation, contraintes climatiques : les comportements des mélanges d'espèces en polyculture-élevage et leur certification.....</i>	167
<i>Des prairies adaptées au changement climatique pour un système laitier économe en eau et en énergie : le projet Oasys.....</i>	176

QUELLES INNOVATIONS TECHNOLOGIQUES ET SOCIALES POUR SEMER QUELLES PRAIRIES ?

<i>La collecte, la conservation et la valorisation des ressources génétiques naturelles comme leviers de l'adaptation des espèces fourragères aux nouveaux enjeux agro-environnementaux</i>	180
---	-----

Comment assembler les espèces d'une prairie en mélange pour plus de pérennité et un fourrage de qualité ? Expertise régionale pour des prairies multi-espèces à dominante fauche pour la zone d'élevage allaitant du nord du Massif Central..... 189

Concevoir des associations variétales de blé par l'idéotypage participatif..... 206

Outiller la bio-diversification des systèmes fourragers pour les adapter au changement climatique 215

CHANGEMENT CLIMATIQUE : L'AGRICULTURE DANS L'AGENDA DES SOLUTIONS

CLIMATE CHANGE: AGRICULTURE IN THE SOLUTIONS AGENDA

Jean-François Soussana

jean-francois.soussana@paris.inra.fr

Inra, Paris, 147 rue de l'Université, 75338 Paris

RÉSUMÉ

Le cinquième rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC), publié en septembre 2013, conclut qu'il est extrêmement probable que l'influence humaine sur le climat ait été la cause dominante du réchauffement observé depuis le milieu du vingtième siècle. L'agriculture subit et subira fortement les impacts de ce changement climatique. La nécessaire combinaison de changements techniques et organisationnels permettant de faire face à ces transformations comprennent l'amélioration de la prévision météorologique à court terme et son utilisation pour mieux gérer les opérations culturales, l'amélioration de la gestion de l'eau et la limitation de l'évaporation des sols. L'amélioration des plantes devra augmenter les rendements en conditions plus chaudes et plus sèches. L'agriculture peut contribuer aux solutions en réduisant les émissions de méthane et de protoxyde d'azote et en mobilisant les fortes capacités des sols à stocker le carbone à long terme. Enfin, les transitions alimentaires devront intégrer cette nécessité.

ABSTRACT

The fifth IPCC report (2013) states that human influence on climate change is highly probable. Agriculture already suffered and will respond to that change. The necessary combination of technical and organizational changes allowing us to face these transformations include better short term weather forecast as to enable optimal agricultural practices, improving water management and reducing soil evaporation. Plant breeding aims at improving yields under heat waves and droughts. Agriculture has the potential to contribute to solutions by reducing nitrous oxide and methane emissions and by using the large potential of soils to store carbon on the longer term. Finally, food transitions will also be questioned by the need for carbon mitigation.

Le cinquième rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC), publié en septembre 2013, conclut qu'il est extrêmement probable que l'influence humaine sur le climat ait été la cause dominante du réchauffement observé depuis le milieu du vingtième siècle. Chacune des trois dernières décennies a présenté des températures moyennes plus élevées qu'aucune des décennies précédentes depuis 1850 et l'année 2014 a été la plus chaude jamais observée. Les effets du changement climatique commencent à se manifester dans de nombreux systèmes naturels, y compris jusqu'à 2000 m de profondeur dans l'océan. Remontée du niveau de la mer, réduction du manteau neigeux et des calottes glaciaires, remontée en latitude et en altitude des aires de distribution des espèces animales et végétales, semis et récoltes plus précoces, sont autant de signes de l'empreinte croissante du changement climatique. Le réchauffement planétaire devrait s'accélérer au cours des prochaines décennies pour atteindre dans les années 2030 entre 1 et 2 °C par rapport aux années 1900. Pour la fin du siècle, les projections dépendent à la fois de l'évolution des activités humaines et des incertitudes des modèles. La fourchette du réchauffement reste donc très ouverte (de +1,1 à +4,8°C) à cette période.

Le changement climatique accentue dès maintenant les disparités entre régions agricoles européennes, avec des effets plutôt positifs sur la production en Europe du Nord et plutôt négatifs en Europe du Sud et en Europe Centrale. Mais toutes les régions européennes sont touchées par une forte variabilité climatique. La dernière décennie a ainsi été marquée par la récurrence d'extrêmes climatiques sans équivalent depuis plusieurs siècles : canicules et sécheresses estivales (été 2003 en France, été 2010 en Russie), précipitations intenses (Angleterre, printemps 2007, hiver 2013). Ces événements extrêmes ont fait chuter de 20 à 30 % les rendements des cultures et des prairies entraînant d'importants dommages économiques.

Dans un scénario de réchauffement global atteignant +4°C à la fin du siècle, la sécurité alimentaire mondiale serait menacée. Aux latitudes élevées, le potentiel de production agricole pourrait augmenter, mais pas suffisamment pour compenser des impacts négatifs importants (-25% ou plus dans 40% des études locales) sur les rendements dans la plupart des autres régions. En Europe, certains territoires ruraux seraient particulièrement affectés : en zone littorale, du fait de la salinisation et de l'inondation d'une partie des sols et de l'érosion accélérée des côtes ; en zone de montagne, du fait d'un dépérissement accru des forêts ; dans les plaines inondables, où les dommages aux parcelles, aux bâtiments et aux infrastructures se multiplieront ; enfin, en région méditerranéenne où les risques d'aridification deviendront particulièrement importants.

Dans un scénario de fort changement climatique, il faut s'attendre à une augmentation de la fréquence et de l'intensité des canicules et des sécheresses ou, selon les régions et les saisons, des précipitations intenses. L'amplification de ces extrêmes réduira la viabilité des systèmes (écologiques et humains) les plus exposés et les plus sensibles : populations animales et végétales en limite de leur niche climatique, agriculture de subsistance en zone sèche ou inondable, peuplements forestiers fragilisés par la sécheresse, les incendies et les tempêtes, petits cours d'eau et zones humides...

La forte interdépendance de ces secteurs pose la question de risques systémiques du changement climatique dans un scénario à +4°C : réduction des ressources en eau souterraines et superficielles, exacerbant les concurrences entre l'agriculture et les autres secteurs (comme l'énergie), forte diminution du potentiel de production des forêts européennes et de la valeur du foncier, baisse des rendements agricoles et réduction de l'ensemble des services des écosystèmes en Europe du Sud. Les conséquences économiques d'un réchauffement de cette ampleur ont été estimées à une perte annuelle moyenne de PIB de 1 % pour l'ensemble de l'Europe, alors que la croissance historique moyenne du PIB européen a été de 2 % par an (Ciscar *et al.*, 2011).

A l'échelle mondiale, dans ce même scénario, la hausse de la demande alimentaire liée à la croissance démographique et à l'accroissement des richesses pourrait dépasser l'offre alimentaire étant donné les impacts négatifs du changement climatique. Il en résulterait vraisemblablement une baisse de la sécurité alimentaire mondiale et une augmentation de la mortalité infantile (IFPRI, 2010).

Face à ces risques climatiques, les systèmes agricoles devront devenir plus résilients, c'est-à-dire capables de bonnes performances en dépit des perturbations. Les agriculteurs s'adaptent déjà au réchauffement climatique en faisant évoluer leurs pratiques (dates de semis, de récolte...). Ils ont également recours à des adaptations tactiques en cours de saison. Ces adaptations aux aléas seront progressivement facilitées par la veille agro-climatique, qui consiste à pronostiquer en cours de saison l'impact du climat sur la production, et par des prévisions climatiques mensuelles et saisonnières. Afin de réduire la sensibilité aux aléas à l'échelle de l'exploitation agricole, on pourra envisager une diversification des cultures et des ateliers animaux, une forte protection des sols, voire des systèmes intégrés avec des arbres pour stocker du carbone et protéger les couverts des fortes températures. La gestion de l'eau constitue un autre enjeu majeur : on devra combiner systèmes d'irrigation plus efficaces et cultures plus économes, repenser la gestion des bassins versants et adopter des techniques de conservation des sols limitant l'évapotranspiration.

Une autre piste concerne la génétique végétale et animale. S'il est possible d'améliorer la tolérance à des températures élevées des variétés végétales et des races animales - et de produire des plantes tolérantes à la sécheresse ou à un excès d'eau - il semble beaucoup plus difficile d'y parvenir sans réduire le potentiel de production durant les années favorable. Un effort considérable de recherche doit donc être engagé, afin de sélectionner les meilleurs phénotypes dans des environnements modifiés ressemblant aux conditions climatiques du futur. Cela nécessite plusieurs cycles de sélection, d'une dizaine d'années chacun, ce qui nous laisse peu de temps. L'augmentation de la diversité végétale (et animale) constitue également une voie prometteuse dans ce contexte, qu'il s'agisse de la diversité intra spécifique ou de la diversité fonctionnelle entre espèces.

La question de la santé végétale, animale et humaine se pose également puisque la carte des risques se déplace avec celle du réchauffement : pour les plantes, risques accrus d'infections fongiques hivernales, voire de maladies vectorisées par des arthropodes (virus et phytoplasmes) ; pour les animaux domestiques, extension du spectre de maladies propagées par des vecteurs (insectes, tiques...), dont certaines sont transmissibles à l'homme (zoonoses). Comme l'usage des pesticides et des antibiotiques en agriculture sera, par ailleurs, réduit, il faudra renforcer les régulations agro-écologiques et l'épidémiologie-surveillance et déployer des stratégies de bio-contrôle adaptées au réchauffement.

A partir de 2050, s'ouvre la période des options climatiques, période au cours de laquelle la température mondiale dépendra d'émissions de gaz à effet de serre qui n'ont pas encore eu lieu. S'il est encore temps de limiter à 2°C le réchauffement moyen à cette période, seule une réduction rapide des émissions de gaz à effet de serre mondiales permettra d'y parvenir : -2 % par an dans les années 2020, puis jusqu'à -8 % par an dans les années 2040.

L'agriculture peut être source de solutions. En adoptant dans chaque région les meilleures pratiques disponibles, une baisse de l'ordre de 20 % des émissions de méthane et de protoxyde d'azote serait possible sans qu'elle n'affecte la production agricole. Le stockage de carbone dans la matière organique des sols cultivés et des prairies, ainsi que la restauration des sols dégradés, présentent probablement le potentiel le plus important de lutte contre le changement climatique. Stocker chaque année un quatre millièmes du stock de carbone présent dans l'ensemble des sols (cultures, prairies, forêts...) permettrait de compenser la croissance actuelle du CO₂ atmosphérique en doublant le puits de carbone qu'exerce la biosphère continentale. Mais il faudra veiller à conserver les stocks de carbone des sols ainsi constitués, afin d'éviter la libération de quantités

supplémentaires de CO₂ dans l'atmosphère. Le potentiel des bioénergies est également considérable, mais les ressources en terres étant limitées il faudra éviter une expansion des cultures énergétiques aux dépens de la production alimentaire et de la biodiversité.

Les transitions alimentaires peuvent également contribuer à la réduction des émissions de gaz à effet de serre et à la sécurité alimentaire mondiale. Par exemple, passer d'une consommation de viande d'animaux (bovins, ovins) nourris au grain à celle de viande nourrie à l'herbe, et ne pas utiliser les cultures alimentaires comme source de biocarburants, pourrait considérablement améliorer la disponibilité mondiale de calories et réduire les impacts environnementaux de l'agriculture. Il s'agit aussi de réduire les pertes après récolte, par l'amélioration du stockage et du transport des aliments dans les pays en développement. Dans les pays industrialisés, ce sont principalement les gaspillages d'aliments dans la distribution et la consommation qu'il faudrait limiter.

L'agriculture intelligente face au défi climatique entend combiner ces différentes solutions en contribuant à la sécurité alimentaire, à l'adaptation au changement climatique, à la réduction des émissions de gaz à effet de serre et à la séquestration biologique de carbone.

LA PRAIRIE EN FRANCE ET EN EUROPE

GRASSLAND IN FRANCE AND IN EUROPE

Christian Huyghe¹, Alain Peeters², Alex De Vliegher³.

christian.huyghe@lusignan.inra.fr

¹Inra, Direction Scientifique Agriculture, 147, rue de l'Université, 75338 Paris,

²RHEA - Natural Resources, Human Environment and Agronomy, Research Centre, 1435 Corbais, Belgique, ³Ilvo, 9820 Merelbeke, Belgique

RÉSUMÉ

Les prairies constituent une composante essentielle des systèmes agricoles français et européens. Une analyse exhaustive de leur place y a été conduite dans le cadre du projet FP7 *Multisward* coordonné par Jean-Louis Peyraud. Au cours des 50 dernières années, la surface de prairies en Europe a baissé d'environ 10 MHa, mais est restée stable par rapport à la SAU. En France, qui présente une situation très contrastée d'une région à l'autre, l'ensemble prairies temporaires – prairies artificielles s'est profondément recomposé avec une très grande part des surfaces actuelles en mélanges et associations, alors que les cultures pures prédominaient en 1960. En Europe, les niveaux de production varient de 1 à 10 du sud Portugal plutôt très sec à l'Allemagne du nord plutôt très bien arrosée. Les gains de productivité zootéchnique ont déterminé ces transformations, par ailleurs encouragées par la politique européenne en trois étapes. Les quotas qui ont limité la production laitière en 1984, le découplage entre production et subvention en 1992 et la suppression des quotas en 2015. Si la prairie temporaire a pu résister, la prairie permanente a beaucoup perdu au cours de ces évolutions. La prise en compte des systèmes de production animale est essentielle à une analyse de l'impact du changement climatique sur la prairie.

ABSTRACT

Grasslands are a key component of French and European agricultural systems. An exhaustive analysis of their position was made in the FP7 *Multisward* project coordinated by Jean-Louis Peyraud. During the last 50 years, the grassland surface area declined by 10 MHa and remained stable in proportion of the total agricultural area. In France, which exhibits contrasted situations from a region to the other, both temporary and artificial grasslands now are made of species mixtures, whereas they mainly consisted of pure

swards in 1960. In Europe, productivity varies from 1 to 10, from south Portugal under drought up to North Germany, rather well watered. Zootechnical productivity gains determined such transformations, also boosted by European policies, in three steps. Quotas, which controlled the milk production after 1984, uncoupling production and subsidies in 1992 and suppression of quotas in 2015. Where temporary grasslands remain a large part of the agricultural area, natural grasslands directly responded and declined under such policies. Any study on the impact of climate change on grasslands needs taking the conditions of animal production into account.

INTRODUCTION

Les prairies constituent une composante essentielle des systèmes agricoles français et européens. Elles contribuent à la fois à la production animale, à la performance économique des exploitations et à la qualité environnementale. Elles sont aussi une composante majeure des paysages ruraux, où elles représentent la majorité des éléments fixes des paysages.

En situation de montagne (estives et alpages) et dans de très rares zones de marais littoraux, les prairies constituent la seule modalité possible d'occupation des sols. Ailleurs, et à de rares exceptions (fourrages déshydratés), les prairies sont une modalité d'occupation qui est la conséquence d'une production animale associée, utilise la biomasse produite et en assure la valorisation économique.

Dans cet article, nous documenterons la situation des différents types de prairies en France et en Europe et leurs évolutions dans l'espace et le temps.

En raison du lien très fort entre production animale et prairies, nous discuterons ces évolutions au regard des productions animales herbivores, ainsi que des structures d'exploitations et de l'industrie aval associée.

Une analyse exhaustive de la place des prairies en France et en Europe a été conduite dans le cadre du projet FP7 Multisward coordonné par Jean-Louis Peyraud. Elle a été publiée dans un ouvrage (Huyghe *et al.*, 2014). La majorité des éléments présentés dans cet écrit provient de ce travail.

MÉTHODOLOGIE

L'ensemble des analyses repose sur des données statistiques issues des données nationales de différents pays, en particulier d'Agreste pour les données françaises, et des données européennes rassemblées dans Eurostat. Des recoupements ont été faits avec les

données de la FAO. Ce travail a nécessité une consolidation préalable des terminologies relatives à la prairie.

Pour illustrer des points plus particuliers, des données issues de certains secteurs professionnels ont pu être mobilisées pour compléter l'analyse.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Les différents types de prairies

Les différents types de prairies que l'on peut documenter en France et au niveau européen sont les prairies permanentes et les prairies temporaires, en distinguant au sein de celles-ci les légumineuses en culture pure. Au sein des prairies permanentes, nous avons également distingué les '*common lands*', qui correspondent aux 'communaux' en France. Mais ces surfaces étant très réduites en France, nous ne les présenterons pas dans ce travail.

De même, les données sur les cultures fourragères annuelles ne seront pas présentées, même si elles sont significatives en France et dans quelques autres pays européens.

Les surfaces de prairies en Europe et leurs évolutions

En Europe, les prairies permanentes couvrent 57 Mha, soit 17 % de la superficie de l'Union Européenne et 33 % de sa surface agricole utile (SAU, UAA en anglais), alors que les prairies temporaires ont une surface totale européenne de 9,7 Mha, les autres cultures fourragères représentant un total de 9 Mha dont 5 Mha de maïs ensilage.

La contribution des prairies permanentes et temporaires à la surface agricole utile varie considérablement entre pays (figure 1). Les proportions de prairies permanentes les plus élevées sont rencontrées en Irlande et au Royaume-Uni alors que les prairies temporaires sont en proportions fortes en Suède, Finlande et Estonie, trois pays où leur exploitation est massivement basée sur la production d'ensilage, avec des enjeux forts de qualité et de réduction des pertes.

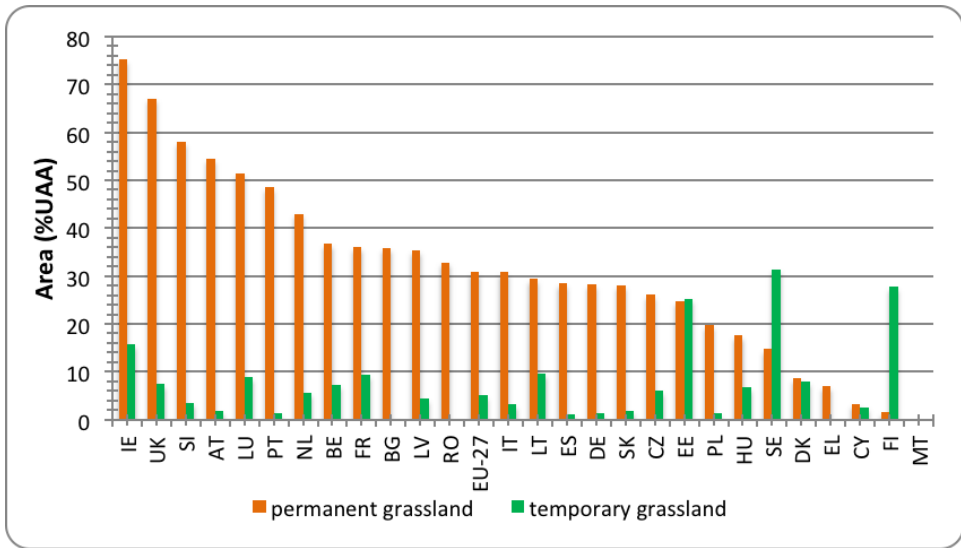


Figure 1 : part des prairies temporaires et permanentes dans les différents pays européens (en % de la SAU).

Au cours des 50 dernières années, la surface de prairies en Europe a baissé. En raison de disponibilités statistiques et surtout des changements géo-politiques, le suivi sur cette longue période ne peut être fait que sur 19 pays, à savoir l’EU-27 sans Belgique et Luxembourg, République Tchèque et Slovaquie, les 3 Etats baltes et la Slovénie. Sur cet ensemble, les surfaces en prairies temporaires et permanentes ont perdu environ 10 Mha, ce qui est très significatif. Cependant, il est important de noter que la part de la SAU consacrée aux prairies a été stable, passant de 35,9 % en 1961 à 37,1 % en 2007.

L’analyse de la répartition spatiale au cours des décennies montre des évolutions contrastées en fonction des pays. Ainsi, si la Suède maintient une production prairiale sur l’ensemble du pays, en lien avec les politiques publiques en matière de production animale et des modalités de transmission, la France voit des évolutions très contrastées des régions, avec une concentration des prairies temporaires et de l’élevage laitier dans les régions de l’Ouest, ou une disparition de la luzerne de l’essentiel du Bassin Parisien, cette production se concentrant autour des usines de déshydratation (Schott *et al.*, 2009 ; Mignolet *et al.*, 2013).

Les prairies en agriculture biologique

Les prairies représentent une part importante des surfaces en agriculture biologique en Europe. Ceci est lié à la facilité relative de conduite d’une prairie (d’association) sous le cahier des charges de l’AB, l’importance des productions herbivores en AB, et l’effet

levier positif que génèrent les prairies sur les autres cultures de l'assolement en agriculture biologique.

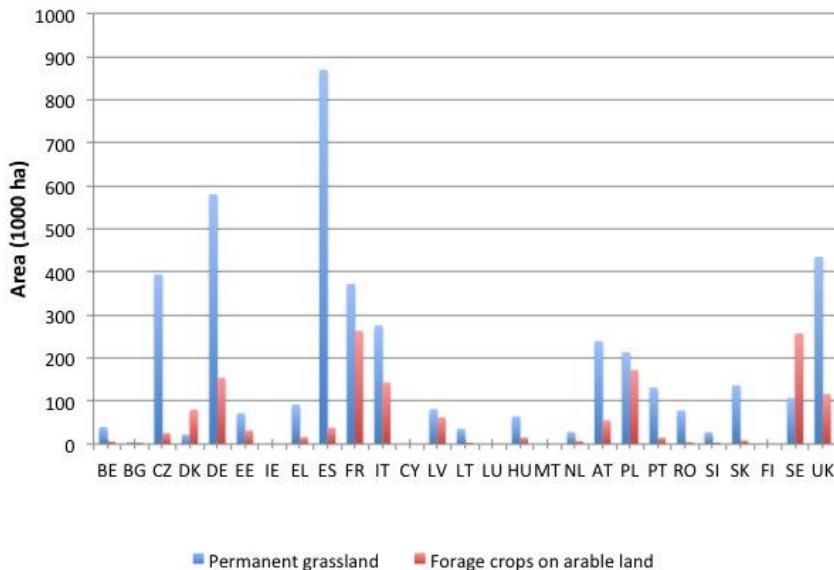


Figure 2 : prairies et cultures fourragères en agriculture biologique en 2010 dans l'UE-27 (Eurostat). En bleu, prairies permanentes, en rouge, prairies temporaires.

Les fourrages déshydratés

Les fourrages déshydratés ne constituent qu'une toute petite partie des surfaces prairiales en Europe. Il s'agit essentiellement de luzerne en France, Espagne et Italie et de graminées fourragères dans les pays d'Europe du Nord (Allemagne et Danemark).

La particularité de cette production est d'avoir bénéficié d'une OCM (Organisation communautaire de marchés) permettant le développement d'un secteur industriel. Une autre particularité de cette production fourragère est d'être dissociée territorialement d'une production animale, les produits séchés étant transportés sur de longues distances. Ceci conduit à l'installation de prairies dans des régions sans élevage.

Les deux principaux pays producteurs sont la France et l'Espagne. Cette production tend à légèrement reculer du fait de la modification du régime d'aides, même si elle reste une production très rémunératrice. On notera les progrès importants réalisés depuis 4 ans dans la réduction des coûts de séchage, en particulier en France du fait de la généralisation du pré-séchage à plat.

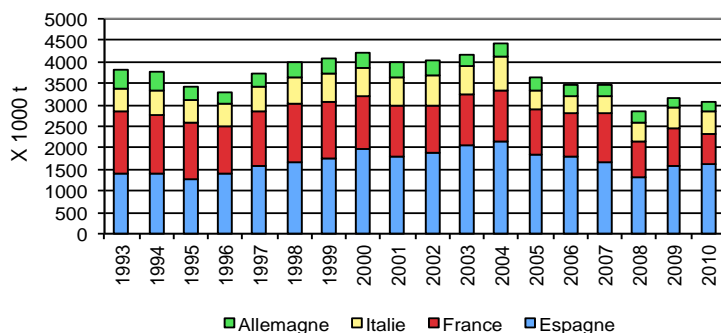


Figure 3 : variation de la production de fourrages déshydratés dans quatre pays de l'UE.

Un focus sur la France

La situation des différents types de prairies en France, leur répartition géographique et leur évolution, ont fait l'objet de plusieurs ouvrages au cours de la dernière décennie (Huyghe *et al.*, 2004 ; Huyghe, 2011).

Sur une période de 5 décennies (tableau 1), le recul des prairies et cultures fourragères est marqué, avec une disparition quasi-totale des racines et tubercules (betterave fourragère), un recul très prononcé des légumineuses en cultures pures, un recul important en surface des prairies permanentes, en particulier des surfaces toujours en herbe peu productives qui sont délaissées, une augmentation des fourrages annuels sur le début de cette période du fait de la montée en puissance du maïs ensilage, et une augmentation des prairies temporaires. L'ensemble prairies temporaires – prairies artificielles s'est profondément recomposé avec une très grande part des surfaces actuelles en mélanges et associations, alors que les cultures pures prédominaient en 1960.

	Surfaces (en 1000 ha)					
	1960	1970	1979	1989	2000	2010
Racines et Tubercules fourragers	1296	694	403	138	74	41
Fourrages annuels	813	552	1645	2084	1770	1672
Prairies artificielles	3276	1842	999	580	432	371
Prairies temporaires (<5 années)	1575	2311	2949	2264	2284	2884
Prairies permanentes	13062	13934	12912	11565	10340	9811
Total	20025	19334	18908	16633	14902	14779

Tableau 1 : évolution des surfaces en prairies et cultures fourragères en France (en 1000 ha).

Source : Agreste 1960, 1971, 1980, 1990, 2001, 2010.

Le territoire français apparaît très hétérogène au regard des différents types de prairies que l'on y cultive (figure 4). Dans les régions de l'Ouest et du Centre-Ouest, les fourrages annuels et les prairies temporaires prédominent. Dans les régions de semi-montagne, ce sont surtout des prairies permanentes productives qui accueillent les nombreux troupeaux de bovins allaitants. Enfin, dans le Sud-Est, les surfaces toujours en herbe peu productives constituent l'essentiel des prairies.

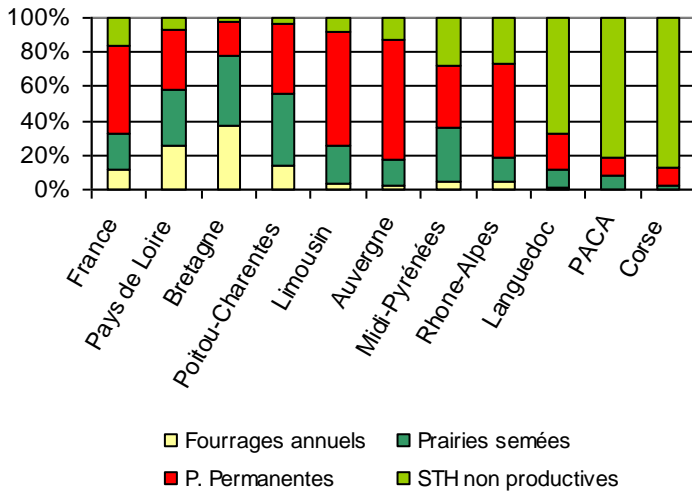


Figure 4 : répartition des différents types de prairies et cultures fourragères en France et dans quelques régions. La catégorie 'Prairies semées' regroupe les prairies temporaires et artificielles.

Quelques éléments sur la productivité fourragère

Il existe peu de données consolidées sur la productivité en biomasse des prairies en Europe, ceci étant lié d'une part à l'absence de données issues de récolte puisque la quasi-totalité des fourrages est auto-consommée, et d'autre part à l'absence de modèles de prédiction suffisamment robustes pour être applicables sur une large région géographique. Quelques études ponctuelles sont disponibles (Lee, 1983 ; Hume et Corral, 1986 ; Peeters et Kopec, 1996).

Dans le cadre de Multisward, et en recoupant un grand ensemble de données ponctuelles et des regards d'experts, nous avons élaboré une carte des répartitions géographiques des potentiels de rendement, donc en situation de fauches et sous bonne alimentation azotée (fertilisation minérale ou en situation d'association).

Comme attendu, il existe de très grandes différences de production entre sites. Les plus hauts rendements pour le ray-grass approchent 20 t MS/ha dans le nord de l'Allemagne, alors que les plus bas sont de 2 t/ha au Portugal.

Les régions les plus productives, i.e. où l'on dépasse les 15 t MS/ha, sont situées dans le nord-ouest de l'Europe (France, Belgique, Pays-Bas, Allemagne du Nord et de l'Ouest, Irlande et Royaume-Uni). Toutes ces régions sont sur la façade atlantique de l'Europe et entre les 52 et 57° N de latitude. Les sites les moins productifs sont aux latitudes hautes ou basses de l'Europe. Aux latitudes hautes, comme en Islande, la production est limitée par la température basse et les faibles rayonnements incidents, sauf à proximité du solstice d'été. Aux latitudes basses, c'est le stress hydrique qui limite la production estivale.

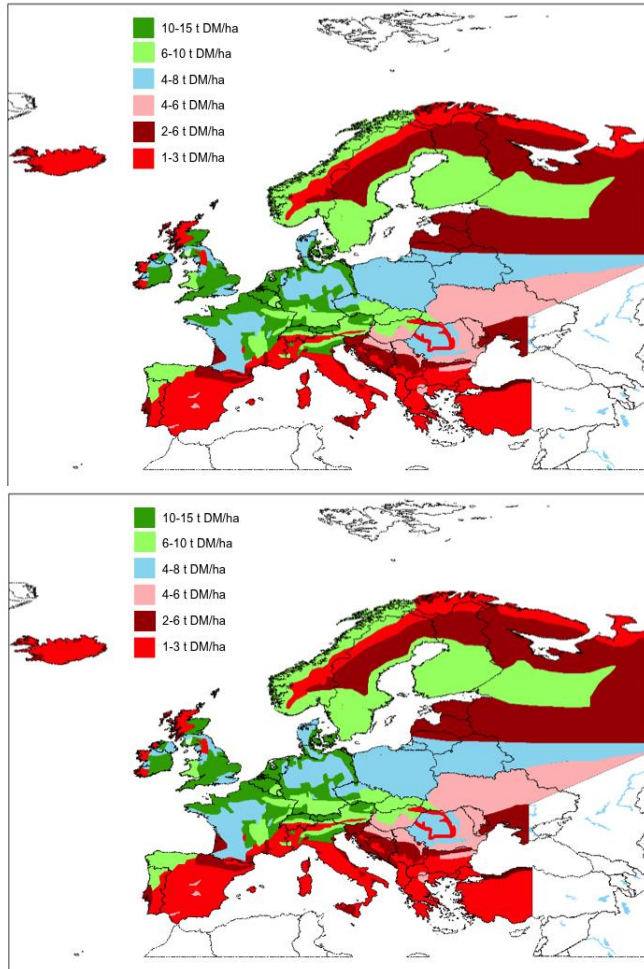


Figure 5 : rendements potentiels (rendement annuel en t MS/ha) de prairies fauchées et bien fertilisées.

A la différence des grandes cultures, il n'existe pas de suivi dans le temps. La seule situation documentée est celle de la luzerne déshydratée en Champagne-Ardennes avec un enregistrement des productions sur de grandes surfaces (figure 6). Le rendement moyen de 13 t MS/ha est accompagné par des variations inter-annuelles marquées (entre 11 et 14 t MS/ha).

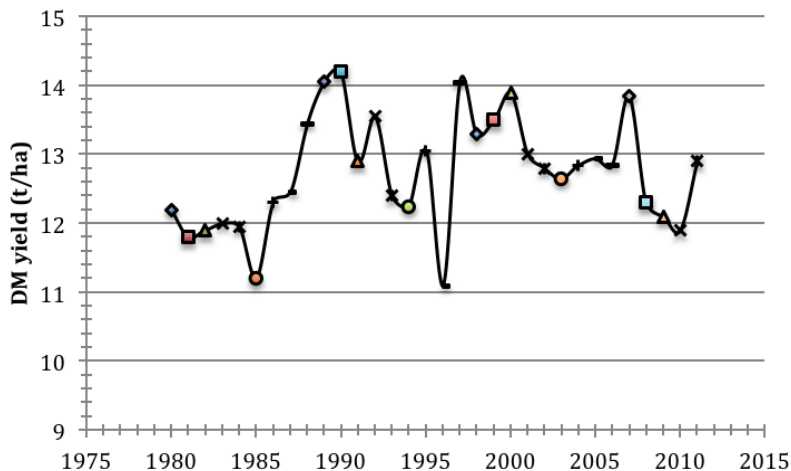


Figure 6 : rendement en MS de la luzerne en région Champagne-Ardennes de 1979 à 2011. (Source: Draaf).

Les déterminants des changements

Les déterminants des changements sont à rechercher d'une part dans l'évolution des productions animales herbivores qui valorisent les prairies et d'autre part dans les politiques publiques agricoles.

Au niveau des productions animales, les dernières décennies sont marquées par une profonde augmentation du potentiel de production laitière, conduisant à une réduction du nombre de vaches laitières, ayant chacune des besoins alimentaires plus élevés, se traduisant par des rations plus concentrées en énergie et en protéines. Ceci se traduit selon les conditions climatiques en deux voies différentes, avec d'une part des productions basées sur l'herbe pâturée (Irlande, Pays-Bas) ou une augmentation des fourrages conservés (ensilage de maïs en France, ensilage d'herbe en Europe du Nord). La réduction du nombre de vaches laitières a donné la possibilité d'une augmentation du troupeau allaitant, dans les pays où la consommation de viande rouge a peu diminué. C'est le cas de la France, du Royaume-Uni et de la Belgique. Il y a alors eu la possibilité d'une valorisation de prairies permanentes. Au Royaume-Uni, elles sont également valorisées par le grand troupeau d'ovins.

Les deux voies pour l'alimentation des vaches laitières se traduisent par des saisonnalités différentes de la production laitière, très étale quand elle mobilise beaucoup de stocks, trop marquée quand il s'agit de valoriser le pâturage. C'est alors l'outil industriel dont les économies d'échelle sont limitées par ces choix stratégiques.

Les politiques publiques et les politiques agricoles ont été marquées par 3 événements sur ces dernières décennies.

Il y a tout d'abord l'élargissement de l'UE et l'intégration des pays de l'Est en 2004, l'évolution des productions herbivores et des prairies étant profondément marquée par la transition politique majeure que ceci représente.

Les quotas laitiers ont été instaurés en 1984, pour limiter la production laitière qui explosait et engendrait des coûts considérables en raison des exportations avec restitutions des excédents. Des choix politiques différents ont été faits selon les pays, avec soit un marché des quotas (Allemagne) ou au contraire une gestion par région pour éviter (ou ralentir) la concentration géographique, comme le fit la France. Ces quotas ont disparu le 1er avril 2015, ouvrant une nouvelle ère pour des variations fortes de volumes de production, afin de répondre aux attentes des marchés mondiaux et intérieurs.

La réforme de la PAC de 1992 a introduit les aides aux moyens de production, puis les DPU et enfin les deux piliers et la notion d'éco-conditionnalité et de verdissement. Les prairies permanentes présentent des atouts environnementaux très importants, mais le déséquilibre des politiques au bénéfice de la production, même indirectement, a plutôt favorisé les fourrages annuels, dès lors que les conditions de milieu le permettent. Ces évolutions de la PAC ont eu un effet assez neutre sur les prairies temporaires.

CONCLUSION

Cette analyse, très rapide, des prairies en France et en Europe montre combien les déterminants sont multiples pour des changements lents, mais significatifs en surface quand ils sont considérés sur des pas de temps longs.

L'analyse des seules prairies, au travers de leurs performances productives, environnementales et sociales, indépendamment des déterminants plus globaux liés aux systèmes de production animale associés, est insuffisante pour comprendre l'évolution.

Il est impératif de prendre ceci en compte quand on réfléchit aux conséquences du changement climatique sur les prairies.

BIBLIOGRAPHIE

- Hume C.J., Corral A.J., 1986. A Quantitative Study Of The Effects Of Climate Variability And Climatic Change On Herbage Production From Intensively Managed Grassland In Western European Countries. Final Report Ec- Contract N° Cli-058-81-Uk, 37 P.
- Huyghe C., De Vliegheer A., Van Gils B., Peeters A. 2014 Grasslands And Herbivore Production In Europe And Effect Of Common Policies. Quae Editions, 323 Pages
- Huyghe C., Duru M., Peyraud J.L., Lherm M., Gensollen V., Bournoville R., Couteaudier Y. 2005 Prairies et cultures fourragères : au carrefour des logiques de production et des enjeux environnementaux. Inra Editions, 209 Pages
- Huyghe C. 2012 Country Pasture/Forage Resource Profiles In France. Fao Editions ([Http://Www.Fao.Org/Ag/Agp/Agpc/Doc/Counprof/France/France.Htm](http://www.fao.org/ag/agp/agpc/doc/counprof/france/france.htm))
- Lee J. 1983 The Spatial Pattern Of Grassland Production In Europe. In: Proceedings Of The 9th General Meeting Of The European Grassland Federation, 11-20.
- Mignolet C., Schott C., Benoît M., Meynard J.M., 2012 Transformations des systèmes de production et des systèmes de culture du bassin de la seine depuis les années 1970 : une spécialisation des territoires aux conséquences environnementales majeures. Innovations Agronomiques, 22:1-16.
- Peeters A., Kopec S. 1996 Production And Productivity Of Cutting Grasslands In Temperate Climates Of Europe. Grassland Science In Europe 1:59-73.
- Schott C. (Dir.), Mignolet C., Benoît M. 2009 Agriculture du bassin de la Seine : découvrir l'agriculture du bassin de la Seine pour comprendre les enjeux de la gestion de l'eau. Nanterre (Fra) : Agence de l'eau Seine-Normandie. 79 P. Programme Piren – Seine.

LE CHANGEMENT CLIMATIQUE EN FRANCE ET EN EUROPE ATLANTIQUE : LES DOMAINES MÉDITERRANÉENS ET TEMPÉRÉS

CLIMATE CHANGE IN FRANCE AND IN EUROPE: MEDITERRANEAN DOMAIN EXTENSION

Michel Déqué¹

Michel.deque@meteo.fr

¹Météo-France. Centre National de Recherches Météorologiques CNRS/GAME.

RÉSUMÉ

Une méthode dynamique de désagrégation de 3 scénarios RCP a été appliquée en trois étapes. (1) modèle climatique global CNRM-CM5 à 150 km de résolution, (2) modèle atmosphérique global Arpege à 50 km de résolution avec élimination des biais de température de surface océanique, (3) modèle régional Aladin de 12 km de résolution. Nous comparons les simulations de la climatologie de la période 1970-2000 pour le printemps et l'été à celles de la période 2071-2100 pour la température et les précipitations. Selon le scénario RCP 8.5, le climat est plus chaud de 5°C avec baisse des précipitations pour l'ouest de la France. La réponse au scénario RCP4.5 est moins catastrophique, mais si l'on examine la différence précipitation – ET° de mai à septembre durant les 10 % d'années les plus sèches, de nombreuses régions de France pourraient connaître le même déficit que connaissait la région méditerranéenne à la fin du 20^{ème} siècle.

ABSTRACT

A dynamical downscaling of three RCP scenarios over Europe has been produced in 3 steps : (1) global climate model CNRM-CM5 at 150 km resolution, (2) global atmospheric model Arpege at 50 km resolution with sea surface temperature bias removed, (3) regional model Aladin at 12 km resolution. We compare the 1971-2000 model spring and summer climatology with the 2071-2100 one for temperature and precipitation. According to RCP8.5 scenario, the climate is 5°C warmer with a significant decrease in precipitation in western France. The RCP4.5 response is less catastrophic, but if we examine the deficit precipitation minus reference evapotranspiration for the May to September period in the 10% driest years, many regions in France could experience in the

end of the 21st century the same deficit as the Mediterranean climate part of the country experienced in the end of the 20th century.

INTRODUCTION

L'Europe occidentale a connu au cours du 20^e siècle un réchauffement d'environ 1°C dont les conséquences ne sont clairement apparues qu'en toute fin de siècle. Les principales causes de ce réchauffement sont identifiées : la modification de la composition atmosphérique par l'augmentation de concentration en gaz minoritaires dont l'effet est d'absorber le rayonnement de grande longueur d'onde émis principalement par la surface du globe et de le rediffuser dans toutes les directions. Cet effet, appelé improprement effet de serre, peut être calculé selon les lois de la physique. En combinant cet effet à toutes les lois connues qui régissent l'évolution de l'atmosphère, de l'océan, de la cryosphère, et des surfaces continentales, et en les simplifiant pour les transformer en code informatique, il est possible d'extrapoler (prévoir serait un mot trop ambitieux) ce qu'il pourrait advenir d'ici la fin du 21^e siècle suivant différents scénarios d'émission de ces gaz à effet de serre. La cause de cette augmentation étant essentiellement anthropique, et l'humanité n'obéissant pas à des lois physiques aussi strictes que l'atmosphère ou l'océan, il est indispensable d'envisager plusieurs scénarios : le plus optimiste (RCP2.6) envisage une stabilisation de la température du globe dès 2050, le plus pessimiste (RCP8.5) prolonge la forme exponentielle du réchauffement, tandis qu'un scénario médian (RCP4.5), qui n'est pas nécessairement le plus probable, prévoit un infléchissement de la tendance pendant la deuxième moitié du siècle.

En accord avec les lois de la thermodynamique et avec les résultats des modèles du GIEC, en règle générale sur la planète, le réchauffement prédit est accompagné d'une augmentation des précipitations. L'Europe, et plus particulièrement la moitié Sud, subirait, selon les modèles de climat régionaux, une diminution des précipitations, du fait de rétroactions complexes. Si on considère la répartition annuelle des précipitations, on distingue le climat tropical, qui a son maximum pendant la saison chaude, le climat méditerranéen qui a son maximum pendant la saison froide, et le climat océanique qui n'a pas de maximum bien marqué (en quantité cumulée, pas nécessairement en nombre de jours pluvieux). Partant de cette constatation, on peut dire qu'en général le changement climatique est une «tropicalisation» (ce qui pour le Groenland est un abus de langage osé), tandis que sur l'Europe occidentale il s'agit d'une «méditerranéisation».

Dans ce qui suit nous allons examiner les résultats obtenus avec une version du modèle de climat régional Aladin : réponse en fin de siècle des températures de printemps et d'été

aux trois scénarios ci-dessus, et réponse correspondante des précipitations sur l'Europe. Pour le scénario médian et pour la France, nous raffinerons l'analyse en faisant appel au concept d'évapotranspiration de référence.

MÉTHODOLOGIE

Les scénarios RCP (Representative Concentration Pathways) ont été proposés pour le 5^e rapport du GIEC. Le modèle de climat de Météo-France CNRM-CM5, constitué d'Arpege pour l'atmosphère, de Nemo pour l'océan, de Surfex pour les surfaces continentales et la neige, et de Gelato pour la banquise (Voldoire *et al.*, 2013) a été utilisé pour ce 5^e rapport dans le cadre du projet CMIP5. Comme pour tous les modèles couplés océan-atmosphère, on ne peut empêcher le système de dériver au cours de son intégration numérique jusqu'à atteindre un état d'équilibre légèrement différent de la réalité. Sur l'ensemble du globe, ce modèle est l'un des meilleurs du projet CMIP5 (Watterson *et al.*, 2014). Néanmoins un biais froid de plusieurs degrés sur l'Atlantique Nord lui confère un climat océanique sur la partie Nord du bassin méditerranéen. Pour les études de régionalisation sur l'Europe, il est nécessaire de se débarrasser de ce défaut systématique. Aussi le modèle Arpege a fait l'objet de nouvelles simulations où le couplage avec l'océan a été remplacé par le forçage par les températures de surface de la mer corrigées. Cette approche, appelée two-tier, était généralisée dans les scénarios du projet européen Prudence, usitée dans le projet européen Ensembles, et non-autorisée dans le projet international Cordex afin de ne pas favoriser les centres qui disposent d'un modèle atmosphérique global. Aussi le scénario examiné ici n'est pas celui distribué par Météo-France dans le cadre du projet Eurocordex. Avec le passage à Arpege non couplé, nous sommes passés d'une résolution de 150 km à une résolution de 50 km, ce qui permet d'améliorer le climat de référence du modèle.

A partir de ces scénarios globaux à 50 km, nous avons produit des scénarios avec le modèle Aladin (Colin *et al.*, 2010). Ce modèle n'est rien d'autre que la version à aire limitée du modèle Arpege mentionné ci-dessus : il résout les mêmes équations avec le même code informatique. La différence est que sa résolution horizontale est de 12 km et que son domaine d'intégration est l'Europe. Sur les quatre côtés de son domaine, les variables 6-horaires d'Arpege lui sont imposées. Pour s'affranchir dans une certaine mesure des incertitudes d'échantillonnage temporel, nous comparerons la période 1971-2000, qui sert de référence, à la période 100 ans plus tard 2071-2100. Pour avoir une idée du changement climatique attendu entre ces deux périodes, il faut soit faire du "pattern scaling" en multipliant la réponse au bout d'un siècle par un coefficient de réduction annuel ou décennal moyenné sur un grand domaine spatial et lissé

temporellement, soit réaliser des ensembles (au moins une dizaine) de simulations régionales à partir d'ensembles de scénarios globaux. La deuxième approche, plus satisfaisante mais plus coûteuse, fera sans doute partie du prochain projet Cordex2.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

La figure 1 montre pour le scénario intermédiaire RCP4.5 l'augmentation séculaire de température et de précipitations au printemps et en été sur l'Europe. Au printemps, le réchauffement le plus marqué a lieu sur la Baltique, à cause de la disparition de la banquise. En France, le réchauffement est de 2°C (soit le double du siècle précédent), avec 3°C sur les Alpes. Ce réchauffement est un peu plus étendu en été. Avec le scénario RCP8.5 (non montré) le réchauffement atteint +5°C sur pratiquement toute la France. Ce scénario catastrophe ne sera pas, on peut encore l'espérer, légué à nos petits enfants. Avec le scénario RCP2.6 (non montré) le réchauffement estival n'est que de 1°C.

La réponse des précipitations sur la France au printemps comme en été est quasiment nulle avec le scénario RCP4.5 (comme avec le scénario RCP2.6 non montré ici). Il faut noter que les résultats du modèle Aladin (dont la résolution horizontale est 12 km) ont été volontairement lissés horizontalement pour éviter toute interprétation abusive des petites structures et n'examiner que les grandes échelles. L'Europe centrale est plus arrosée, surtout au printemps. Dans le scénario RCP8.5 (non montré), les précipitations diminuent de 0.3 mm/j sur la moitié ouest de la France au printemps et surtout en été.

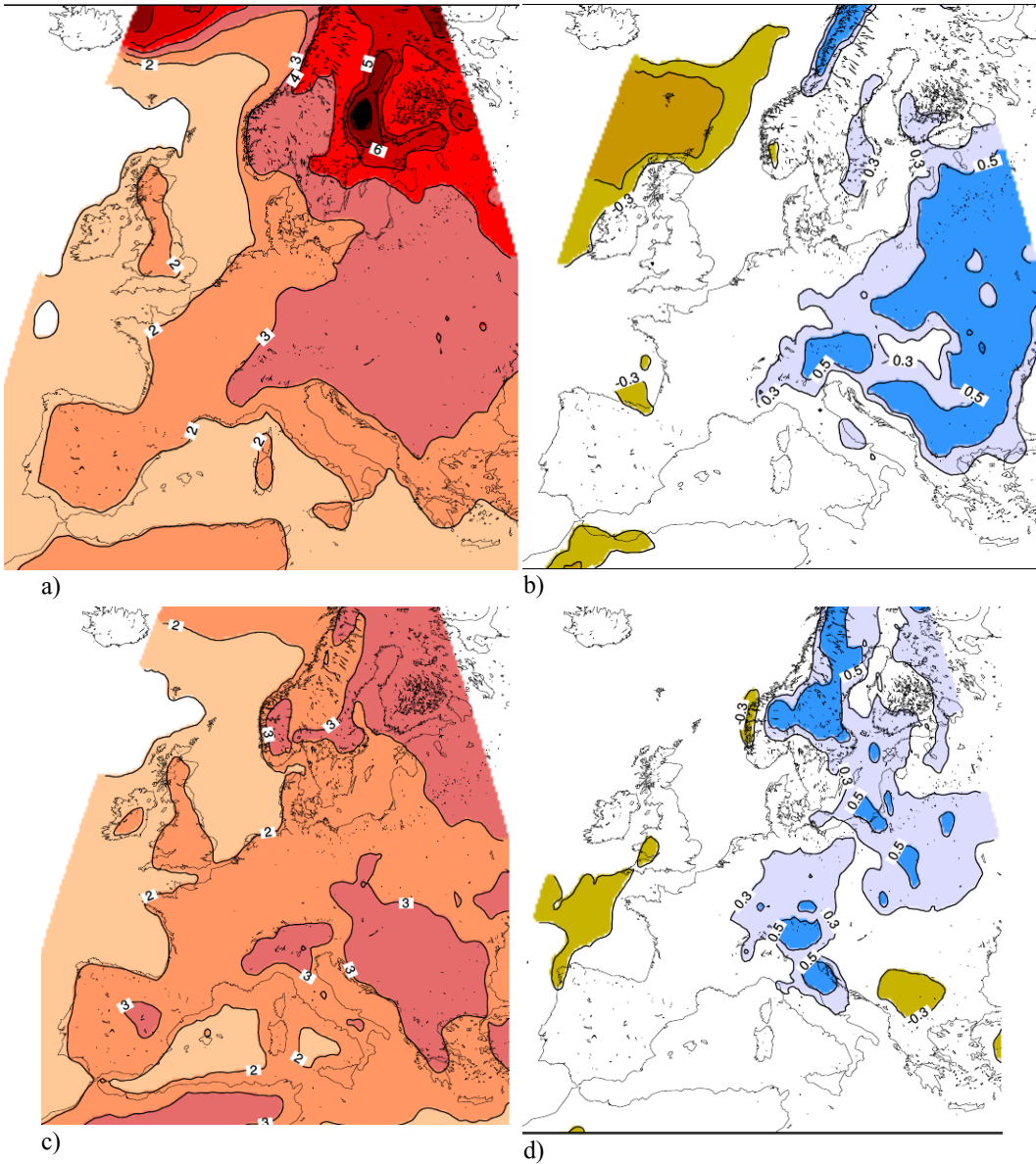


Figure 1 : réponse du modèle Aladin après 100 ans de scénario RCP4.5 : printemps (MAM) (a et b), été (JJA) (c et d), température (°C) (a et c) et précipitations (mm/j) (b et d).

Pour la végétation naturelle ou cultivée, ce n'est pas l'eau qui tombe du ciel qui compte, mais celle que les racines peuvent extraire des premiers mètres du sol. On comprend bien qu'un climat dont le réchauffement n'est pas compensé par un apport d'eau via les

précipitations ne sera pas favorable à une végétation «océanique» habituée à être servie selon ses besoins. Les modèles de climat gèrent un réservoir racinaire servant au calcul de l'évaporation. Les résultats de nos scénarios montrent une diminution de cette réserve, allant jusqu'au passage sous le point de flétrissement dans le scénario RCP8.5 en été sur le Sud Ouest de la France.

Pour la végétation cultivée, l'apport de l'irrigation rend le concept ci-dessus d'un moindre intérêt. On lui substitue le concept d'évapotranspiration potentielle (ETP) qui est l'évapotranspiration que calculerait le modèle si le sol était à la capacité au champ (équilibre entre la gravitation et la capillarité). Les modèles pourraient calculer ce diagnostic virtuel, tout comme ils savent calculer un rayonnement par ciel clair même quand il y a des nuages dans le modèle. Traditionnellement, on préfère utiliser une formule empirique en sortie de modèle, afin de mieux se comparer aux quantités obtenues à partir d'observations. La formule la plus simple ne fait intervenir que la température moyenne mensuelle, mais la formule la plus courante utilise des valeurs quotidiennes de température, vent, humidité et rayonnement solaire descendant en surface. Il existe plusieurs variantes de cette formule issue des travaux de Penman (1948).

Grâce à la contribution de l'unité Agroclim de l'INRA (F. Huard), nous disposons pour nos scénarios de cartes de différence entre précipitations et évapotranspiration de référence (ETo). Ces différences, cumulées sur la période de Mai à Septembre, permettent d'identifier les régions où seule une végétation de type méditerranéen pourrait envisager un avenir serein malgré le réchauffement attendu. La figure 2 montre le premier et le dernier décile de cette quantité. Ces deux déciles caractérisent les années particulièrement sèches et les années particulièrement humides. Si on voit assez peu de différences sur les années humides, les années sèches montrent une forte extension spatiale des régions où le déficit descend sous 500 mm.

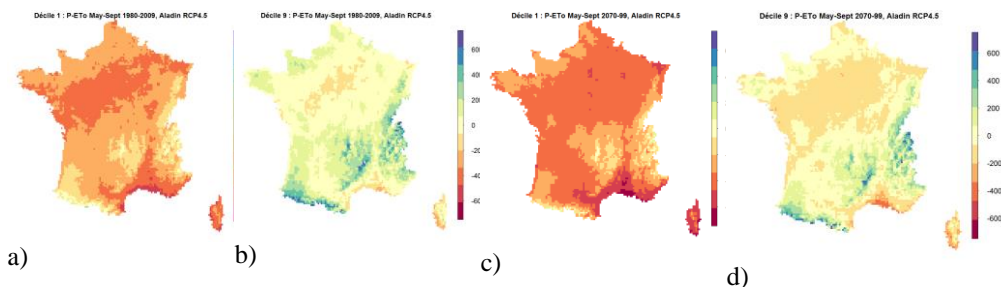


Figure 1 : écart cumulé entre précipitations et évapotranspiration de référence pour le climat de référence (a et b) et le scénario RCP4.5 (c et d) en fin de siècle. Premier (a et c) et dernier (b et d) décile de la distribution (crédit F. Huard).

BIBLIOGRAPHIE

Colin J., Déqué M., Radu R., and Somot S., 2010. Sensitivity study of heavy precipitation in Limited Area Model climate simulations: influence of the size of the domain and the use of the spectral nudging technique. *Tellus A*, 62: 591–604. doi: 10.1111/j.1600-0870.2010.00467.x

Penman H.L., 1948. Natural evaporation from open water, bare soil and grass. *Proc. Roy. Soc. London*, A193:120–146

Voldoire A., Sanchez-Gomez E., Salas y Mélia D., Decharme B., Cassou C., Sénési S., Valcke S., Beau I., Alias A., Chevallier M., Déqué M., Deshayes J., Douville H., Fernandez E., Madec G., Maisonnave E., Moine M.-P., Planton S., Saint-Martin D., Szopa S., Tyteca S., Alkama R., Belamari S., Braun A., Coquart L. and Chauvin F., 2013, The CNRM-CM5.1 global climate model : description and basic evaluation , *Clim. Dyn.*, DOI:10.1007/s00382-011-1259-y.

Watterson, Bathols J., and Heady C., 2014: What Influences the Skill of Climate Models over the Continents?. *Bull. Amer. Meteor. Soc.*, 95, 689–700.

ADAPTATION GÉNÉTIQUE ET INTENSIFICATION ÉCOLOGIQUE : LE DOUBLE DÉFI DE L'ADAPTATION DES PRAIRIES SEMÉES AU CHANGEMENT CLIMATIQUE

PLANT BREEDING AND ECOLOGICAL INTENSIFICATION: THE DOUBLE CHALLENGE FOR ADAPTING SOWN GRASSLANDS TO CLIMATE CHANGE

Jean-Louis Durand¹, Jérôme Enjalbert², Laurent Hazard³, Frédéric Huard⁴,
Isabelle Litrico¹, Catherine Picon Cochard², Marie-Pascale Prud'homme⁵,
Florence Volaire⁶.

Jean-louis.durand@lusignan.inra.fr

¹Inra, UR004 UR3F, F-86600 Lusignan, France, ²Inra, UREP, Clermont Ferrand, France, ²URGV, Inra, Université de Paris-Sud – CNRS – AgroParisTech Ferme du Moulon, F-91190 Gif-sur-Yvette, France,

³Inra, AGIR, Toulouse, France, ⁴Inra, AGROCLIM, Avignon, France,

⁵Université de Caen, EVA, Caen, France, ⁶Inra-CNRS, CEFV, Montpellier, France.

RÉSUMÉ

Le projet climagie a réuni durant quatre années une trentaine de chercheurs autour de la question de l'amélioration des prairies semées, tant pour leur composition génétique que pour leur utilisation. La base de ce travail fut l'approfondissement des connaissances sur les réactions des plantes aux fortes températures et aux sécheresses intenses qui caractériseront le climat des décennies à venir. De nouvelles lois de réponse ont été établies et la variabilité génétique de leurs paramètres a été évaluée chez différentes espèces de graminées et légumineuses. Les bases génétiques et écophysiologiques de la dynamique des mélanges ont été précisées, et tout particulièrement le rôle de la diversité intra-spécifique. Les programmes conjoints entre la recherche Inra et les acteurs de terrains ont permis de cerner les objectifs d'amélioration. Des perspectives renouvelées sur les caractères de résistance à la sécheresse d'une part et sur de nouveaux schémas de sélection dédiés à des cultures en mélanges d'autre part ont été définies.

ABSTRACT

During four years, the climagie project brought together thirty researchers on the question of improving sown grasslands in terms of genetic composition and management. Such a

work was based on increasing and sharing knowledge about the plant's responses to severe drought and heat, which will be more frequent in the near future. New response functions were established and the genetic variability of their parameters was investigated in various species of legumes and grasses. Studies brought new insights into the genetic and ecophysiological basis of the dynamics of mixtures, especially as far as intra-specific diversity was concerned. The joined actions between INRA and stakeholders helped focusing research on needs of breeding and/or genetic resources management. On the one hand, new prospects on drought resistance traits were reported, and on the other, new breeding schemes dedicated to mixtures were defined.

INTRODUCTION : CLIMAGIE, UN PROJET DE COORDINATION DES RECHERCHES À L'INRA

Les besoins en production animale vont augmenter et la satisfaction des besoins fourragers va devoir faire appel à une utilisation intensive et écologique de la prairie (Neely *et al.*, 2009). Etant donné que les prairies couvrent 70 % de la surface totale dédiée à l'agriculture dans le monde, elles constituent un élément essentiel des écosystèmes agricoles. Le statut polyvalent des prairies (production de fourrage, protection du sol, stockage de carbone, conservation de la biodiversité) est aujourd'hui bien reconnu (Hervieu, 2002). Il est donc certain que le changement climatique a dès à présent un impact sur les services des agro-écosystèmes, en affectant la composition des prairies et leur potentiel de production. Selon un des scénarios climatiques les plus modérés et prenant en compte des mesures efficaces pour réduire la production de gaz à effet de serre au cours de ce siècle, les simulations climatiques annoncent un bilan hydrique climatique estival (P-ET°) dégradé (Durand *et al.*, 2010).

En conséquence, des défaillances des prairies et des dégradations à long terme en raison de la sécheresse pourraient s'accroître d'une manière progressive (Brisque *et al.*, 2003). Tandis que des conditions hivernales plus chaudes pourraient promouvoir leur productivité (Durand *et al.*, 2010). Une récente étude de Météo France a montré des variations de bilan climatique, hydrologique et édaphique depuis 1998 en France (Vidal *et al.*, 2010). Un déplacement des frontières climatiques vers le nord est en conséquence projeté par la plupart des scénarios à l'avenir. Les conséquences de ces conditions ont été modélisées avec des modèles de simulation de la production et qualité du fourrage. Le bilan hydrique climatique sur la période d'été peut être comparé aux valeurs de seuil de mortalité au champ établies par Poirier *et al.*, (2012) chez des variétés méditerranéennes et tempérées de fétuque et dactyle. Selon ces auteurs, pour un déficit hydrique supérieur à 450 mm sur la période estivale, seules les variétés méditerranéennes pourraient survivre à

l'été. Michel Déqué présente ici une étude agro-climatique préliminaire basée sur des données des cinquante dernières années et sur les simulations du modèle Aladin (Météo France). Il montre que cette situation de déficit extrême se produirait déjà une année sur dix sur une partie non négligeable des zones de production traditionnelles des prairies semées.

Toutefois, les données expérimentales concernant les effets combinés du réchauffement et de la sécheresse ne sont pas nombreuses (De Boeck *et al.*, 2008). Davantage de données expérimentales sont nécessaires afin de modéliser et explorer les impacts négatifs des changements climatiques et des événements extrêmes sur les plantes fourragères (Soussana *et al.*, 2010). Dans les prairies temporaires, la régularisation de la production requerra une adaptation graduelle de leur composition génétique, tant dans les systèmes gérés d'une manière intensive en pur qu'avec des mélanges d'espèces et de variétés gérés d'une façon intensive et écologique. Cela demandera de nouvelles solutions génétiques et de nouveaux mélanges variétaux. Dans les prairies dégradées et les prairies temporaires, le maintien de la production fourragère et des autres usages dépendront de la disponibilité de semences adaptées. Ces objectifs se déclinent en deux étapes aux niveaux scientifique et de l'organisation de la sélection génétique :

Comment organiser la production de connaissances, de l'écologie fonctionnelle à l'écophysiologie en passant par la génétique quantitative ?

Comment utiliser ces connaissances scientifiques pour, à travers un effort renouvelé, concevoir avec les usagers finaux des innovations génétiques, de nouveaux mélanges d'espèces et d'écotypes et/ou cultivars améliorés, pour faire face au changement des conditions de l'environnement ?

ORGANISATION DES RECHERCHES ET OBJECTIFS

La recherche de règles d'assemblage pour des prairies semées adaptées au changement climatique doit intégrer des connaissances sur les réponses des espèces et variétés aux variables du changement climatique (T, CO₂ et eau), telles que ces espèces les perçoivent en situation de mélange. Or, l'étude en culture pure ne permet pas de le faire toujours dans la mesure où les compétitions pour les ressources, notamment la lumière, modifient la forme des plantes et donc leur accès aux ressources du milieu. Les caractères qui valent pour l'amélioration des plantes en pur peuvent être les mêmes qu'en conditions de mélange mais les valeurs des caractères recherchés peuvent se distinguer selon les deux situations. Comme la combinatoire entre espèces, variétés et conditions d'utilisation est très grande, il n'est pas possible de prévoir une approche purement empirique de la

question car les tests de sélection variétale sont des processus lourds. En revanche, nos capacités de prédiction des performances des mélanges pourraient grandement profiter de meilleures connaissances sur les réponses des différentes espèces fourragères composant les mélanges au milieu.



Figure 1 : dessins des espèces plus particulièrement étudiées dans le projet Climagie. Dactyle, ray-grass, fétuque, trèfles et luzerne.

Le projet climagie du métaprogramme ACCAF a tout d'abord consisté à coordonner pour mieux partager un ensemble d'expériences pour documenter une base de données de réponses des plantes aux conditions climatiques, intégrant la variabilité génétique intra-spécifique. Ensuite, le projet a visé à améliorer les modèles de production en y mettant à jour ces fonctions de réponses. Parallèlement, une exploration de la variabilité génétique de certaines espèces fourragères pour les conditions méditerranéennes et tempérées a été réalisée. Enfin, les obtenteurs et agriculteurs cherchant à sélectionner les populations les mieux adaptées ont été impliqués dans divers programmes conjoints avec l'Inra pour bénéficier au plus tôt de ces avancées tout en contribuant à une meilleure définition des objectifs de sélection.

Dans la limite d'un projet de 4 ans et pour focaliser les efforts, seules la température et l'eau ont été prises en compte. Il faut toutefois rappeler que la teneur en CO₂ atmosphérique joue un rôle considérable dans le fonctionnement des peuplements à la fois sur la consommation d'eau et sur l'assimilation photosynthétique. Ces rôles favorisent tous la productivité primaire et *a priori* réduiront les effets négatifs des faibles disponibilités en eau.

Les espèces cibles (figure 1) ont été déterminées pour prendre en compte (i) une diversité fonctionnelle appropriée à l'adaptation des prairies semées, (ii) la diversité génétique disponible pour l'agriculture, (iii) et la capacité de recherche rassemblée par le projet. La fétuque élevée, le ray-grass anglais, le dactyle, la luzerne et le trèfle blanc ont donc été étudiés par la plupart de nos équipes ; le sainfoin, le trèfle violet, le lotier et le pâturin des prés étant également abordés dans certaines expériences. Nous avons cherché à tirer parti de la diversité d'approches déployées de façon conjointe sur les mêmes objets et à les intégrer à divers niveaux d'organisation du vivant, du gène à la communauté végétale (figure 2). L'écophysiologie, l'écologie fonctionnelle, la génétique quantitative et la dynamique des populations ont ainsi apporté leurs propres grilles d'analyse et permis un approfondissement de la connaissance sur les objets et les processus. Grâce à la notion de groupe fonctionnel, l'écologie permet de déterminer efficacement les comportements régulièrement associés à certaines situations dans les prairies naturelles composées d'un grand nombre d'espèces. Elle est susceptible de proposer les traits associés en tant que critères de sélection pour des variétés adaptées à des mélanges. Selon cette vision, la notion de groupes fonctionnels pourrait ainsi être un élément de définition des types-voire des idéotypes recherchés en amélioration des plantes. L'écophysiologie apporte des modèles de réponse mécanistes pour quelques espèces représentatives qui sont susceptibles de simuler la réponse de la production fourragère sous une large gamme de conditions et d'usages, et permet d'extrapoler aux situations climatiques à venir. Chaque approche est validée dans des contextes distincts pour des communautés végétales dont le nombre de constituants est très différent. Si l'on considère la question de déterminer quelle approche est la mieux placée pour prédire l'évolution des équilibres entre les espèces dans un contexte pédoclimatique et agricole donné, l'approche écologique, essentiellement empirique, donne toute son efficacité en situation d'un grand nombre d'espèces (certaines prairies naturelles par exemple), devenant moins pertinente pour les mélanges semés à quatre ou cinq espèces, justement ceux-là mêmes qui sont proposés pour résister aux aléas climatiques sur des périodes de 3 à 6 ans. Symétriquement, très efficace pour des peuplements formés d'une ou deux espèces en mélange, l'écophysiologie est encore difficilement en mesure à ce jour de simuler la dynamique

opérant dans l'évolution de prairies à quatre espèces ou davantage. Enfin, intégrer l'amélioration des plantes, c'est-à-dire la sélection orientée à ces espèces en vue de constituer des mélanges, reste un défi et demandera une avancée importante en théorie de la sélection.

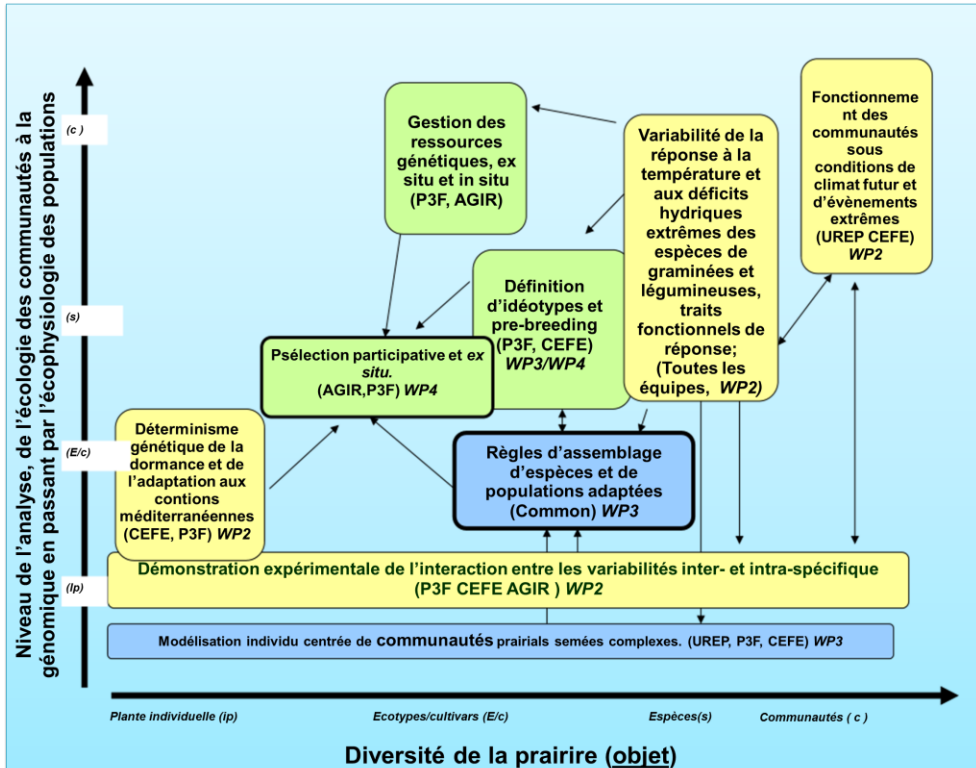


Figure 2 : tâches, objectifs et unités de recherche impliquées, correspondant aux ordres d'organisation de la structure spatiale et génétique et aux disciplines mises en œuvre conjointement coordonnées dans le projet Climagie. CEFE: Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, AGIR: AGroécologie Innovation et territoires, P3F: Unité de Recherche Pluridisciplinaire Prairies et Plantes Fourragères, UREP: Unité de Recherches sur l'Ecosystème Prairial, EVA: Ecophysiologie Végétale Agronomie.

RÉSULTATS PRÉSENTÉS DANS LE COLLOQUE DE RESTITUTION DU PROJET CLIMAGIE

Les résultats des travaux conduits dans le projet Climagie se détaillent dans la suite de ce recueil en cinq grands chapitres.

Le premier rend compte des avancées sur la connaissance des actions de la température et de la sécheresse sur les plantes fourragères. Nous en avons maintenant une vision complète, pour un large spectre d'espèces et de variétés et populations. Ces résultats originaux sont précisés dans les interventions d'Abraham Escobar et Serge Zaka pour ce qui est de la température ; de Philippe Barre, Marc Ghesquière, Marie-Pascale Prudhomme et Thibault Remacle pour ce qui concerne le déficit hydrique. Il ressort de ces études qu'en effet les variétés adaptées aux conditions méditerranéennes présentent bien des différences de comportement vis-à-vis de ces variables du changement climatique mais associées de façon complexe. L'enracinement, la phénologie (date de floraison au printemps et remontaison) et la dormance estivale jouent des rôles de premier plan dans la diversité génétique, tandis qu'il ne semble pas apparaître de variabilité intra-spécifique importante concernant la réponse des fonctions végétatives à la température.

Le deuxième ensemble de communications présente les résultats récents obtenus pour mieux cerner la façon dont la diversité génétique sécurise et stabilise d'une repousse à l'autre la productivité et la qualité fourragère des prairies semées notamment en interspécifique comme pour le travail de Catherine Picon-Cochard. Les résultats originaux d'Isabelle Litrico, Vincent Béguier, François Gastal et leurs collaborateurs, obtenus à partir de différentes approches expérimentales et théoriques, mettent en évidence que l'accroissement du nombre de variétés pour chaque espèce améliore la stabilité de la composition spécifique du peuplement au cours de son exploitation, notamment en cas de contrainte hydrique forte. Sous d'autres conditions, les résultats de Karim Barkaoui et al. montrent que la diversité interspécifique fonctionnelle (ici racinaire) au sein des mélanges n'a pas eu en elle-même d'effet significatif sur l'amélioration de la résilience au stress hydrique.

Le troisième chapitre rend compte des progrès en modélisation individu-centrée. Vincent Migault présente le résultat de son travail de thèse qui a consisté à construire un module de simulation de la croissance et du fonctionnement d'un système racinaire sur le ray-grass anglais. Parallèlement, le travail de Christophe Lecarpentier a permis de progresser sur la simulation mathématique de la diversité variétale chez le blé, qui offre un cas limite entre les cultures monogénétiques et les cultures fourragères, dans la famille des graminées. Gaëtan Louarn présente l'état d'avancement du projet *Virtual grassland*, modèle de prairie semée qui simule maintenant le partage des ressources en lumière, eau et azote entre une graminée et une légumineuse. Un des premiers résultats marquants de ce travail étant la mise en évidence théorique de l'instabilité dans le temps des performances (quantitative et qualitative) des mélanges binaires graminées/légumineuses. Enfin les premiers résultats de la simulation de la transmission

des caractères d'une population à la génération suivante sous l'influence de la compétition pour la lumière seront illustrés par Didier Combes sur un peuplement de ray-grass anglais.

Un quatrième chapitre est consacré à des expériences françaises, canadiennes et suisses pour répondre au changement climatique, présentées par Gilles Bélanger, Eric Mosimann, Sandra Novak et leurs collaborateurs.

Enfin, les progrès enregistrés récemment dans la gestion des ressources et la sélection des fourragères forment le cœur de la cinquième et dernière série d'interventions, de Jean-Paul Sampoux, Pascale Pelletier, Arnaud Gauffreteau et Laurent Hazard.

CONCLUSION

Deux défis se présentent simultanément aux éleveurs et donc aux obtenteurs qui travaillent à leur fournir les solutions attendues. Premièrement, le changement climatique modifie les frontières entre les grandes régions de culture des différentes espèces et variétés. Des opportunités d'adaptation variétales et des changements de zones de culture se présentent à l'échéance de 20 ou 30 ans. Deuxièmement, la nécessaire modération de l'usage d'engrais azotés pour limiter la consommation d'énergie et pour mieux gérer les cycles biogéochimiques, associée à la nécessité de maîtriser les adventices avec moins d'herbicides, rend incontournable l'usage de prairies associant plusieurs espèces utiles. Ces prairies, quel que soit le domaine géographique, devront mieux résister aux aléas climatiques et notamment ceux liés à la sécheresse d'été. Ces deux objectifs d'adaptation devront être atteints sans aggraver la production de gaz à effet de serre, c'est-à-dire notamment avec une conduite appropriée. La recherche agronomique s'est ainsi mobilisée au cours des 4 dernières années dans cette direction. Les acquis pratiques débouchent maintenant sur la possibilité de mieux prévoir l'évolution de la prairie en fonction de sa composition génétique, sous l'influence de climats variés. Se fait jour dans le même temps la nécessité d'élaborer rapidement les nouveaux schémas de sélection appropriés à l'enjeu.

BIBLIOGRAPHIE

- De Boeck H.J., Lemmens C., Zavalloni C., Gielen B., Malchair S., Carnol M., Merckx R., Van den Berge J., Ceulemans R. and Nijs I. (2008) Biomass production in experimental grasslands of different species richness during three years of climate warming. *Biogeosciences*, 5, 585-594.
- Briske, Fuhlendorf S.D., Smeins F.E., (2003) Vegetation dynamics on rangelands: a critique of the current paradigms, *J. Appl. Ecol.*, 40 601-614. ;
- Durand J.L., Bernard F., Lardy R., Grault A.I., 2010. in Brisson N. et Levrault F. (ed). *Changement climatique, agriculture et forêts en France : simulations d'impacts sur les principales espèces*. 181-190.
- Hervieu B., 2002. Multifunctionality: a conceptual framework for a new organization of research and development on grasslands and livestock systems. In Durand J.L., Emile J.C., Huyghe C. and Lemaire G. (eds), *Multifunction grasslands. Grassland forage in Europe 7*: 1-2.
- Neely C., Bunning S., Wilkes A., 2009. FAO... <ftp://ftp.fao.org/docrep/fao/012/i1135e/i1135e00.pdf>
- Poirier M., Durand J.L., Volaire F., 2012. Persistence and production of perennial grasses under water deficits and extreme temperatures: importance of intraspecific vs. interspecific variability. *Global Change Biology* 18, 3632–3646.
- Soussana J.F., Tallec T., & Blanfort V., 2010. Mitigating the greenhouse gas balance of ruminant production systems through carbon sequestration in grasslands. *animal*, 4(03), 334-350.
- Vidal J.P., Martin E., Franchistéguy L., Baillonn M., Soubeyroux J.M., 2010. A 50-year high resolution atmospheric reanalysis over France with the Safran system. *Int. J. Climatol.* 30:1627-1644.

QUELLE EST LA VARIABILITÉ INTRA
ET INTER-SPÉCIFIQUE DES CARACTÈRES
D'ADAPTATION AUX VARIABLES
DU CHANGEMENT CLIMATIQUE ?

TEMPÉRATURES EXTRÊMES ET VARIABILITÉ DE LA GERMINATION

EXTREME TEMPERATURE AND VARIABILITY IN GERMINATION

Lina Qadir Ahmed, Jean-Louis Durand, Abraham Escobar-Gutiérrez

abraham.escobar@lusignan.inra.fr

Inra, UR004 URP3F, F-86600 Lusignan, France

RÉSUMÉ

Dans le contexte du changement climatique, les prairies sont considérées, comme la forêt, comme un important puits pour capturer et stocker du CO₂ atmosphérique. En outre, la valeur d'usage agricole et les services écosystémiques des prairies dépendent de leur composition floristique et de la structure de leur canopée. La germination des graines est une étape clé pour l'établissement des plantes qui a un impact sur la structure génétique et physique du peuplement. La température joue un rôle majeur dans le contrôle des réactions chimiques et enzymatiques ainsi que sur le fonctionnement de la graine et de la plante entière. L'objectif de ce travail était d'étudier la variabilité de la germination en réponse à la température chez des variétés et populations sauvages françaises de trois espèces de graminées prairiales. Huit populations de *Lolium perenne* L., quatre de *Festuca arundinacea* Schreb., et quatre de *Dactylis glomerata* L., ont été évaluées. Quatre lots de 100 graines par population ont été mis à germer à l'obscurité. Les graines ont été placées sous huit températures constantes entre 5 et 40°C avec des écarts tous les 5°C. Aucune germination n'a été observée pour aucune des 16 populations à 40°C. Des températures optimales pour la germination ont été estimées entre 7,9 et 25,9°C. Les résultats montrent, qu'au sein des populations françaises de chacune des trois espèces, il existe une variabilité en réponse à la température de germination.

ABSTRACT

In the context of climate change, grasslands are considered, similar to forest, as an important sink to capture and store atmospheric CO₂. The agricultural use-value of grasslands depends on their floristic composition and the structure of their canopy. Seed germination is a phase of plant establishment that has an impact on the genetic and physical structure of the sward. Temperature plays a major role in controlling chemical and enzymatic reactions as well as whole seed, seedling and plant functioning. The

objective of this work was to analyse germination variability in response to temperature in French varieties and wild populations of three grass pasture species. Eight populations of *Lolium perenne* L., four populations of *Festuca arundinacea* Schreb, and four populations of *Dactylis glomerata* L., were evaluated. Four replicates of one-hundred seeds per population were germinated in the dark at constant temperatures between 5 and 40°C with 5°C increments. Germination was not observed for any populations at 40°C. However, significant ($P < 0.01$) differences were found in the germination responses were different ($P < 0.01$). Optimal temperature was estimated between 7.9 and 25.9°C. The results show that the seeds lots in France have a strong genetic variability in extreme temperature at 5 to 35°C.

INTRODUCTION

La prairie est l'un des types de végétation les plus répandus dans le monde entier et le plus grand écosystème dans le monde avec une superficie estimée à 40,5% de la surface des terres émergées. Dans les régions tempérées, les prairies sont des communautés végétales multi-spécifiques dominées par des espèces de graminées (Green, 1990).

Depuis les cent dernières années, les pratiques agricoles ont changé de façon spectaculaire et une grande surface de prairies permanentes a été labourée. Par exemple, la surface dédiée aux prairies en Europe a diminué au cours des 30 dernières années en faveur de la production de cultures annuelles (Huyghe *et al.*, 2014). Les prairies permanentes et temporaires en 2007 occupaient respectivement environ 33 % et 6 %, de la surface agricole utile (SAU) européenne. En outre, les prairies sont gérées de façon plus intensive, ce qui conduit à une diminution de la diversité des espèces (Green, 1990). La valeur d'usage des prairies dépend de la structure physique et de la structure génétique du couvert. Or, la structure génétique du couvert évolue au fil des saisons en raison de la mortalité de certains individus et du recrutement de nouveaux, par sur-semis naturel ou manuel. Face au changement climatique, il existe des incertitudes quant à la variabilité génétique des espèces prairiales en réponse aux températures extrêmes attendues. En effet, le Panel International sur le Changement Climatique (IPCC) prévoit une augmentation moyenne mondiale de la température extrême de 3,7° à 4,8°C au cours des 100 prochaines années (IPCC, 2014). Ainsi, il est important d'adapter des systèmes de production de prairie à ces nouvelles conditions environnementales. L'amélioration de ces systèmes pourrait impliquer l'utilisation de communautés multi-spécifiques ainsi que des populations multi-génotypiques. La sélection de nouvelles variétés pourrait contribuer à sécuriser la production alimentaire dans le nouveau contexte climatique. La base pour l'amélioration est la variabilité génétique de chaque espèce. Ainsi, l'objectif de ce travail

était d'étudier la variabilité de la germination en réponse à la température chez des variétés et populations sauvages françaises de trois espèces de graminées prairiales.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Matériel végétal

Nous avons évalué 16 populations de trois espèces de graminées prairiales : (i) six populations sauvages de *L. perenne* collectées en France dans différentes conditions pédoclimatiques et deux populations issues de sélection divergente sur la longueur des feuilles à l'INRA de Lusignan (figure 1) ; (ii) deux populations sauvages collectées en France et deux variétés de *F. arundinacea* ; et (iii) trois populations sauvages collectées en France et une variété de *D. glomerata*. Les graines, obtenues du Centre de Ressources Génétiques des Espèces Fourragères (URP3F, Inra de Lusignan), étaient stockées à l'obscurité, à 5°C et 30 % d'humidité relative.

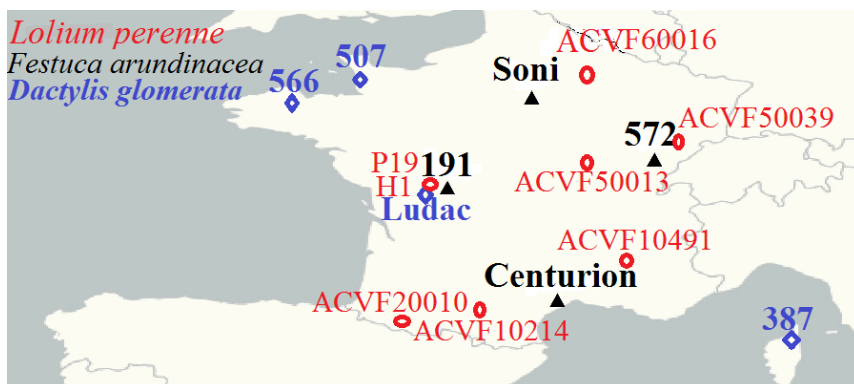


Figure 1 : sites de collecte et des origines des 16 populations de *L. perenne* (○), *F. arundinacea* (▲) et *D. glomerata* (◇) évaluées pour leur réponse germinative à la température.

Test de germination

L'éventuelle dormance résiduelle des graines a été levée par stratification humide à 5°C pendant sept jours. Pour le test de germination, quatre lots de 100 graines par population ont été placés sur deux couches de papier Whatman humectées avec 5 ml d'eau dé-ionisée dans des boîtes de Petri. Les boîtes de Petri ont été placées dans des chambres de culture maintenues 24h/24h à 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35 ou 40°C. Les graines étaient considérées comme germées lorsque la radicule ou le coléoptile était émergée d'au moins 2 mm. La fréquence des comptages de germination ainsi que la durée du suivi des lots dépendaient de la température du traitement.

Modélisation de la vitesse de germination

Les valeurs des pourcentages cumulés de germination au cours du temps ont été ajustées pour chaque répétition en utilisant une hyperbole non équilatère. Ce modèle non linéaire a semblé convenir du fait d'une part de sa flexibilité et d'autre part de la possibilité d'attribuer une signification éco-physiologique à certains de ses paramètres (Escobar-Gutiérrez *et al.*, 2009). Le modèle s'écrit :

$$Y = \left(\frac{1}{2 \cdot \theta} \right) \cdot \left((\alpha \cdot (t - tc) + Y_{\max}) - \sqrt{(\alpha \cdot (t - tc) + Y_{\max})^2 - 4 \cdot \theta \cdot \alpha \cdot (t - tc) \cdot Y_{\max}} \right)$$

où Y est le pourcentage cumulé de germination ; θ est un paramètre de courbure (sans unité) ; α est la vitesse de germination maximale (individus par unité de temps) ; t est le temps (heure) ; tc est le temps apparent de début de la germination (heure) ; Y_{\max} est le pourcentage maximum de germination.

Les paramètres ont été optimisés en utilisant la méthode Newton-Raphson. Les valeurs initiales des paramètres ont été approchées par celles des points expérimentaux auxquels les courbes devaient être ajustées. D'excellents ajustements ont été obtenus avec cette fonction mathématique.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Les résultats les plus marquants de ce travail indiquent que, indépendamment du pourcentage maximal de germination observé pour chaque population, les courbes de réponse à la température, de 5 à 35°C, sont différentes et reflètent la variabilité génétique existante au sein des espèces de graminées étudiées. La germination a été nulle pour toutes les populations à une température de 40°C. En général, la température optimale de germination des trois espèces est estimée entre 7,9 et 25,9°C.

La germination des deux populations sauvages ACVF10214 et ACVF10491 ainsi que celle des deux populations des sélections P19 et H1 de *L. perenne* sont peu affectées par les températures extrêmes 5 et 35°C (figure 2). En revanche, les trois populations ACVF20010, ACVF50013 et ACVF50039 ont mieux germé aux températures basses (5 - 15°C). Par ailleurs, les réponses des populations ACVF20010 et ACVF50013 ne sont pas différentes ($P < 0.01$). La germination de la population ACVF60016 était faible à basse et forte températures (5 et 35°C). La courbe représentative de cette population, en fonction de la température, a une allure en cloche dissymétrique.

Les courbes de réponse à la température des quatre populations de *F. arundinacea* sont différentes ($P < 0.01$). En effet, la population 191 et la variété Centurion ont été peu

affectées par la température. Seule la germination à 35°C était légèrement inférieure. En revanche, la germination de la population 572 a été affectée aux températures extrêmes 5 et 35°C. Cette population montre une température optimale pour une germination maximale autour de 18°C. A l'opposé, la variété Soni a été affectée par les faibles températures et son optimum est autour de 26°C.

Différentes courbes de réponse à la température ont aussi été observées chez *D. glomerata*. En effet, la variété Ludac et la population 387 ont des courbes qui révèlent une sensibilité aux températures de germination fortes. Les résultats obtenus avec la population 507 ont une forte variabilité et suggèrent une légère sensibilité de la germination à faibles et fortes températures. Par contre, la population 566 a été très fortement affectée par les températures extrêmes de 5, 10 et 35°C.

Nous pouvons déjà anticiper qu'au sein du pool génétique français de ces trois espèces, *L. perenne*, *F. arundinacea* et *D. glomerata*, il existe une forte variabilité génétique de la réponse germinative à la température. L'étude de l'héritabilité de ces réponses ouvrirait la voie à la création variétale de populations adaptées aux scénarios de climats futurs.

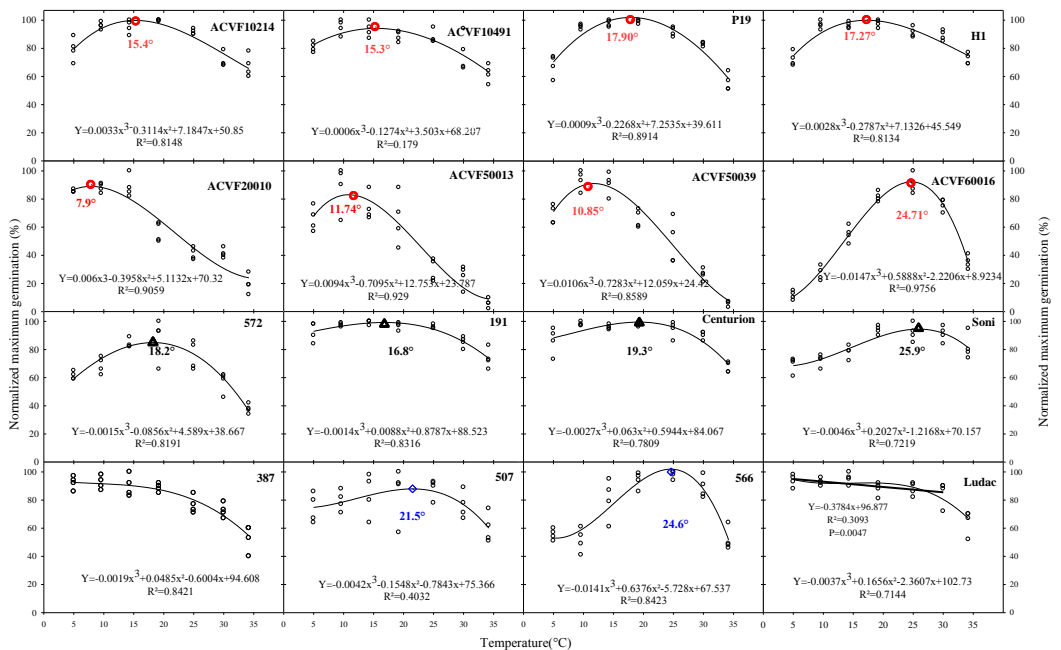


Figure 2 : réponse germinative à la température de 16 populations de *L. perenne* (●), *F. arundinacea* (△) et *D. glomerata* (◇).

BIBLIOGRAPHIE

Escobar-Gutiérrez A.J., Combes D., Rakocevic M., De Berranger C., Eprinchard-Ciesla A., Sinoquet H., Varlet-Grancher C. 2009. Functional relationships to estimate morph-genetically active radiation (MAR) from PAR and solar broadband irradiance measurements: the case of a sorghum crop. *Agricultural and Forest Meteorology*. 149: 1244-1253.

Green BH. 1990. Agricultural intensification and the loss of habitat, species and amenity in British grasslands: a review of historical change and assessment of future prospects. *Grass and Forage Science*. 45: 365-372.

Huyghe C., DeVlieghe A., Golinski P. 2014. European grasslands overview temperate region. EGF at 50: The future of European grasslands. Proceedings of the 25th General Meeting of the European Grassland Federation, Aberystwyth, Wales, 7-11 September 2014: 29-40.

IPCC. 2014. International panel on climatic changes. Fifth assessment report (AR5). IPCC. Recorded Press Conference (Working Group III Report, Berlin).

LES TEMPÉRATURES CARDINALES DES GRANDES FONCTIONS DE PRODUCTION CHEZ DEUX PLANTES FOURRAGÈRES PÉRENNES

CARDINAL TEMPERATURES OF MAJOR PRODUCTION FUNCTIONS IN TWO PERENNIAL FORAGE PLANTS

Serge Zaka¹, Lina Qadir Ahmed¹, Abraham Escobar-Gutiérrez¹,
Jean-Louis Durand¹, Gaëtan Louarn¹

serge.zaka@lusignan.inra.fr

¹Inra, UR004 URP3F, F-86600 Lusignan, France

RÉSUMÉ

La température est l'un des facteurs les plus affectés par le changement climatique. C'est également un facteur de croissance central dans le fonctionnement des végétaux. Du fait d'une large répartition géographique et d'hybridations entre sous-espèces, les espèces herbacées sont adaptées à de nombreux climats. Des différences entre génotypes d'origines climatiques contrastées ont été observées en champs. Celles-ci s'expliquent-elles par des différences de réponse à la température ? Pour cela, nous avons mené 8 expérimentations en conditions contrôlées de 5 à 40°C et condition ferti-hydrique non-limitante. Nous avons caractérisé les courbes de réponse à la température de deux espèces fourragères *a priori* adaptées au changement climatique (luzerne et fétuque élevée) pour différents processus physiologiques (croissance, développement, photosynthèse, respiration, fixation de l'azote atmosphérique...). Les différences saisonnières de production de matière sèche entre génotypes observées en champs ne s'expliquent pas par des différences de réponses à la température. D'autres hypothèses sont à explorer comme la réponse à la photopériode ou l'évolution de la réponse à la température due à l'induction florale.

INTRODUCTION

La température est l'un des facteurs les plus affectés par le changement climatique. Le G.I.E.C. prévoit une augmentation globale de la température moyenne allant de +1.8°C (1.1 - 2.9°C) jusqu'à +4.0°C (2.4 - 6.4°C) (I.P.C.C., 2013). La température est un facteur de croissance central dans le fonctionnement des végétaux. Tout au long du cycle végétal, elle agit sur l'ensemble de la plante à tous les niveaux d'organisation (des aspects

biochimiques de l'assimilation ou du catabolisme au fonctionnement des méristèmes pour la croissance et le développement). Les espèces herbacées pérennes subissent une large gamme de températures tout au long du cycle de croissance. Du fait d'une large répartition géographique et d'hybridations entre sous-espèces, ces espèces sont également adaptées à de nombreux climats. L'effet non-linéaire pris sur une large gamme (0-40°C), l'importance de la prise en compte des possibilités d'acclimatation de certains processus et la diversité génétique de la réponse à la température ne sont pas toujours bien pris en compte dans la modélisation. L'augmentation progressive de l'occurrence des températures caniculaires nous amène donc à devoir préciser la façon de considérer la température. Parent et Tardieu (2012) suggèrent de représenter l'effet de la température sur les processus élémentaires de croissance et de développement en utilisant une fonction unique pour tous ces processus et pour toutes les variétés annuelles étudiées. Ces travaux portent sur des espèces ayant subi une forte pression sélective au cours des dernières décennies. Ces résultats sont-ils extrapolables aux espèces prairiales pérennes, ayant une aire de répartition géographique souvent plus vaste et ayant subi une pression sélective moins importante ? A l'inverse, des travaux sur la photosynthèse et la respiration à des échelles fines (feuille), suggèrent de fortes capacités d'acclimatation des espèces en C3 et des réponses à la température variables pour un même génotype selon les températures de croissance (Yamori *et al.*, 2014). Comment cette acclimatation se caractérise-t-elle ? Sur les espèces pérennes, des différences de croissance entre variétés d'origines méditerranéennes et tempérées/continentales sont généralement observées au champ (Norton *et al.*, 2006). Ces différences sont-elles dues à des différences de réponse à la température entre variétés ?

(Q1) Y-a-t-il des différences de réponse à la température entre les principaux processus physiologiques chez les espèces pérennes fourragères ? Entre lesquels ? (Q2) Y-a-t-il des différences de réponse à la température entre génotypes d'origines contrastées (e.g. tempérés versus méditerranéens) ? (Q3) Ces réponses à la température peuvent-elles être « phénotypées » sur des phases précoces de développement (par exemple la germination) ?

MÉTHODOLOGIE

Principe

Caractériser les courbes de réponse à la température de deux espèces fourragères *a priori* adaptées au changement climatique (luzerne et fétuque élevée) sur une large gamme de température (5-40°C) pour différents processus physiologiques (croissance,

développement, photosynthèse, respiration, fixation...). Pour chaque espèce, une gamme de 7 à 9 génotypes/cultivars a été sélectionnée selon un gradient nord-sud d'origine géographique. Le déficit de pression de vapeur de l'air (VPD) a été maintenu < 1,5 kPa pour limiter les effets indirects de la température induits par la demande évapo-transpiratoire. Chaque niveau de température est indépendant. Pour garantir un même état initial d'un niveau de température à l'autre, une période d'homogénéisation du matériel végétal a été nécessaire. Après 3 semaines en conditions optimales (25°C, 70% d'humidité, ferti-irrigation complète/non limitante, pot de sable cylindrique 35 cm de hauteur et 8 de diamètre), nous avons procédé à une sélection des plantes de façon à obtenir un pool homogène de plantes (4,5-5,5 feuilles pour les populations de luzerne et 3-4 feuilles pour les populations de fétuque). Les boutures ont été taillées avant chaque début de mesures. Ce pool a ensuite été transféré à la température étudiée. Dès lors, des mesures régulières ont été effectuées jusqu'à ce que les plantes atteignent un stade défini (10-11 feuilles pour les populations de luzerne et 6 feuilles pour celles de fétuque).

Croissance et développement

Des mesures de croissance au réglet et des dénombrements de phytomères ont été réalisées tous les jours (proches de l'optimum) et tous les 3-5 jours (extrêmes). Les vitesses maximales sont données par la dérivée au point d'inflexion de la sigmoïde ajustée (croissance) et le coefficient directeur de la droite ajustée (développement). Des analyses d'image ont été effectuées pour mesurer les surfaces foliaires finales. Les pesées de matière sèche ont été effectuées après 48h en étuve sèche (70°C). La concentration en azote foliaire des feuilles a été mesurée à l'aide d'un analyseur élémentaire (Modèle EA 1108, Carlo-Erba Instrument, Milan, Italie). Les mesures de croissance des coléoptiles/hypocotyles/radicules et de germination ont été effectuées dans la thèse de Lina Ahmed (2011-15).

Échanges gazeux foliaires

Des mesures d'échanges gazeux ont été réalisées sur un sous échantillon de génotypes des deux espèces (LI-6400, Li-Cor, Lincoln, NE, USA). L'ensemble des mesures a été effectué sur le même étage foliaire (feuille mature la plus récente sur la tige principale ayant entièrement poussé à la température de consigne). À chaque niveau de température, la photosynthèse à 25°C (condition standard) et à la température de croissance est enregistrée à 400ppm de CO₂. En plus des échanges gazeux en conditions standard, l'effet de la température de croissance sur la réponse à la température de la photosynthèse (acclimatation) a été caractérisé sur deux génotypes de luzerne (G3 tempéré et 7_7

méditerranéen) pour 6 niveaux de température de croissance (5, 10, 20, 25, 30 et 35°C). Pour ce faire, des réponses de la photosynthèse (A) à la pression partielle de CO₂ intercellulaire (C_i) ont été établies pour chaque température de croissance à 4 températures foliaires (10, 25, 35 et 42°C). La pression partielle de CO₂ intercellulaire a varié de 50 à 1500 ppm. L'intensité lumineuse est fixée à 1500 μmol photon m⁻² s⁻¹. Les courbes obtenues ont aussi permis une caractérisation des paramètres photosynthétiques du modèle de Farquhar (Farquhar, 1980 ; Sharkey *et al.*, 2007) caractérisant la limitation de la photosynthèse soit par l'activité carboxylase de la rubisco (V_{cmax}), soit par le flux d'énergie et la régénération du ribulose-1,6-biphosphate (RuBP) dans le cycle de Calvin (J_{max}). Pour finir, à chaque niveau de température, la respiration à l'obscurité est mesurée à la température de consigne et 400 ppm de CO₂. Les plantes sont préalablement placées 4h à l'obscurité. Le VPD reste < 1,5 kPa pour l'ensemble de ces mesures.

Ajustement et normalisation

Nous avons normalisé l'ensemble des courbes par la valeur de l'ajustement à 20°C pour croissance/développement (Parent et Tardieu, 2012). Ainsi, l'ensemble des courbes passent par 1 à 20°C, ce qui nous permet de comparer plusieurs processus en nous affranchissant des unités. Après une comparaison statistique de plus de 30 courbes de réponses de nature mathématique variée (exponentielle, sinusoïdale, polynomiale, linéaire, bêta dérivée), les fonctions bêtas modifiées, largement utilisées dans la littérature (Yan & Hunt, 1999), sont les plus appropriées pour rendre compte de la réponse à la température. Elles intègrent peu de paramètres, elles sont relativement aisées à expliquer biologiquement, les approximations sont bonnes aux températures cardinales et sont très flexibles.

Résultats et discussion

Une comparaison de la réponse à la température de chaque processus non normalisé a été effectuée. Il existe des différences entre génotypes mais qui ne sont pas corrélées à l'origine climatique. Pour un processus donné, aucune différence statistique entre les courbes normalisées n'a été observée entre les différents génotypes, quelle que soit l'origine climatique (figure 1).

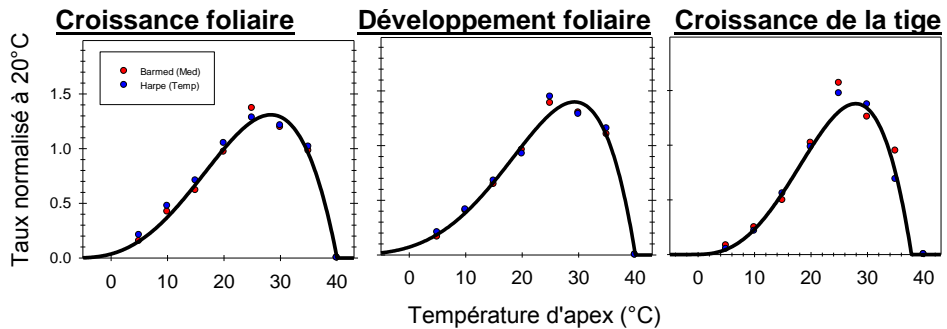


Figure 1 : courbes normalisées pour trois processus (croissance foliaire, de la tige et développement foliaire) chez deux populations de luzerne d'origines climatiques contrastées (Barmed, méditerranéenne et Harpe, tempérée).

Une comparaison de processus impliquant des organes / processus différents en phase hétérotrophe (tige, entre-nœud, croissance et développement foliaire) et autotrophe (radicule, coléoptile/hypocotyle) a été effectuée pour les populations de luzerne et de fétuque d'origines méditerranéennes et tempérées. Il existe des différences significatives de réponse à la température entre processus (figure 2), notamment une dualité entre la croissance des tiges/entre-nœuds ($T_{\min} \approx 5^{\circ}\text{C}$ et $T_{\max} \approx 38^{\circ}\text{C}$) et celle des feuilles/coléoptiles/radicules ($T_{\min} < 0^{\circ}\text{C}$ et $T_{\max} \approx 40^{\circ}\text{C}$).

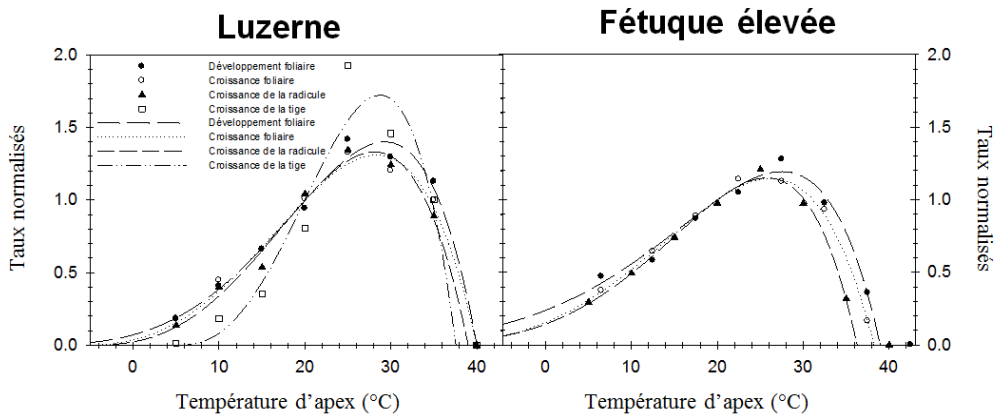


Figure 2 : comparaison des réponses à la température par processus pour la luzerne et la fétuque élevée.

La réponse de la photosynthèse à la température se distingue des processus de croissance et de développement d'une part par la forme de la courbe (plus lisse) et d'autre part par la capacité d'acclimatation à la température de croissance (figure 3). On observe en effet

une maximisation de la photosynthèse à la température de croissance par une évolution de la température optimale de la photosynthèse (figure 4). Les modifications de la courbe de réponse à la température s'expliquent par des changements d'allocation de l'azote entre les voies V_{cmax} et J_{max} mais aussi par des changements de réponse à la température entre les deux voies. L'assimilation des plants d'origine méditerranéenne a tendance à chuter aux hautes températures foliaires. Cela s'explique par une différence notable de la réponse à la température de la RUBISCO à ces températures (désactivation précoce de l'activité de la RUBISCO pour les méditerranéennes dès 35°C). La composition (concentration azotée), la structure (surface spécifique des feuille m^2/kg), la taille finale foliaire (figure 5) et la morphologie générale des plants (ratio shoot/root, ramifications etc.) sont également affectées par la température de croissance. Des dégâts sur la machinerie photosynthétique ont été observés aux extrêmes de température. A 5°C, une photo-inhibition chez l'ensemble des génotypes explique la chute de l'assimilation (figure 3). A 35°C, nous avons observé un effet « bleaching » (blanchissement des feuilles) irréversible pour l'ensemble des feuilles de fétuque et pour quelques génotypes méditerranéens de luzerne (figure 5).

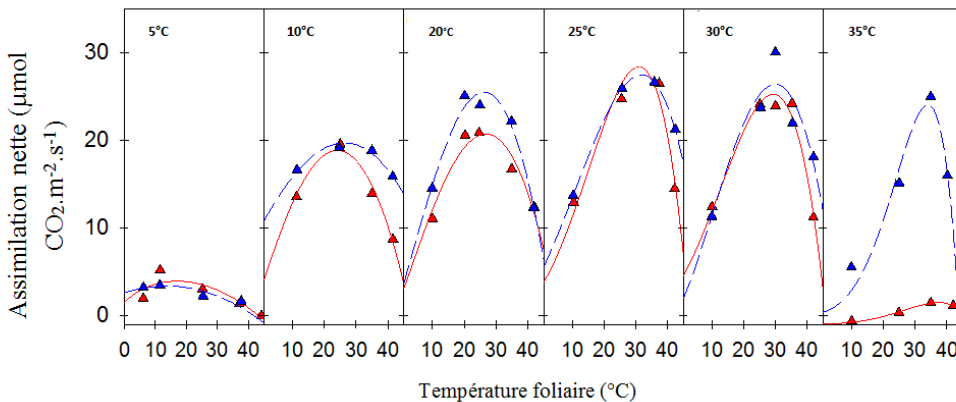


Figure 3 : réponse à la température foliaire de l'assimilation nette suivant la température de croissance pour deux génotypes de luzerne d'origines climatiques variées (G3 tempéré en bleu et 7_7 méditerranéen en rouge).

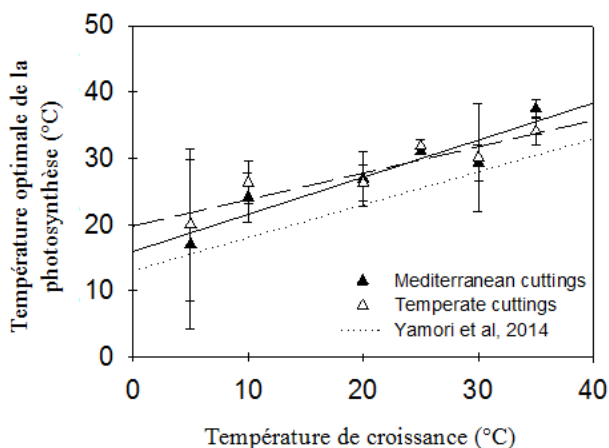


Figure 4 : évolution de l'optimum de la photosynthèse suivant la température de croissance.

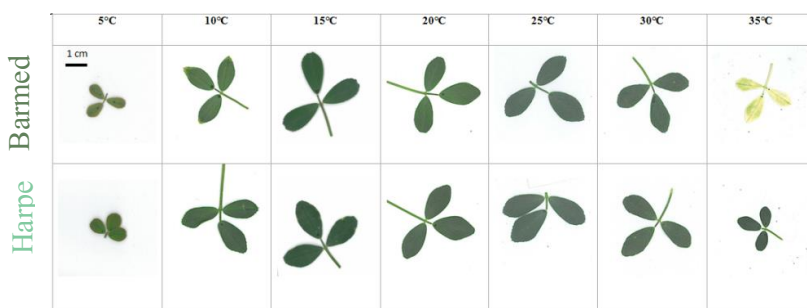


Figure 5 : scans comparatifs entre les feuilles de Luzerne ayant poussé à différentes températures de croissance pour des populations d'origines méditerranéenne (Barmed) ou tempérée (Harpe).

CONCLUSION

Les différences saisonnières observées en champs entre génotypes originaires d'un climat méditerranéen ou tempéré ne sont pas expliquées par des différences de réponse à la température de la croissance et du développement végétatif. En effet, pour un processus de croissance ou de développement donné, il n'existe aucune différence de réponse à la température entre génotypes d'origines climatiques contrastées. Des différences ont cependant été observées entre processus. Pour l'assimilation photosynthétique, une nette différence a été observée aux fortes températures (>35°C). On observe en effet une désactivation de la RUBISCO aux fortes températures pour le génotype méditerranéen. Dans le climat actuel, ces températures sont rarement atteintes et n'expliquent donc toujours pas les différences observées en champs. D'autres hypothèses sont à explorer comme la réponse à la photopériode ou l'évolution de la réponse à la température due à l'induction florale.

BIBLIOGRAPHIE

- Ahmed L. 2011-2015. Analyse de la variabilité inter- et intra-spécifique de cinq espèces prairiales en réponse à la température pendant la germination et la phase hétérotrophe initiale. Thèse de l'Université de Poitiers.
- Farquhar G.D., Von Caemmerer S. and Berry J.A. 1980. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C3 species. *Planta* 149: 78–90.
- I.P.C.C. 2013. Climate change 2013: the physical science basis. In: Stocker TF, Qin D., Plattner GK *et al.* eds. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge and New-York: Cambridge University Press.
- Norton M., Volaire F. and Lelièvre F. 2006. Summer Dormancy in *Festuca Arundinacea* Schreb.; the Influence of Season of Sowing and a Simulated Mid-Summer Storm on Two Contrasting Cultivars. *Australian Journal of Agricultural Research* 57: 1267.
- Parent B. et Tardieu F. 2012. Temperature responses of developmental processes have not been affected by breeding in different ecological areas for 17 crop species. *New Phytol* 194: 760-74.
- Sharkey T.D., Bernacchi C.J., Farquhar G.D. and Singsaas E.L. 2007. Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C3 leaves. *Plant, Cell & Environment* 30: 1035–1040.
- Yamori W., Hikosaka K. and Way D.A. 2014. Temperature response of photosynthesis in C3, C4, and CAM plants: temperature acclimation and temperature adaptation. *Photosynthesis Research* 119: 101–117.
- Yan W. and Hunt L.A. 1999. An equation for modelling the temperature response of plants using only the cardinal temperatures. *Annals of Botany* 84: 607–614.

PEUT-ON COMBINER LA DORMANCE ESTIVALE ET LA PRODUCTIVITÉ ANNUELLE POUR DES VARIÉTÉS ADAPTÉES AU CLIMAT MÉDITERRANÉEN ?

COMBINING SUMMER DORMANCY AND ANNUAL PRODUCTIVITY IN CULTIVARS ADAPTED TO MEDITERRANEAN CLIMATES

Philippe Barre¹, Latifa Zhouri^{2,3}, Rajae Kallida³, Bernadette Julier¹, Naima Shaimi⁴, Malika Fakiri², Florence Volaire⁵

philippe.barre@lusignan.inra.fr

¹Inra UR004 URP3F, F-86600, Lusignan, France, ²Laboratoire agroalimentaire et santé Faculté des Sciences Techniques de Settat, Université Hassan 1er BP 577, route de Casa, Settat, Maroc, ³Unité de Recherche de Production Animale et Fourrage, Centre Régional de la Recherche Agronomique de Rabat, Avenue Mohamed Belarbi Alaoui BP: Rabat-Instituts, 10101, Rabat, Maroc, ⁴Unité de Recherche d'Amélioration des Plantes, Valorisation et Conservation des Ressources Phytogénétiques, Centre Régional de la Recherche Agronomique de Rabat, Avenue Mohamed Belarbi Alaoui B.P: Rabat-Instituts, 10101, Rabat, Maroc, ⁵Inra-CEFE/CNRS, Campus du CNRS, 1919, route de Mende, 34293 Montpellier 5

RÉSUMÉ

Sous climat méditerranéen, les graminées pérennes présentent un grand intérêt fourrager si elles peuvent survivre plusieurs années aux sécheresses estivales. La dormance estivale permet une résistance importante aux sécheresses sévères mais elle est souvent liée à une faible production annuelle. L'objectif de cette étude était de mesurer la dormance estivale et un paramètre de production fourragère i.e. la vitesse de repousse au printemps, dans une descendance de dactyle entre un parent dormant l'été mais peu productif (Kasbah) et un parent non dormant mais productif (Medly). Il ressort effectivement une corrélation négative entre dormance estivale et vitesse de repousse ($r = -0.30$) mais cette corrélation est faible car il existe des individus à la fois dormants et productifs. De plus, des QTL de ces caractères et de la date d'épiaison ont été identifiés. Ces résultats sont encourageants pour la création de nouveau matériel élite adapté au climat méditerranéen.

ABSTRACT

Under Mediterranean climate, perennial grasses are interesting for forage production provided they can survive severe and chronic droughts. Summer dormancy is a very effective adaptation to drought which has been observed in cocksfoot. Nevertheless, summer dormancy in cocksfoot is associated with low vegetative productivity. The objective of this study was to analyze summer dormancy and vegetative growth in a progeny between a summer dormant genotype and a summer active genotype. The first results show that despite an expected negative correlation ($r = -0.30$) between summer dormancy and plant growth rate in spring, this correlation is slack. Summer dormant and productive genotypes exist. Moreover QTL of these traits and heading date were identified. These results are promising for the development of new cocksfoot varieties combining both summer dormancy and high vegetative productivity.

INTRODUCTION

Les prévisions climatiques pour les futures décennies montrent un risque accru des sécheresses estivales ainsi qu'une extension de la zone climatique méditerranéenne (IPCC, 2007). Sous ces conditions de sécheresses sévères, les graminées pérennes comme *Dactylis glomerata* et *Festuca arundinaceae* sont des espèces de grand intérêt pour une production fourragère durable sans irrigation (Volaire and Norton, 2006). Chez de nombreuses graminées, il a été montré que la dormance estivale, définie comme un arrêt de croissance et une sénescence foliaire l'été sans limitation d'eau (Norton, Lelievre, *et al.*, 2008), permet une meilleure survie après des sécheresses sévères (Volaire and Norton, 2006). Cependant, une dormance estivale complète semble être associée à une faible productivité fourragère annuelle (Norton, Lelievre, *et al.*, 2008, Shaimi, Kallida, *et al.*, 2009). L'objectif de cette étude était l'analyse du déterminisme génétique et éco-physiologique de la dormance estivale et de la productivité fourragère chez le dactyle.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Un croisement entre un génotype de la variété Kasbah (cultivar d'origine marocaine), présentant une dormance estivale complète mais peu productive, et un génotype de la variété Medly (cultivar issu d'un croisement entre matériel tempéré et méditerranéen) productive, résistant à la sécheresse mais ne présentant pas de dormance estivale, a été réalisé à l'INRA de Rabat. Le statut hybride des descendants a été vérifié à l'aide de marqueurs moléculaires (AFLP). 229 hybrides ont été clonés et trois clones ont été plantés en février 2011 dans une pépinière en plantes isolées à la station expérimentale de

Guich, Inra, Rabat, Maroc. Les plantes ont été fertilisées au début de l'expérimentation (N, P, K) et irriguées en été. En 2012, les plantes ont été coupées à 10 cm les 31 janvier, 2 avril, 15 mai et 11 septembre. 40 U d'azote ont été apportées après les trois premières coupes.

La hauteur étirée des plantes a été mesurée chaque semaine du 2 au 8 mars 2012. A partir de ces données, la vitesse de repousse pendant la phase linéaire a été estimée (Vprint2012). La date d'épiaison a été estimée par le nombre de jours après le 1^{er} janvier 2012 auquel trois épis étaient visibles (Depi). Le 16 juillet 2012, le pourcentage de sénescence du couvert aérien a été noté pour chaque plante sous irrigation. Cette notation est une estimation de la dormance estivale (Dorm). L'héritabilité au sens large des caractères a été calculée par $h^2 = \sigma^2_{\text{geno}} / (\sigma^2_{\text{geno}} + \sigma^2_{\text{error}})$. Les analyses statistiques ont été réalisées avec Statistica et SAS.

Les 229 hybrides ainsi que les parents ont été génotypés à l'aide de 80 marqueurs microsatellites, 80 marqueurs AFLP et 256 marqueurs Dart. Une carte génétique a été réalisée et des QTL ont été identifiés avec le logiciel TetraploidMap (<http://www.bioss.ac.uk/knowledge/tetraploidmap/>).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Les caractères ont présenté des héritabilités faibles à moyennes (tableau 1). La variabilité observée pour chaque variable dans la descendance dépasse l'écart entre les parents (tableau 1). Les corrélations entre les caractères sont présentées dans le tableau 2. Il ressort, comme attendu, une corrélation négative entre dormance estivale et vitesse de repousse mais cette corrélation est d'une part modérée et assez lâche $r^2=0.09$ (figure 1). Il existe des individus plus dormants que Kasbah et avec une vitesse de repousse supérieure à celle de Medly. D'autre part, une corrélation négative a été observée entre la vitesse de repousse au printemps et la date d'épiaison bien que pour tous les individus, la vitesse de repousse ait été estimée après le démarrage en végétation après la période hivernale. Cette corrélation négative se retrouve entre les deux parents : Medly plus productif et précoce que Kasbah.

Tableau 1 : statistiques élémentaires pour la descendance Kasbah x Medly, moyenne des parents et héritabilité

Variables	Effectif	Moyenne	Min.	Max.	Ecart-type	h ²	Kasbah	Medly
Vprint2012 (mm/°Cj)	180	0.63	0.28	1.05	0.15	0.24	0.4	0.57
Dorm(%)	180	47	6	94	22	0.30	87	38
Depi (j)	180	75	62	92	6	0.41	83	78

Tableau 2 : corrélations entre les caractères ($p < 0.05$ en gras).

Caractères	Vprint2012	Dorm	Depi
Vprint2012		-0.30	-0.65
Dorm	-0.30		0.09
Depi	-0.65	0.09	

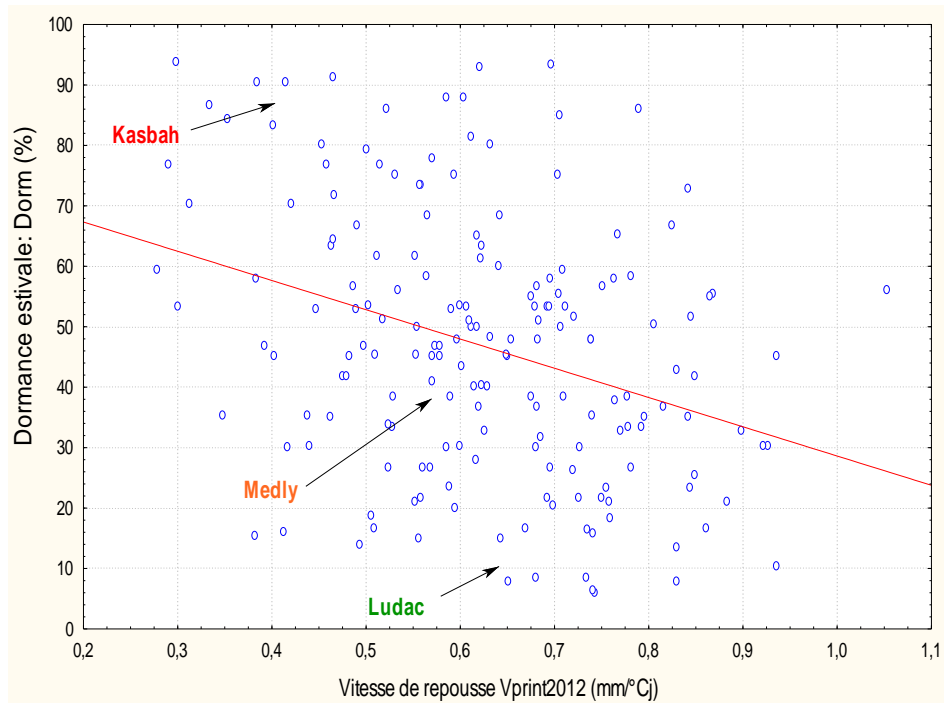


Figure 1 : relation entre dormance estivale et vitesse de repousse dans une descendance entre Kasbah et Medly. Ludac : variété tempérée témoin.

Des QTL de dormance estivale et de date d'épiaison ont été identifiés chez les deux parents. Des QTL de vitesse de repousse n'ont été identifiés que chez le parent Medly avec le QTL sur le groupe de liaison 6 qui co-localise avec un QTL de date d'épiaison. Il existe une co-localisation entre les QTL de dormance estivale sur le chromosome 5 et la vitesse de repousse chez le parent Medly. Les QTL de dormance estivale chez Kasbah ne semblent pas affecter la vitesse de repousse (pas de QTL détecté sur ce caractère dans cette étude). Ceci est en accord avec le fait d'observer une faible corrélation entre ces deux caractères.

Tableau 3: QTL identifié chez les deux parents Medly et Kasbah.

Caractère	Parent	marqueur	GL	Position (cM)	R ² partiel	R ² total	Effet de l'allele 1
Vprint2012	Medly	Dg_Contig2685_a	GL5	18	0.04		-0.08
	Medly	X162073	GL6	67	0.09	0.13	-0.11
Dorm	Kasbah	Dg_Contig5407-d	GL5	54	0.07		12.3
	Kasbah	X163350	GL6	33	0.06	0.13	-10.8
Dorm	Medly	ATTCAG104	GL4	32	0.07		9.7
	Medly	AGACGC261	GL5	34	0.05	0.12	11.5
Depi	Kasbah	X157455	GL2	61	0.11		-4.2
	Kasbah	X162843	GL6	67	0.3	0.14	-3.5
Depi	Medly	X163901	GL2	28	0.19		4.9
	Medly	X163752	GL4	37	0.03		-4.1
	Medly	X161295	GL5	15	0.01		3.4
	Medly	Dg_Contig4930_a	GL6	59	0.08	0.31	-3.3

En conclusion, ces résultats obtenus sur un seul croisement, sont prometteurs pour la création de variétés de dactyle à la fois dormantes l'été et productives durant les périodes favorables (printemps-automne). De nouveaux croisements impliquant plusieurs origines de dormance estivale et du matériel tempéré élite sont en cours pour confirmer ces résultats et servir de base d'un programme de pré-sélection de nouvelles variétés méditerranéennes.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été financé par un Partenariat Hubert Curien PRAD France-Maroc et par le métaprogramme ACCAF Climagie. Les auteurs remercient P. Dorchie, F. Prévot et l'équipe de « Agence française pour la promotion de l'enseignement supérieur, l'accueil et la mobilité internationale » pour leur aide dans l'organisation des échanges France-Maroc. Les auteurs remercient l'ensemble des personnes ayant participé à ce projet : M. Caillaud, P. Chapon, D. Cadier, S. Delaunay, P. Cormenier, A. Guérin. Les auteurs remercient également C. Al Faiz qui a aidé à la construction du projet.

BIBLIOGRAPHIE

IPCC. 2007. Climate change 2007: Impacts, adaptation and vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. In: M. L. P. e. al., editor Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.

Norton M.R., Lelievre F., Fukai S. and Volaire F. 2008. Measurement of summer dormancy in temperate perennial pasture grasses. Australian Journal of Agricultural Research 59: 498-509. doi:10.1071/ar07343.

Shaimi N., Kallida R., Volaire F. and Al Faiz C. 2009. Summer Dormancy in Orchardgrass: Evaluation and Characterization through Ecophysiological and Genetic Studies. Crop Science 49: 2353-2358. doi:10.2135/cropsci2009.06.0325.

Volaire F. and Norton M. 2006. Summer dormancy in perennial temperate grasses. Annals of Botany 98: 927-933. doi:10.1093/aob/mcl195.

COMMENT LA PHÉNOLOGIE AFFECTE-T-ELLE L'ACCÈS À LA RESSOURCE EN EAU CHEZ LES GRAMINÉES PÉRENNES ?

HOW DOES PHENOLOGY AFFECT SOIL WATER AVAILABILITY AND PERSISTENCY OF FORAGE GRASSES?

Marc Ghesquière¹, Thierry Bourgoïn², Thierry Bariac³, Florence Volaire⁴,
Jean-Louis Durand¹

marc.ghesquiere@lusignan.inra.fr

¹Inra, UR004 URP3F, F-86600 Lusignan, France, ²PTIV Agri-Obtentions, 86600 Lusignan, ³CNRS iEES Paris, Université Pierre et Marie Curie, 7 quai Saint Bernard, 75252 Paris Cedex 5, ⁴Inra, CEFÉ/CNRS UMR, 1575 route de Mende, 42293 Montpellier Cedex 5

RÉSUMÉ

L'accès à la ressource en eau par le système racinaire conditionne directement la tolérance à la sécheresse chez les graminées pérennes. Le projet Climagie a été l'occasion d'une large investigation de la variabilité génétique de la phénologie et de ses relations avec la tolérance à la sécheresse via le système racinaire. Pour cela, des stress climatiques ont été appliqués à des populations de fétuque et dactyle, d'origine tempérée et méditerranéenne, et issues de croisement interspécifique fétuque x ray-grass (*Festulolium*) diversement recombinaisons. L'évaluation de la réponse génétique a été réalisée par prélèvements d'individus ou récoltes de graines directement dans les peuplements, qui ont été ensuite comparés aux populations initiales dans des dispositifs en pépinière. Les résultats montrent que lorsque la morphogenèse ne permet pas de contribuer à un enracinement profond, la phénologie devient une variable critique de la réponse au déficit hydrique. Vis-à-vis de la fétuque élevée, les populations d'origine méditerranéenne de dactyle se démarquent par une extrême précocité de leur épiaison au printemps. En situation d'hybridation interspécifique, on observe que l'on peut obtenir une réponse génétique au déficit hydrique mobilisant simultanément des mécanismes de tolérance propres à chacune des espèces parentales.

ABSTRACT

Deep water uptake by the rooting system is essential for drought tolerance in the grasses. In this frame, the Climagie project carried out a large survey of the genetic variability of phenology and how it impacts on drought tolerance through the rooting system. Experimental climate stresses were applied to various populations of Dactylis and Fescue, including Mediterranean origin as well as contrasting recombinant *Festulolium* populations. The genetic response was assessed by individual sampling and/or seed harvest in sward followed by direct comparison to the initial populations in nursery. The results show that phenology is a crucial trait for drought tolerance when morphogenesis cannot contribute *per se* to deep rooting as it does in tall fescue but not in Dactylis, which explains that early flowering populations of Dactylis emerged in Mediterranean area. The *Festulolium* population gave an instance that different genetic sources of drought tolerance are mobilized and cumulate their response after water deficit in summer.

INTRODUCTION

La phénologie recouvre les caractères de la croissance et du développement dont la réalisation se répète régulièrement chaque année, comme la date de démarrage en végétation, d'épiaison, le volume de la re-floraison en été chez les graminées pérennes. En déterminant la trajectoire de la vie de la plante, la phénologie détermine aussi celle des prairies, leurs performances en quantité et valeur alimentaire, et influe directement sur les pratiques fourragères, date de semis, calendrier et fréquence des coupes. La phénologie fait preuve d'une grande plasticité phénotypique chez les plantes, au point d'être utilisée comme un indicateur du changement climatique (Gordo et Sanz, 2010) mais aussi d'une grande variabilité génétique de nature adaptative (Beierkuhnlein *et al.*, 2011). La phénologie des populations végétales s'ajuste de façon à maximiser leur capacité de reproduction sous un climat donné, en plaçant notamment leur optimum de croissance végétative et leur reproduction sexuée sous les conditions de température et de ressources en eau les moins limitantes. Les mécanismes adaptatifs peuvent inclure aussi des mécanismes actifs d'évitement comme la dormance hivernale et estivale. La phénologie chez les graminées pérennes s'exerce de façon spécifique via la dynamique du tallage, caractérisée au printemps par une forte régression de l'apparition des talles au profit de la croissance des feuilles et des tiges. Avec un système racinaire naturellement superficiel, une phénologie inadéquate peut ainsi placer une graminée en situation de sensibilité au déficit hydrique plus ou moins intense qui peut suivre en été.

Pour alimenter la réflexion sur l'amélioration génétique comme moyen d'adaptation au changement climatique, le projet Climagie a étudié comment la variabilité génétique

des relations entre phénologie et système racinaire contribue à la sensibilité au déficit hydrique. Pour cela des méthodes indirectes du fonctionnement du système racinaire ont été mises en œuvre : signature isotopique de l'eau des plantes ($\delta^{18}\text{O}$), (Durand *et al.*, 2007), détermination de la température de surface des feuilles par thermométrie. Par ailleurs, du fait de la reproduction allogame des graminées, il existe une variabilité génétique au niveau des populations naturelles et variétés cultivées. Cette caractéristique a été déterminante pour entreprendre l'étude par l'évaluation de réponse génétique en plaçant des populations originales en condition de peuplement dense et sous divers contextes de stress climatiques naturels.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La démarche expérimentale s'appuie sur l'enchaînement de deux dispositifs successifs. Le premier consiste à induire une pression de sélection de nature climatique au sein de populations ou variétés en parcelle ; ensuite, le second dispositif mesure la réponse génétique sur différentes variables de productivité et de survie par le contraste entre la population initiale sur laquelle la pression de sélection s'est exercée et la (ou les) population(s) qui en a (ont) été dérivée(s) (figure 1).

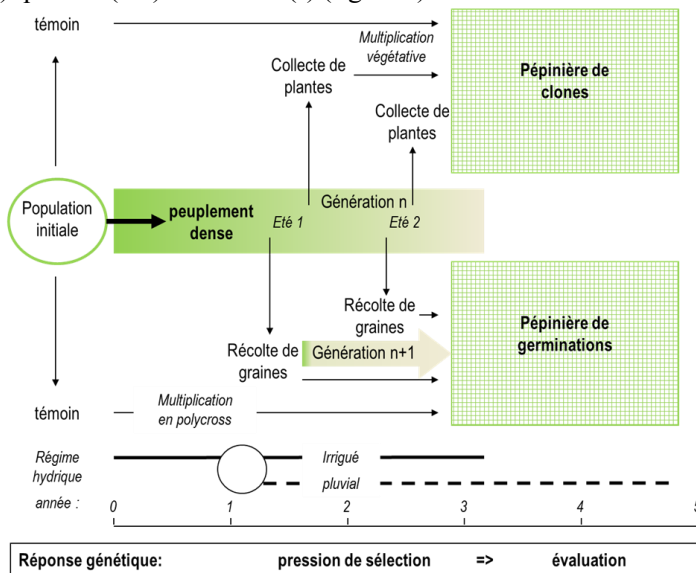


Figure 1 : principe de la méthodologie développée pour évaluer la réponse génétique à un stress climatique. La figure illustre le cas d'une sélection au cours de la sécheresse en été. Des individus sont échantillonnés en fin d'été des années 1 et 2 en parcelle, clonés puis comparés en pépinière en année 3 et 4 à un échantillon d'individus issus de la population initiale (haut). Parallèlement, un échantillon des graines est récolté sur les parcelles en début d'été des années 1 et 2 pour être également comparé aux populations initiales (bas). Dans le cas présent, un témoin est aussi réalisé par un traitement irrigué des parcelles.

L'évaluation de la réponse peut se faire soit par échantillonnage direct d'individus dans les parcelles, soit par la récolte de graines après avoir placé préalablement des cages à isolement pollinique. Dans le premier cas, le contraste entre population initiale et échantillonnée mesure une différentielle ou intensité de sélection qui peut être associée directement aux effets du déficit hydrique du fait de la simultanéité entre le stress et le prélèvement des plantes. Dans le second cas, le contraste mesure une véritable réponse génétique, évaluée à la génération suivante et donc, incluant l'héritabilité des caractères. Mais la réponse intègre aussi les effets de tous les phénomènes intervenus entre le développement du déficit hydrique lui-même et la récolte de graines presque une année plus tard.

Le protocole a été appliqué à des niveaux très contrastés de diversité génétique inter- et intraspécifique :

Festulolium : des parcelles de deux variétés, l'une hybride amphiploïde *L. multiflorum* x *F. glaucescens*, et l'autre issue du rétrocroisement de l'hybride dans *L. multiflorum*, ont été soumises à un régime pluvial et en irrigué à Lusignan. Les individus échantillonnés et populations récoltées ont été ensuite comparés à leur lot d'origine, simultanément et pendant deux années de suite, dans des pépinières de plantes isolées. Outre la date d'épiaison et la notation de survie des plantes en fin d'été de chaque année, le $\delta^{18}\text{O}$ de l'eau des plantes a été déterminé sur les plantes prélevées en fin d'été de la première année comme un indicateur de la profondeur du système racinaire. Un génotypage simultané des individus par marqueurs DArT a été aussi réalisé pour évaluer la contribution génétique de chaque espèce dans la réponse phénotypique globale de chacun des caractères observés (Ghesquière *et al.*, 2012).

Dactyle et Fétuque : deux variétés de chaque espèce, l'une de type tempéré et l'autre, de type méditerranéen, ont été soumises à deux scénarios climatiques à Lusignan et Montpellier (Poirier *et al.*, 2012) : S1, moyenne trentenaire du déficit hydrique annuel local et S2, réduction par deux des précipitations annuelles. Les 16 populations récoltées à l'été de l'année 3 ont été comparées à leur lot initial de semences pendant deux ans dans une pépinière à Lusignan. La grande variabilité observée de la précocité d'épiaison chez le dactyle a permis de produire ensuite de nombreux croisements par paires, inter- et intra-origine, pour découpler phénologie et origine dans la réponse génétique à la sécheresse. Celle-ci a été étudiée chez 14 croisements et leur variété initiale dans un dispositif en pépinière, sous abri à pluie entre le 6 juillet et le 6 octobre et pour 200 mm de précipitations écartées. La profondeur de l'enracinement a été évaluée par 6 prises de

vues avec une caméra en thermographie infrarouge de l'ensemble du dispositif entre le 16 juillet et le 24 octobre avec la mesure de la température de la surface des feuilles vivantes.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Évaluée au sein de la population de *Festulolium*, l'intensité de sélection observée a été maximum pour le $\delta^{18}\text{O}$ ($i_p = -0.736$), traduisant une extraction d'eau plus profonde des individus prélevés en fin d'été par rapport aux individus de la population initiale. La réponse du $\delta^{18}\text{O}$ a été trouvée également associée à une survie des individus supérieure ($i_p = +0.470$), mais sans changement significatif de la date d'épiaison ($i_p = -0.025$).

Les corrélations entre caractères et marqueurs d'une origine parentale donnée permettent de prédire le changement de fréquence aux marqueurs suite à la réponse phénotypique observée pour chacun des caractères (figure 2). Trois caractères illustrent trois situations différentes : contribution simultanément positive des deux espèces pour la notation de pérennité ($i_F = +0.321$, $i_L = +0.187$) ; contribution spécifique de la fétuque pour le $\delta^{18}\text{O}$ ($i_F = -0.521$, $i_L = +0.057$) ; contribution antagoniste dans le cas de la date d'épiaison ($i_F = +0.480$, $i_L = -0.159$) expliquant notamment que la réponse phénotypique globale puisse s'annuler. La population *Festulolium* recombinante utilisée illustre ainsi le fait qu'une pression de sélection, induite ici par le déficit hydrique, conduit à des réponses génétiques différentes sur les caractères, voire dans des directions opposées, suivant la variabilité génétique propre à chaque espèce qui est présente dans la population.

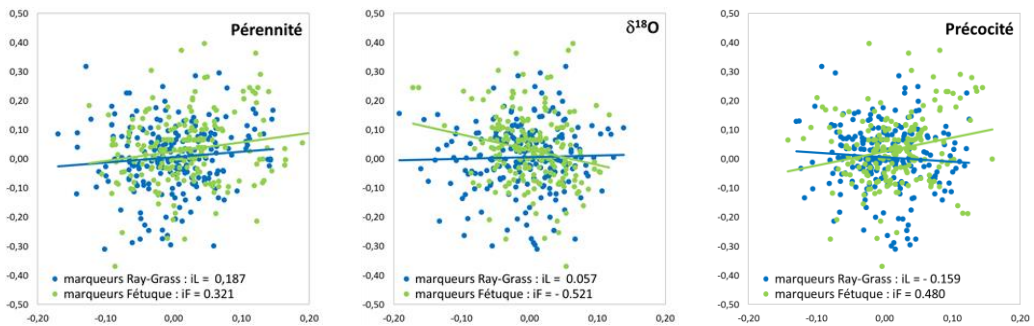


Figure 2 : corrélations marqueur/caractère (abscisse) et changement de fréquence à ces mêmes marqueurs (ordonnée) observés chez des individus prélevés dans un peuplement de *Festulolium* après l'été par rapport à la population initiale. 245 marqueurs d'origine fétuque et 234 marqueurs d'origine ray-grass ; la pente de la régression pour chaque origine de marqueurs (i_F et i_L) est une estimation de la contribution relative moyenne des espèces parentales à la réponse phénotypique globale (i_P).

La distribution des fréquences à plus de 1800 marqueurs permet d'estimer cependant qu'à peine 20 % des locus de génome ray-grass sont substitués par un locus de génome fétuque dans la population *Festulolium* et qu'ainsi, la réponse phénotypique reste principalement le résultat de changements de fréquence à des locus de ray-grass. Mais, inversement, une sélection sur des marqueurs de fétuque spécifiquement associés au $\delta^{18}\text{O}$ pourrait entraîner une réponse directe sur la survie des plantes nettement plus significative et ce, à précocité d'épiaison inchangée.

Au niveau des populations de graines récoltées sur les parcelles, les réponses génétiques observées confirment cette contribution génétique majoritaire d'origine ray-grass dans une population de *Festulolium*, surtout quand elle est issue d'introgession (figure 3). La recombinaison interspécifique y est grandement facilitée par rapport à une population amphiploïde, la variabilité génétique totale augmente et maximise la réponse à la sélection. Toutefois, la relation entre survie et précocité des plantes apparaît négative cette fois, avec une réponse maximum dès l'année 1 de récolte ($i_p = -0.67$ et -0.46 , resp.) alors que le régime hydrique n'a pas encore différencié les parcelles. En fait, la réponse au déficit hydrique *sensu stricto* de l'été est plus à lire dans le contraste des populations récoltées en année 2 relativement à celles récoltées en année 1: $i_p = +0.38$ (survie) et $+0.22$ (date d'épiaison) en sec contre $i_p = +0.15$ et $+0.09$ (resp), en irrigué. Les réponses paraissent ainsi cohérentes aux deux niveaux d'échantillonnage ; elles soulignent surtout que la variabilité génétique instantanée d'une même population peut fortement diverger suivant qu'on échantillonne le peuplement par récolte de graines en début d'été ou par prélèvement des individus encore présents deux mois plus tard. La population de *Festulolium* suggère ici que le déficit hydrique n'est qu'une des pressions de sélection se développant au cours de la vie d'un peuplement de graminées, avec des réponses spécifiques suivant les caractères et la variabilité génétique disponible, et forcément contingentes de la succession des pressions et réponses.

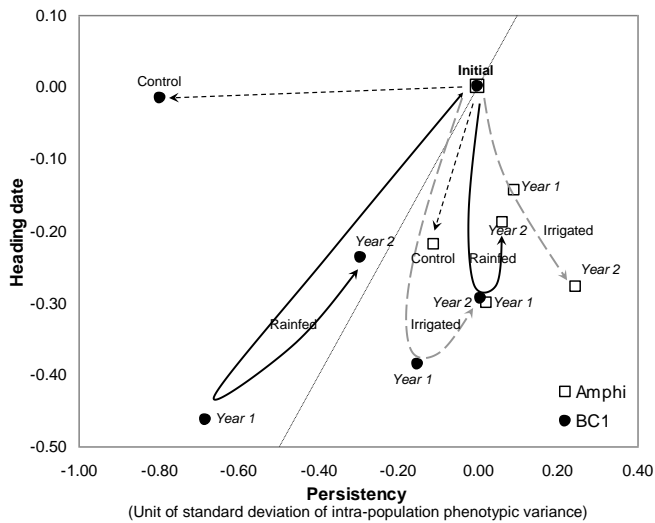


Figure 3 : réponse de la précocité d'épiaison et de la pérennité chez deux populations de *Festulolium*, amphiploïde ou introgressée (BC1), après récolte deux années successives des graines produites sur des parcelles conduites en sec (rainfed) ou en irrigué (irrigated). Les témoins (control) des deux populations consistent en une génération de multiplication en polycross de plantes isolées.

Sur le dactyle et la fétuque élevée, les scénarios climatiques n'ont pas eu d'effets significatifs sur la pérennité des 16 populations récoltées après évaluation dans les conditions de Lusignan. En revanche, c'est à nouveau la précocité d'épiaison qui a manifesté la réponse génétique la plus forte, chez la fétuque méditerranéenne et surtout le dactyle tempéré (Montpellier S2), (figure 4).

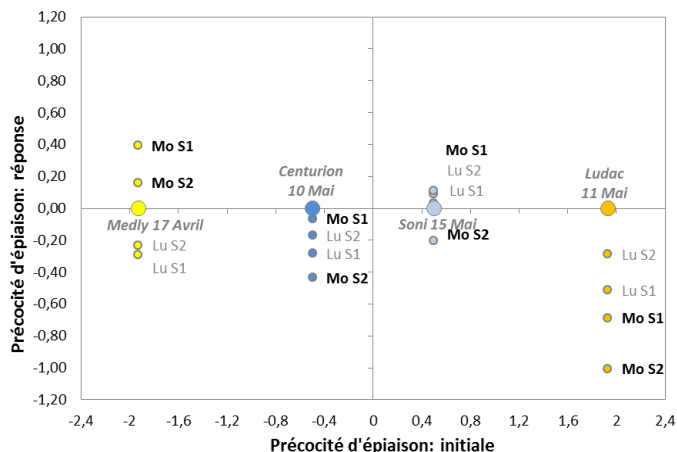


Figure 4 : réponse de la précocité d'épiaison après application de deux scénarios climatiques (S1 et S2) à Lusignan et Montpellier (Lu et Mo) chez 2 variétés de dactyle et de fétuque élevée, d'origine Méditerranéenne et tempérée. La précocité est exprimée en unité d'écart-type intra-population, centrée sur la variabilité intra-spécifique en abscisse et centrée sur la variété initiale de chaque espèce en ordonnée: Medly et Ludac, variétés de dactyle, Centurion et Soni, de fétuque élevée, Méditerranéenne et tempérée dans chaque espèce et respectivement.

La variabilité initiale entre origines n'a pas la même ampleur au sein de chaque espèce, de sorte que la précocité d'épiaison apparaît comme une variable beaucoup plus sensible vis-à-vis de la sécheresse chez le dactyle que chez la fétuque. L'extrême précocité, déjà acquise par la variété méditerranéenne de dactyle (*Medly*), pourrait alors avoir été limitante pour induire une réponse vers une précocité encore plus marquée ; au contraire, les populations récoltées à Montpellier sous le scénario S2 paraissent elles-mêmes un peu plus tardives que la population initiale.

Ceci étant, la variabilité génétique au sein des populations de chaque origine de dactyle reste très grande et a pu être exploitée pour produire une centaine de descendance, inter- et intra-origines, dont les écarts de précocité ont été encore amplifiés (figure 5). L'étude de quatorze d'entre-elles sous abri à pluie en 2014 n'a entraîné à nouveau aucune mortalité dans les conditions de Lusignan. Cependant, la mesure de température de surface des feuilles montre que les extrêmes de précocité au sein de chaque origine présentent une augmentation de la température de surface par rapport à leur population initiale, signe d'un système racinaire limitant déjà l'alimentation hydrique des plantes, et confirmé par la mesure du potentiel hydrique de base chez certains individus. La réponse apparemment divergente de la précocité d'épiaison par les scénarios climatiques entre les deux origines de dactyle serait alors cohérente au sens où la phénologie ne contribue pas seulement, par la négative, à éviter une consommation d'eau excessive par un trop grand développement aérien, mais aussi à assurer des besoins en eau minima par un système racinaire suffisamment développé.

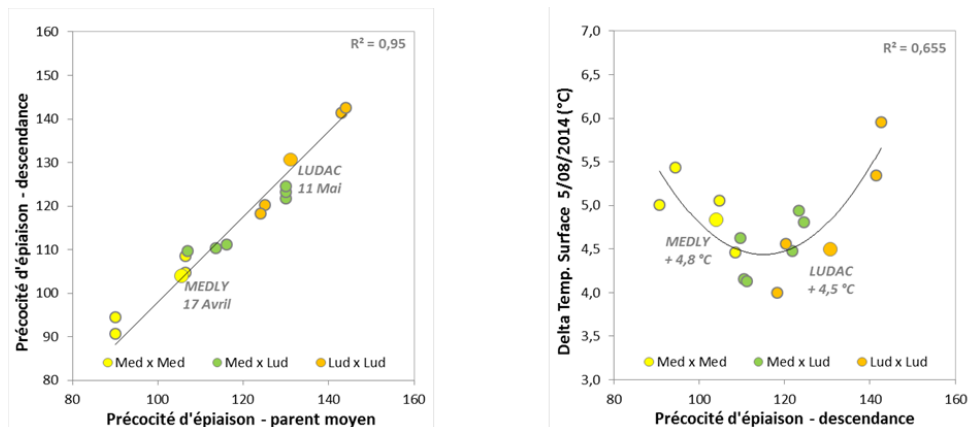


Figure 5: éclatement de la précocité d'épiaison au sein de dactyle d'origine Méditerranéenne et tempérée par croisement F1 inter et intra-variétal (gauche) et effet sur l'alimentation en eau des plantes sous abri à pluie (droite). Date d'épiaison en nombre de jours a/c du 1er janvier; variété Méditerranéenne: *Medly*; tempérée: *Ludac*.

CONCLUSION

Les résultats montrent que la phénologie peut être un moyen efficace de réaction au changement climatique chez des espèces comme le dactyle et le ray-grass ne disposant pas de caractères de morphogenèse spécifiquement liés à la pérennisation, par la formation de stolons et rhizomes (Sampoux et Huyghe, 2009) ou déterminant directement la profondeur de l'enracinement, comme c'est le cas ici chez la fétuque élevée. Si le rôle de la précocité d'épiaison paraît moins évident chez la fétuque élevée, il reste à élucider quel pourrait être l'impact éventuel sur le système racinaire de la croissance aux températures fraîches, caractéristique des fétuques élevées d'origine méditerranéenne.

L'observation de caractères racinaires à des fins génétiques reste extrêmement difficile ; la mise en œuvre de la signature isotopique de l'eau des plantes, de la température de surface des feuilles représente, de ce point de vue, des avancées méthodologiques importantes pour l'amélioration. L'utilisation d'abris à pluie, l'identification de critères-seuils au-delà desquels la survie du peuplement devient critique, sont aussi des contributions pour préciser le niveau de stress et les conditions expérimentales qu'il faut savoir reproduire pour envisager une amélioration génétique et sur quels objectifs ; si, en particulier, celle-ci doit privilégier la survie vs la croissance, voire, peut concilier les deux objectifs suivant les scénarios climatiques annoncés (Volaire *et al.*, 2013).

La phénologie ne peut constituer un unique levier d'action pour adapter les graminées fourragères au changement climatique. La population de *Festulolium* montre qu'une part même réduite de variabilité génétique de *F. glaucescens* introduite dans un ray-grass d'Italie conduit à améliorer la profondeur d'extraction d'eau et la survie chez une espèce qui ne dispose pas ou moins de cette ressource, et qu'elle peut être sélectionnée au moyen de marqueurs.

A court terme, il reste qu'une plus grande attention doit être portée sur la phénologie des graminées, ray-grass et dactyle notamment, pour adapter la production fourragère au climat du futur alors que la tendance du marché des semences en France s'oriente vers des variétés toujours de plus en plus tardives.

BIBLIOGRAPHIE

- Beierkuhnlein C., Thiel D., Jentsch A., Willner E., Kreyling J. (2011) Ecotypes of European grass species respond differently to warming and extreme drought. *Journal of Ecology*, 99, 703-713.
- Durand J.L., Bariac T., Ghesquière M., Biron P., Richard P., Humphreys M., Zwierzykowski Z. 2007. Ranking of the depth of water extraction by individual grass plants, using natural ¹⁸O isotope abundance. *Environmental and Experimental Botany*, 60, 137-144.
- Ghesquière M., Durand J.L., Bourgoïn T., Huttner E., Kilian A. (2012) Using DARt markers in *Festuca* x *Lolium* breeding. In: *Breeding strategies for sustainable forage and turf grass improvement*, XXIX Meeting of the Eucarpia Fodder Crops and Amenity Grasses Section, Dublin, Ireland (2011-09-04 - 2011-09-08), Springer, 121-129.
- Gordo O., Sanz J.J. (2010) Impact of climate change on plant phenology in Mediterranean ecosystems. *Global Change Biology*, 16, 1082–1106. doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.02084.x
- Poirier M., Durand J.L., Volaire F. (2012) Persistence and production of perennial grasses under water deficits and extreme temperatures: importance of intraspecific vs. interspecific variability. *Global Change Biology*, 18, 3632–3646. doi: 10.1111/j.1365-2486.2012.02800.x
- Sampoux J.P., Huyghe C. (2009) Contribution of ploidy-level variation and adaptive trait diversity to the environmental distribution of taxa in the 'fine-leaved fescue' lineage (genus *Festuca* subg. *Festuca*). *Journal of Biogeography*, 36, 1978-1993.
- Volaire F., Barre P., Béguier V., Bourgoïn T., Durand J.L., Ghesquière M., Jaubertie J.P., Litrico I., Noël D. (2013) Quels idéotypes de plantes fourragères pour des prairies adaptées au changement climatique ? *Fourrages*, 214, 119-126.

LES FRUCTANES PROTÈGENT LES CELLULES CONTRE LES SÉCHERESSES MODÉRÉES ET INTENSES

FRUCTANS PROTECT CELLS AGAINST MODERATE AND INTENSE DROUGHT

Marie-Pascale Prud'homme^{1,2,3}, Marine Zwicke⁴, Catherine Picon-Cochard⁴,
Florence Volaire⁵, Annette Morvan-Bertrand^{1,2,3}

¹ Normandie Université, France, ² UCBN, UMR 950 Ecophysiologie Végétale & Agronomie, nutrition NCS, F-14032 Caen, France, ³ Inra, UMR 950 EVA, F-14032 Caen, France, ⁴ Inra, UR874, Unité de Recherche sur l'Ecosystème Prairial, 5 chemin de Beaulieu, F-63039 Clermont-Ferrand, France, # nouvelle adresse. Inra, UMR 1402, Ecologie fonctionnelle et Ecotoxicologie des Agroécosystèmes, 10 route de Saint-Cyr, F-78026 Versailles Cedex, France, ⁵ Inra, USC 1338, UMR 5175, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, Université de Montpellier – Université Paul Valéry – EPHE, 1919 route de Mende, F-34293 Montpellier Cedex 5, France

RÉSUMÉ

Les fructanes, polymères solubles de fructose, ne représentent pas seulement une réserve carbonée mais participent aussi à la résistance des plantes vis-à-vis de contraintes telles que la sécheresse. Cette étude, menée sur des espèces prairiales plus ou moins résistantes à la sécheresse, teste l'hypothèse selon laquelle les fructanes contribuent à cette résistance en protégeant les structures membranaires des méristèmes foliaires et du système racinaire, lors de la déshydratation. Six espèces prairiales natives de prairies de moyenne montagne (*Taraxacum officinale*, *Dactylis glomerata*, *Trisetum flavescens*, *Poa pratensis*, *Festuca arundinacea*, *Poa trivialis*) et un cultivar méditerranéen (*Dactylis glomerata* cv *Medly*) ont été cultivés en conditions semi-contrôlées en monoculture avant d'être soumis à une période de sécheresse pendant 50 jours. Chez les espèces les plus résistantes, les teneurs en saccharose et en fructanes sont peu affectées, voire augmentent, tandis que chez les espèces les plus sensibles, les teneurs en saccharose augmentent et celles des fructanes diminuent. En considérant l'ensemble des populations, la stabilité membranaire des méristèmes foliaires et des racines est corrélée positivement avec la teneur en fructanes. Ce résultat corrobore pour la première fois *in vivo* le rôle protecteur des fructanes vis-à-vis des membranes. Cette contribution au maintien de l'intégrité membranaire est cruciale pour la survie des plantes sous sécheresse intense.

ABSTRACT

Fructans are soluble polymers of fructose which represent the main carbohydrate reserve in Poaceae and Asteraceae species of temperate grasslands. They contribute also to drought resistance. The present study aimed to test the hypothesis that fructans have a direct protective effect towards membranes. Monocultures of six native perennial species from upland grasslands species (*Taraxacum officinale*, *Dactylis glomerata*, *Trisetum flavescens*, *Poa pratensis*, *Festuca arundinacea*, *Poa trivialis*) and one Mediterranean drought-resistant cultivar (*Dactylis glomerata* cv *Medly*) were grown under semi-controlled conditions and subsequently submitted to drought (50 days of withholding water). In the most resistant species, fructan and sucrose levels were stable or increased during drought, while the most sensitive species accumulated sucrose and mobilized fructans. Considering all populations, cell membrane stability in leaf meristems and in roots was positively correlated with fructan content. This result corroborates for the first time *in vivo* the protective role of fructans in membrane stabilization, which is crucial for plant survival under severe drought.

INTRODUCTION

Les fructanes sont des polymères de fructose, produits par 15 % des végétaux supérieurs incluant des Poacées et des Astéracées prairiales (Chatterton *et al.*, 1989 ; Jensen *et al.*, 2014 ; Wilson *et al.*, 2001). Produits à partir du saccharose, ils comportent une molécule de glucose. Ils se distinguent par leur degré de polymérisation (DP), la position de leur molécule de glucose (interne ou terminale), la nature de la liaison *O*-glycosidique entre les molécules de fructose ($\beta(2,1)$ ou $\beta(2,6)$) et l'existence ou non de branchements. Ces molécules solubles ne correspondent pas seulement à une réserve carbonée. Elles participent aussi à la résistance des plantes vis-à-vis de contraintes abiotiques telles que la sécheresse (Livingston *et al.*, 2009). En effet, des plantes transgéniques devenues capables de synthétiser des fructanes (tabac, betterave) (Pilon-Smits *et al.*, 1995, 1999 ; Bie *et al.*, 2012) tolèrent mieux le stress hydrique.

En plus de représenter une source de carbone mobilisée lors de la réhydratation pour la reprise de croissance (Thomas, 1991 ; Amiard *et al.*, 2003), et de contribuer à l'abaissement du potentiel osmotique, les fructanes seraient aussi des osmoprotectants. Il a été montré *in vitro* qu'ils interagissent directement avec les groupements hydrophiles des lipides membranaires en établissant des liaisons hydrogène, ce qui empêche la membrane d'opérer une transition de phase et donc d'être dénaturée (Vereyken *et al.*, 2001, 2003). Des études menées sur des liposomes par l'équipe de DK Hinchu montrent

que la stabilisation des membranes dépend de la concentration en glucides et de leur nature, les fructanes étant plus efficaces que les RFOs (Raffinose Family Oligosaccharides) ou les glucanes (Hincha *et al.*, 2006). Parmi les fructanes, leur capacité à stabiliser les membranes dépend de leur taille, de leur structure et du mélange hauts DP/faibles DP (Hincha *et al.*, 2006, 2007). La teneur et la composition en fructanes sont donc des traits fonctionnels à prendre en compte dans les études relatives aux mécanismes de résistance à la sécheresse.

Aucune étude menée *in vivo* n'a encore mis en évidence de lien entre fructanes et stabilité membranaire. Les études menées par Volaire et Lelièvre (1997, 2011) sur différentes populations et variétés de dactyle, qui se distinguent par leur niveau de résistance à la sécheresse, suggèrent l'existence de ce lien. En effet, elles montrent d'une part qu'une meilleure tolérance à la déshydratation est associée au maintien de la stabilité membranaire et d'autre part que plus la proportion de fructanes de haut DP est importante dans les méristèmes foliaires, meilleure est la survie après une sécheresse estivale.

Pour anticiper les effets du changement climatique sur les espèces prairiales tempérées et aider à la sélection d'espèces ou d'écotypes adaptés à la sécheresse, nous avons testé l'hypothèse selon laquelle les fructanes contribuent à la résistance à la sécheresse en agissant sur l'intégrité membranaire des méristèmes foliaires et aussi sur celle des racines.

Cette étude a pu se faire grâce à l'opportunité offerte par le projet Climagie de mener une collaboration entre le CEFE (F. Volaire), l'UREP (C. Picon-Cochard) et EVA (A. Morvan-Bertrand et MP Prud'homme), ayant respectivement des compétences reconnues sur la sécheresse, le système racinaire et le métabolisme des fructanes des espèces prairiales. L'étude a été menée dans le cadre de la thèse de M. Zwicke (2013).

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Six espèces prairiales natives de prairies de moyenne montagne (*Taraxacum officinale*, *Dactylis glomerata*, *Trisetum flavescens*, *Poa pratensis*, *Festuca arundinacea*, *Poa trivialis*) et un cultivar méditerranéen (*Dactylis glomerata* cv *Medly*) ont été cultivés en conditions semi-contrôlées en monoculture dans des grands tubes (1,5 m) en PVC remplis de sol. Les plantes ont été soumises à une période de sécheresse par un arrêt d'irrigation et une interception des précipitations pendant 50 jours. Les teneurs en fructanes et en saccharose ont été mesurées dans les méristèmes foliaires, dans les racines et dans les organes de réserve (pivot, stolon, rhizome) au début du traitement (jour 0), et après 20 et 50 jours de traitement correspondant respectivement à une sécheresse modérée et à une sécheresse sévère. Les stabilités membranaires des méristèmes foliaires et des racines ont

été mesurées chez des plantes irriguées et chez des plantes soumises à 50 jours d'arrêt d'irrigation (Zwicke *et al.*, 2015).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

La mesure du pourcentage de tissus verts réalisée 15 jours après la réhydratation a permis de classer les espèces selon leur degré décroissant de survie à la sécheresse : *To*, *Md*, *Dg*, *Tf*, *Pp*, *Fa* et *Pt* (figure 1).

Le niveau et l'évolution des teneurs en fructanes et en saccharose dans les méristèmes foliaires (figure 1A-G) et les racines (figure 1H-N) au cours de la sécheresse modérée (0-20 jours) puis de la sécheresse sévère (20-50 jours) varient selon les espèces étudiées.

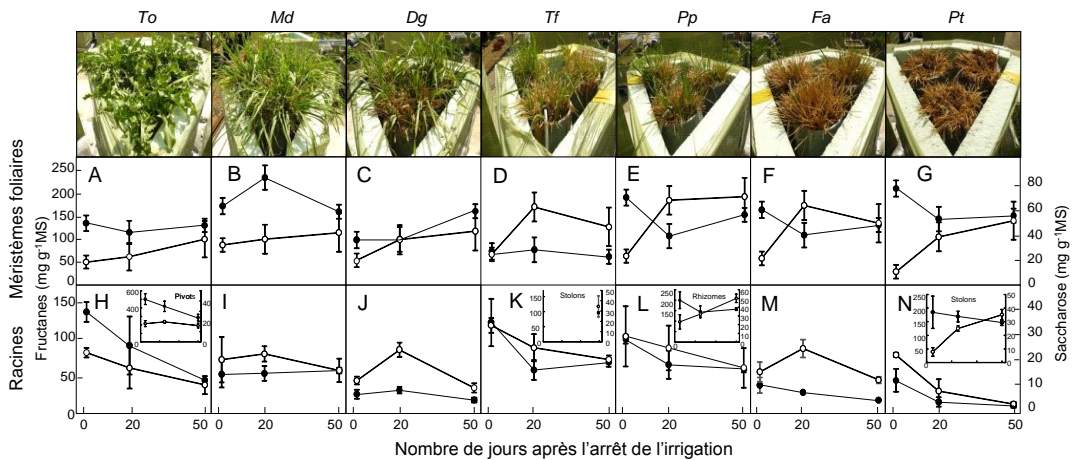


Figure 1 : évolution des teneurs en fructanes (ronds noirs ; échelles de gauche) et en saccharose (rond blanc ; échelles de droite) dans les méristèmes foliaires (A-G) et les racines (H-N) chez les sept populations de plantes soumises à 50 jours d'arrêt d'irrigation. Les teneurs en fructanes et saccharose dans les pivots racinaires (encart H), les stolons (encart K, N) ou les rhizomes (encart L) sont indiquées pour *To*, *Tf*, *Pp* et *Pt*. Les valeurs correspondent à la moyenne \pm l'erreur standard ($n=3$). *To*: *Taraxacum officinale*; *Md*: *Dactylis glomerata* cv Medly; *Dg*: *Dactylis glomerata*; *Tf*: *Trisetum flavescens*; *Pp*: *Poa pratensis*; *Fa*: *Festuca arundinacea*; *Pt*: *Poa trivialis*. Les photos de chaque population ont été prises deux semaines après la réhydratation.

Chez les espèces les plus résistantes (*To*, *Md*, *Dg*), les teneurs en saccharose et en fructanes des méristèmes foliaires sont peu affectées, voire augmentent (cas des teneurs en fructanes de *Md*) pendant les 20 premiers jours de traitement correspondant à une sécheresse modérée tandis que chez les espèces les plus sensibles (*Pp*, *Fa*, *Pt*), les teneurs en saccharose augmentent et les teneurs en fructanes diminuent. Dans les racines et les organes de réserve, les teneurs en fructanes sont stables chez les espèces les plus résistantes (*To*, *Md*, *Dg*) pendant le stress hydrique modéré alors qu'elles tendent à diminuer chez les espèces les plus sensibles.

Pendant le stress sévère, les teneurs en fructanes et en saccharose sont généralement stables dans les méristèmes foliaires. Dans les racines, les teneurs en fructanes sont stables alors que les teneurs en saccharose tendent à diminuer, sauf dans les rhizomes de *Pp* et les stolons de *Pt* qui accumulent du saccharose pendant toute la durée du stress. Ces résultats suggèrent que le maintien voire l'augmentation des teneurs en fructanes pourrait contribuer à la meilleure résistance à la sécheresse.

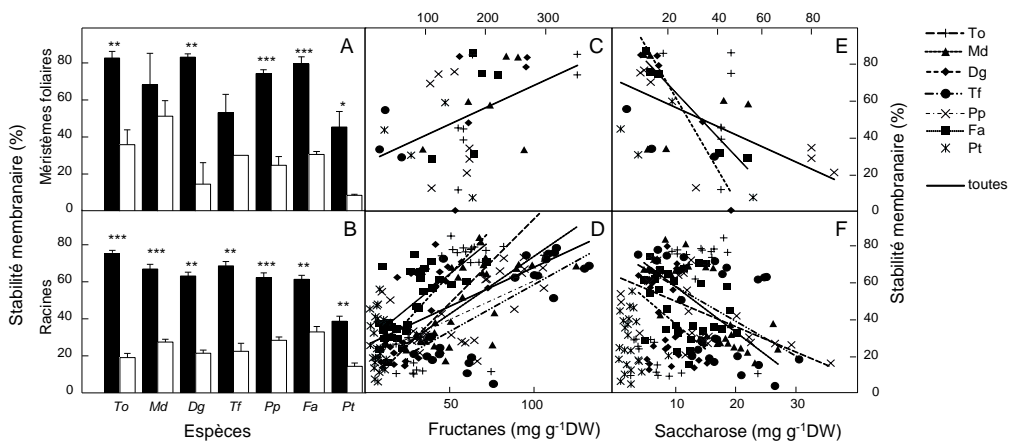


Figure 2: A, B : stabilité membranaire mesurée dans les méristèmes foliaires (A) et les racines (B) chez les sept populations de plantes soumises à 50 jours d'arrêt d'irrigation (barres blanches) ou continuellement irriguées (barres noires). Les valeurs correspondent à la moyenne \pm l'erreur standard (n=3). Les étoiles indiquent les différences significatives entre les plantes irriguées et non irriguées : * $P \leq 0.05$; ** $P \leq 0.01$; *** $P \leq 0.001$. C-F : Corrélation entre la stabilité membranaire et la teneur en saccharose (C, E) ou en fructanes (D, F) dans les méristèmes foliaires (C, E) ou dans les racines (D, F) des plantes irriguées ou non irriguées pendant 50 jours. Pour les racines, les analyses ont été réalisées à cinq profondeurs (0-15 ; 15-30 ; 30-40 ; 40-90 et 90-150 cm). Les lignes indiquent des corrélations significatives (* $P \leq 0.05$) soit pour l'ensemble des populations (ligne pleine) ou pour une population (ligne pointillée). To : *Taraxacum officinale* ; Md : *Dactylis glomerata* cv Medly ; Dg : *Dactylis glomerata* ; Tf : *Trisetum flavescens* ; Pp : *Poa pratensis* ; Fa : *Festuca arundinacea* ; Pt : *Poa trivialis*.

Au cours de la sécheresse, la diminution de la stabilité membranaire est variable selon les espèces et selon les tissus (figure 2 AB). C'est dans les méristèmes foliaires de l'écotype méditerranéen de dactyle (*Md*) que la stabilité membranaire diminue le moins. Les larges gammes de teneurs en sucres et de stabilité membranaire observées sur l'ensemble des espèces ont permis de tester les corrélations entre ces deux paramètres dans les différents tissus (figure 2 CEDF). Pour toutes les espèces à l'exception de la plus sensible (*Pt*), la stabilité membranaire et la teneur en fructanes dans les racines sont corrélées positivement alors que les corrélations mises en évidence (*Md*, *Dg*, *Pp*, *Tf*) entre stabilité membranaire et teneur en saccharose sont négatives. En considérant l'ensemble des populations, la stabilité membranaire des méristèmes foliaires est corrélée positivement avec la teneur en fructanes et négativement avec celle du saccharose.

Ce résultat corrobore pour la première fois *in vivo* le rôle protecteur des fructanes vis-à-vis des membranes.

CONCLUSION

Pour résister et survivre à la sécheresse, les plantes développent différentes stratégies qui leur permettent d'éviter, d'ajourner ou de tolérer le stress (Verslues *et al.*, 2006). Parmi les stratégies qui leur permettent d'ajourner ou tolérer le stress, les sucres solubles jouent un rôle important et reconnu, en qualité d'osmolytes vacuolaires, de composés compatibles cytoplasmiques, d'osmoprotectants et de réserve carbonée mobilisable lors de la réhydratation. La présente étude montre pour la première fois *in vivo* le rôle déterminant des fructanes comme osmoprotectants. Des études réalisées sur vacuoles isolées ont montré que les fructanes sont localisés dans ce compartiment cellulaire (Wagner *et al.*, 1983). Ils protégeraient donc le tonoplaste. Dans des conditions de stress hydrique provoquées par le gel, des fructanes ont été retrouvés dans la paroi chez l'avoine (Livingston et Henson, 1998). S'il s'avère qu'en réponse à la sécheresse, les fructanes se retrouvent dans la paroi, ce qui à notre connaissance n'a pas encore été testé, ils pourraient alors aussi protéger la membrane plasmique.

BIBLIOGRAPHIE

- Amiard V., Morvan-Bertrand A., Billard J.P., Huault C., Keller F. and Prud'homme M.P. 2003. Fructans, but not the sucrosyl-galactosides, raffinose and loliose, are affected by drought stress in perennial ryegrass. *Plant Physiology* 132: 2218-2229.
- Bie X., Wang K., She M., Du L., Zhang S., Li J., Gao X., Lin Z. and Ye X. 2012. Combinational transformation of three wheat genes encoding fructan biosynthesis enzymes confers increased fructan content and tolerance to abiotic stresses in tobacco. *Plant Cell Report* 31:2229-2238.
- Chatterton N.J., Harrison P., Bennett J.H. and Asay K.H. 1989. Carbohydrate partitioning in 185 accessions of Gramineae grown under warm and cool temperatures. *Journal of Plant Physiology* 134: 169-179.
- Hincha D.K., Livingston D.P., Premakumar R., Zuther H., Obel N., Cacela C. and Heyer A. 2007. Fructans from oat and rye: composition and effects on membrane stability during drying. *Biochimica and Biophysica Acta* 1768: 1611-1619.
- Hincha D.K., Popova A.V. and Cacela C. 2006. Effects of sugars on the stability and structure of lipid membranes during drying. In: A. Leitmannova Liu (Ed.), *Advances in planar lipid bilayers and liposomes*, vol. 3, Elsevier, Amsterdam, pp. 189-217.
- Jensen K.B., Harrison P., Chatterton N.J., Bushman B.S. and Creech J.E. 2014. Seasonal trends in non structural carbohydrates in cool- and warm-season grasses. *Crop Science* 54: 2328-2340.
- Pilon-Smits EAH., Ebskamp MJM., Paul M.J., Jeuken MJW., Weisbeek P.J. and Smeekens SCM. 1995. Improved performance of transgenic fructan-accumulating tobacco under drought stress. *Plant Physiology* 107: 125-130.
- Pilon-Smits EAH., Terry N., Sears T. and van Dun K. 1999. Enhanced drought resistance in fructan-producing sugar beet. *Plant Physiology and Biochemistry* 37: 313-317.
- Livingston DPIII, Henson CA. 1998. Apoplastic sugars, fructans, fructan exohydrolase, and invertase in winter oat: responses to second-phase cold hardening. *Plant Physiology* 116: 403-408.
- Livingston D.P., Hincha D.K. and Heyer A.G. 2009. Fructan and its relationship to abiotic stress tolerance in plants. *Cellular and Molecular Life Science* 66: 2007-2023.
- Thomas H. 1991. Accumulation and consumption of solutes in swards of *Lolium perenne* during drought and after rewatering. *New Phytologist* 118: 35-48.
- Vereyken I.J., Chupin V., Demel R.A., Smeekens S.C., de Kruijff B. 2001. Fructans insert between the headgroups of phospholipids. *Biochimica and Biophysica Acta* 1510: 307-320.
- Vereyken I.J., Chupin V., Hoekstra F.A., Smeekens S.C., de Kruijff B. 2003. The effect of fructan on membrane lipid organization and dynamics in the dry state. *Biophysical Journal* 84: 3759-3766.
- Verslues P.E., Agarwal M., Katiyar-Agarwal S., Zhu J. and Zhu JK. 2006. Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status. *The Plant Journal* 45: 523-539.

Volaire F. and Lelièvre F. 1997. Production, persistence, and water-soluble carbohydrate accumulation in 21 contrasting populations of *Dactylis glomerata* L. subjected to severe drought in the south of France. *Australian Journal of Agricultural Research* 48: 933-944.

Volaire F. and Lelièvre F. 2001. Drought survival in *Dactylis glomerata* and *Festuca arundinacea* under similar rooting conditions in tubes. *Plant and Soil* 229: 225-234.

Wagner W., Keller F. and Wiemken A. 1983. Fructan metabolism in cereals: induction in leaves and compartmentation in protoplasts and vacuoles. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie* 112: 359-372.

Wilson R., Kachman S. and Martin A. 2001. Seasonal changes in glucose, fructose, sucrose, and fructans in the roots of dandelion. *Weed Science*, 49: 150–155.

Zwicke M. 2013. Impacts d'une canicule sécheresse sur le fonctionnement et la structure des communautés végétales de l'écosystème prairial. Doctorat de l'Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand, 304pp.

Zwicke M., Picon-Cochard C., Morvan-Bertrand A., Prud'homme M.P. and Volaire F. 2015. What functional strategies drive drought survival and recovery of perennial species from upland grassland? *Annals of Botany* (sous presse) doi:10.1093/aob/mcv037.

UN MÉCANISME PHYSIOLOGIQUE EXPLIQUANT LA TOLÉRANCE DES RENDEMENTS À LA SÉCHERESSE DE FIN DE PRINTEMPS CHEZ DIFFÉRENTES ESPÈCES ET CULTIVARS FOURRAGERS PÉRENNES EN CONDITIONS TEMPÉRÉES

A PHYSIOLOGICAL MECHANISM UNDERLYING YIELD PERFORMANCE UNDER DROUGHT AMONG PERENNIAL FORAGE CROPS UNDER TEMPERATE CONDITIONS

Thibaut Remacle, Pierre Hainaut, Christian Decamps,
Richard Lambert, Walid Sadok

walid.sadok@uclouvain.be

Stress Agronomy Group, Earth and Life Institute, Université catholique de Louvain, Croix du Sud 2, L7.05.14, 1348 Louvain-la-Neuve, Belgium.

RÉSUMÉ

À cause du réchauffement climatique, les cultures fourragères en Belgique sont soumises à des déficits hydriques de fin de printemps plus importants, menaçant l'autonomie fourragère des exploitations agricoles. Le but de cette étude était de comparer les rendements de différentes espèces et variétés fourragères en situation de déficit hydrique imposé et d'identifier les mécanismes de tolérance à la sécheresse sous-jacents. Les rendements qualitatif et quantitatif ainsi que plusieurs paramètres d'échanges gazeux ont été mesurés sur 8 géotypes appartenant à 4 espèces en conditions hydrique limitante et bien irriguée. De plus, la réponse de la transpiration de la plante entière à des conditions de déficit hydrique a été évaluée en serre et chambre de culture. Notre étude a révélé l'existence d'une variabilité génétique des rendements en situation de sécheresse, celle-ci n'étant pas corrélée avec les paramètres instantanés mesurés au champ. Au contraire, la sensibilité de la transpiration de la plante entière au déficit en pression de vapeur (VPD) était fortement corrélée avec les rendements. Cette étude multi-environnementale souligne l'importance des réponses des cultures au VPD dans l'établissement de ces performances.

ABSTRACT

As a consequence of climate change, forage crops in Belgium are increasingly subjected to late spring water deficits, threatening the autonomy of cropping systems. The goal of

this study was to compare the yield performances of forage crops under water deficit conditions, and identify the underlying drought tolerance mechanisms. For this purpose, quantitative and qualitative yield traits along with several gas exchange-related physiological traits were measured in the field on 8 genotypes belonging to 4 different species under both well-watered and water deficit conditions. In addition, whole plant transpiration response curves to water deficit conditions were examined under greenhouse and growth chamber conditions. The investigation showed yield genetic variability under drought, which was not linked to field-based instantaneous measurements. In contrast, whole plant transpiration sensitivity to increasing vapor pressure deficit (VPD) was correlated with the yield performances. This multi-environmental study highlights the importance of the crop sensitivity to VPD as a major player in the yield variability.

RÉSULTATS

Durant les deux années d'essais au champ (2013 et 2014), un déficit hydrique de 26 et 50 jours a été appliqué entre le mois de mai et de juillet, entre la première et deuxième coupe à l'aide d'un système bâché, sur deux variétés de ray-grass anglais, de dactyle, de trèfle violet et de luzerne (4 répétitions pour chacun des génotypes). Les parcelles témoins (4 répétitions) ont été maintenues irriguées. Une perte de rendement en matière sèche de 38 % en moyenne a été observée sur les deux années, avec une variabilité intra spécifique et interspécifique significative (entre 18 %, cv. Pavo, trèfle violet et 56 % cv. Alexis, luzerne). En revanche, le traitement n'a pas entraîné de modifications majeures de la qualité du fourrage ; seule la teneur en cendre brute fut réduite de 6.8 et 7.5 % la première et deuxième année respectivement. Les autres variables telles que les protéines brutes, les carbohydrates et la fibrosité n'ont pas été significativement affectées par le traitement imposé. Les mesures physiologiques d'échange gazeux instantanées (température du couvert et conductance stomatique) ont été fortement discriminées par le traitement imposé et ont été significativement variables entre les génotypes testés ($P < 0.0001$) lors des deux années.

Dans les conditions contrôlées de la chambre de culture et de la serre, les courbes de réponse de la transpiration de la plante entière (TR) aux déficits hydriques édaphique (FTSW) et atmosphérique (VPD) ont été caractérisées pour chacun des génotypes. Ces courbes de réponse ont été significativement variables entre les espèces et cultivars ($P < 0.0001$ et $P < 0.01$ respectivement). Parmi tous les caractères physiologiques considérés, seules la teneur relative en chlorophyll (SPAD) et la sensibilité de la réponse de la TR au VPD ont été corrélées avec les rendements observés en situation de déficit hydrique imposé. Ces corrélations répétables et fortes ($P < 0.011$ à $P < 0.0023$ et coefficient

de Pearson de 0.83 à 0.86 et de -0.89 à -0.90, pour les deux années respectivement) indiquent que les meilleures performances en situation de sécheresses sont probablement le résultat d'une stratégie d'économie d'eau résultant d'une réponse limitée de la TR au VPD.

En conclusion, ces résultats indiquent qu'il existe une variabilité forte de la tolérance à la sécheresse au sein de génotypes adaptés aux conditions tempérées, et que la transpiration de la plante entière est une variable physiologique-clé pour la mise en place du rendement en situation de sécheresse.

UTILISER LES MÉLANGES FOURRAGERS
POUR S'ADAPTER AU CHANGEMENT
CLIMATIQUE ET RÉDUIRE LES INTRANTS :
OPPORTUNITÉS ET DÉFIS

LA DIVERSITÉ FONCTIONNELLE RACINAIRE PEUT-ELLE FAVORISER LA RÉSILIENCE DES MÉLANGES DE GRAMINÉES MÉDITERRANÉENNES SOUS SÉCHERESSES SÉVÈRES ?

CAN FUNCTIONAL COMPLEMENTARITY OF PLANT STRATEGIES ENHANCE DROUGHT RESILIENCE IN ASSOCIATIONS OF NATIVE OR CULTIVATED MEDITERRANEAN GRASSES?

Karim Barkaoui¹, Marine Birouste², Pauline Bristiel², Catherine Roumet²,
Florence Volaire³

karim.barkaoui@cirad.fr

¹CIRAD. UMR SYSTEM. 2 place Pierre Viala, 34060 Montpellier Cedex 2, France, ²CNRS, CEFE UMR 5175, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5, France, ³Inra, CEFE UMR 5175, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5, France.

RÉSUMÉ

La durabilité des prairies est menacée sous changement climatique surtout en zones méditerranéennes. Comme une biodiversité élevée est reconnue pour stabiliser les communautés végétales, cette étude a testé si des mélanges d'espèces fourragères avec des stratégies fonctionnelles racinaires contrastées pouvaient améliorer les prélèvements hydriques et la résilience des couverts sous sécheresses sévères. Des monocultures et des mélanges bi ou tri-spécifiques de graminées pérennes ont été comparés dans un essai au champ sous sécheresse estivale moyenne et extrême dans le sud de la France.

Les traits racinaires ont permis de calculer l'identité fonctionnelle (traits moyens des espèces associées) et la diversité fonctionnelle (différence de traits) pour chaque mélange. Overyielding et résilience ont été estimés par des mesures de biomasses aériennes (AGB). La fraction de l'eau du sol transpirable par les plantes (TTSW) a été mesurée. Pour tous les traitements et niveaux de sécheresse, AGB et résilience sont très corrélés à TTSW et profondeur racinaire. L'identité fonctionnelle racinaire permet de mieux expliquer les réponses d'overyielding et de résilience que la diversité fonctionnelle. Ces résultats ont des implications pour la conception de mélanges fourragers adaptés aux zones sèches.

ABSTRACT

The sustainability of grasslands is threatened under climate change especially in Mediterranean areas. As biodiversity is increasingly recognized to enhance and stabilize processes within plant communities, we aimed to test whether the associations of forage species with contrasting belowground functional strategies improve soil water use and resilience of biomass productivity under increasing summer aridity. Monocultures and bi- or tri-specific mixtures of perennial grasses were compared in a 3-years field experiment under either an average or an extreme summer drought scenario in southern France. From the measured root traits, both the functional identity (mean traits of associated species) and the functional diversity (trait differences) were calculated for each mixture. Overyielding and resilience were assessed from seasonal aboveground biomass (AGB). Total Transpirable Soil Water (TTSW) was derived from monthly soil water content monitoring. Across all treatments and drought scenari, AGB productivity and resilience were highly correlated with TTSW and root depth. The functional identity of mixtures better explained overyielding and resilience responses than the functional diversity. These results provide sound agro-ecological rules to design suitable associations of species for drought-prone areas.

INTRODUCTION

Les prairies et cultures fourragères sont parmi les agroécosystèmes les plus représentés à l'échelle du globe. Ils rendent de nombreux services écosystémiques comme la production de fourrage, le stockage de carbone dans le sol ou encore la préservation de la biodiversité (Gaujour *et al.*, 2012). Cependant, la durabilité des prairies permanentes et temporaires est aujourd'hui fortement menacée par les effets grandissants du changement climatique (Tubiello *et al.*, 2008). Dans les pays d'Europe du Sud, la réduction des précipitations, combinée à une hausse significative des températures et de l'évapotranspiration, se traduit déjà par des épisodes de sécheresse plus fréquents et plus intenses (IPCC 2014). Dans le pourtour méditerranéen, ces modifications du climat pourraient conduire à l'extension de près d'un mois des conditions estivales (Giannakopoulos *et al.*, 2009) ainsi qu'à de plus forts déficits hydriques annuels (Bindi & Olesen, 2011).

De plus en plus d'études d'écologie montrent que la biodiversité améliore la fourniture des services écosystémiques (Balvanera *et al.*, 2006). En particulier, la biodiversité permet de stabiliser les fonctions de l'écosystème (Hooper *et al.*, 2005) face aux fluctuations des conditions environnementales. En conséquence, maintenir de hauts niveaux de diversité biologique au sein des paysages agricoles a été identifié comme un

levier important pour garantir la multifonctionnalité de l'agriculture ainsi que sa pérennité dans un contexte de changement climatique. Le défi pour la recherche en agroécologie des prairies en zone méditerranéenne est donc de parvenir à identifier les bons agencements d'espèces végétales de sorte à concevoir des mélanges fourragers plurispécifiques résistants et résilients sous sécheresses sévères (Richardson *et al.*, 2010 ; Volaire *et al.*, 2014).

Différentes stratégies adaptatives permettent aux plantes d'éviter ou tolérer la déshydratation des tissus et donc de survivre lors des épisodes de sécheresse. Les caractéristiques fonctionnelles du système racinaire comme la profondeur racinaire, la biomasse des racines profondes, ou encore la densité des tissus racinaires, la longueur spécifique ou le diamètre moyen des racines fines jouent un rôle crucial dans les processus d'acquisition de l'eau du sol (Hernandez *et al.*, 2010 ; Pérez-Ramos *et al.*, 2013). Bien qu'encore peu de données soient disponibles sur le rôle des racines dans des conditions de plein champ sous sécheresses sévères, elles pourraient contribuer significativement à l'évitement de la déshydratation des plantes et à la résilience des couverts. De plus, associer des espèces végétales avec des caractéristiques fonctionnelles racinaires contrastées pourraient améliorer l'acquisition de l'eau sur l'ensemble du profil de sol et conférer aux couverts plurispécifiques une plus grande stabilité que les monocultures vis-à-vis des épisodes de sécheresse plus ou moins intenses.

En s'appuyant sur des concepts et méthodologie issus de l'écologie fonctionnelle, notre étude a pour objectif d'analyser l'impact de la diversité fonctionnelle racinaire sur l'utilisation de l'eau du sol, la production de biomasse et la résilience de la productivité des couverts d'espèces natives et de cultivars soumis à deux niveaux de sécheresses estivales. Nous avons fait l'hypothèse que : (i) la diversité fonctionnelle racinaire permet d'augmenter l'utilisation de l'eau du sol et ainsi d'améliorer la production de biomasse et sa résilience ; et (ii) les effets de la diversité fonctionnelle seraient d'autant plus marqués au sein des couverts que les stress dus à la sécheresse estivale seraient intenses.

MÉTHODOLOGIE

Deux expérimentations jumelles ont été installées en mars 2011 sur le terrain d'expérience du Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive à Montpellier, l'une avec trois espèces de graminées pérennes natives des Grands Causses (*Bromus erectus*, Be ; *Carex humilis*, Ch ; et *Festuca christiani-bernardii*, Fcb), et l'autre avec trois cultivars fourragers pérennes méditerranéens (*Dactylis glomerata* var. *Kasbah*, Kas ; *Dactylis glomerata* var. *Medly*, Med ; *Festuca arundinacea* var. *Centurion*, Cen). Le choix des six

espèces a été fait au préalable sur la base d'une caractérisation écologique et physiologique des espèces et de façon à avoir des profils d'enracinement contrastés au sein de chaque groupe d'espèces.

Chaque expérimentation (espèces natives et cultivars) a été subdivisée en 8 blocs. Au sein de chaque bloc, 7 placettes (1.33 m²) ont été plantées de telle façon à avoir chacune des trois espèces en monoculture (*i.e.*, 3 monocultures/bloc), toutes les combinaisons des mélanges bispécifiques (*i.e.*, 3 mélanges bispécifiques/bloc) et un mélange tri-spécifique/bloc.

Deux scénarios de sécheresses estivales ont été appliqués sur 4 blocs/expérimentation. Le premier scénario correspondait aux conditions de sécheresse estivale actuelles (normales sur 30 ans), soit un déficit hydrique d'environ -380 mm entre mars et août, tandis que le deuxième scénario correspondait à une sécheresse estivale extrême avec un déficit hydrique de -500 mm (sous dispositif d'exclusion de pluie).

La structure fonctionnelle de chaque communauté a été déterminée sur la base des valeurs de traits racinaires des six espèces cultivées en monoculture. Pour chaque monoculture, la profondeur racinaire (RDepth) et l'allocation de biomasse aux racines profondes (> 60 cm, RDeepBiom) ont été déterminées par carottages tout le long du profil de sol (tous les 15 cm de profondeur). Le diamètre moyen, la densité de tissus et la longueur spécifique des racines ont été estimées pour les racines fines (< 1 mm), sur le premier horizon (0-20 cm), à l'aide de scan Winrhizo. Une ACP a ensuite été réalisée avec ces cinq traits, et les coordonnées des espèces sur les premiers axes de a permis de déterminer leur identité fonctionnelle racinaire, axe par axe. Dans le cas des mélanges bi- ou tri-spécifiques, la moyenne des coordonnées des espèces sur chaque axe a été utilisée pour déterminer l'identité fonctionnelle. La variance des coordonnées a permis de déterminer la diversité fonctionnelle des communautés bi- et tri-spécifiques (nulle dans le cas des monocultures). Des mesures d'humidité du sol (1m20) entre mars 2012 et janvier 2013 ont permis d'estimer la quantité totale d'eau transpirable du sol (Total Transpirable Soil Water, TTSW). Afin de tester des effets de complémentarité et d'interaction entre espèces sur les TTSWs, les déviations entre les TTSWs observées dans les mélanges et la moyenne des TTSWs des monocultures correspondantes ont été calculées. Une déviation positive (ou négative) indique une valeur de TTSW plus (ou moins) importante que celle attendue sur la base des monocultures.

La productivité a été estimée par récoltes de biomasses aériennes/espèce en avril, octobre 2012 et mai 2013. La résilience des communautés a été estimée par le ratio des productions de biomasse de mai 2013 (après sécheresse) sur les productions d'avril 2012.

Les déviations de productivité (=overyielding) et de résilience ont été calculées pour chaque mélange bi- ou tri-spécifiques.

Enfin, afin de déterminer si l'identité ou la diversité fonctionnelle a eu un effet significatif sur l'utilisation de l'eau, la productivité ou la résilience des communautés (ou sur leur déviation respective), des séries de modèles mixtes, avec blocs et type d'espèces (natives ou cultivars) en facteurs aléatoires, ont été testées pour chaque variable d'intérêt selon une démarche additive. La comparaison entre modèles et le choix du meilleur modèle ont été faits à l'aide des critères d'information d'Aikake corrigés (AICc).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Les deux premiers axes de l'ACP réalisée avec les traits racinaires ont expliqué 93.64 % de la variabilité totale (figure 1). Le premier axe (50.51 %) discrimine les espèces vis-à-vis de leur stratégie d'exploration du sol par les racines. Il oppose des espèces avec des enracinements plus profonds (RDepth) et avec une plus grande quantité de racines dans les horizons profonds (RDeepBiom), à des espèces à enracinement superficiel et dont les racines se concentrent plutôt dans les 30 premiers centimètres. L'importance de cet axe reflète la façon dont les espèces ont été choisies pour l'expérimentation qui avait pour objectif d'avoir des espèces avec des profils d'enracinements contrastés. Le deuxième axe (37.13 %) discrimine les espèces vis-à-vis de la morphologie de leurs racines. Il oppose des espèces avec des diamètres racinaires (Rdiam) et des densités de tissus racinaires (RTD) plus importants, à des espèces avec des racines plus fines, moins denses, mais dont la longueur spécifique (SRL) est plus élevée. Ce deuxième axe n'était pas initialement visé par le choix des espèces, mais il reflète des compromis morphologiques des racines que l'on retrouve dans un grand nombre d'espèces herbacées.

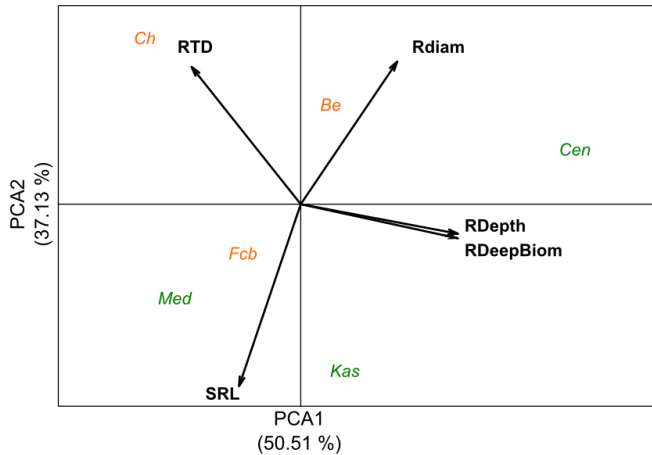


Figure 1 : analyse en composantes principales des traits racinaires des espèces sélectionnées (voir texte).

Malgré des conditions édaphiques homogènes, la TTSW a varié du simple au triple selon les communautés (de 40 à 135 mm). Les TTSWs des communautés de cultivars ont été plus élevées que celles des espèces natives. L'identité fonctionnelle racinaire, que ce soit sur le premier ou le second axe de l'ACP, a contribué significativement à expliquer les variations des TTSWs pour les deux groupes d'espèces. Une relation positive a été trouvée entre le premier axe de l'ACP et la TTSW ($\chi^2 = 10.70$, $p = 0.0011$, figure 2), indiquant que les communautés avec des enracinements plus profonds et plus développés en profondeur ont eu une meilleure capacité d'extraction de l'eau du sol. L'utilisation de l'eau des horizons profonds ne se fait donc pas au détriment de l'utilisation de l'eau des horizons de surface, et reflète le fait que les espèces à enracinements profonds sont aussi des espèces qui ont globalement un système racinaire plus développé tout au long du profil de sol. Une relation positive, bien que plus faible, a également été trouvée avec le second axe de l'ACP ($\chi^2 = 7.058$, $p = 0.0079$, figure 2), suggérant de façon contre-intuitive que des racines plus denses, à diamètre plus élevé mais de longueur spécifique plus faible, ont une meilleure capacité d'extraction de l'eau du sol. En revanche, la diversité fonctionnelle racinaire n'a eu qu'un effet marginal sur la déviation des TTSWs par rapport aux monocultures, et celui-ci a davantage été porté par le second axe de l'ACP ($\chi^2 = 7.094$, $p = 0.0077$, figure 2). L'association d'espèces avec des profondeurs racinaires contrastées n'a donc pas permis aux communautés des prélèvements supérieures en profondeur, mais la diversité des morphologies racinaires au sein de chaque horizon a permis d'améliorer l'extraction d'eau dans ces horizons.

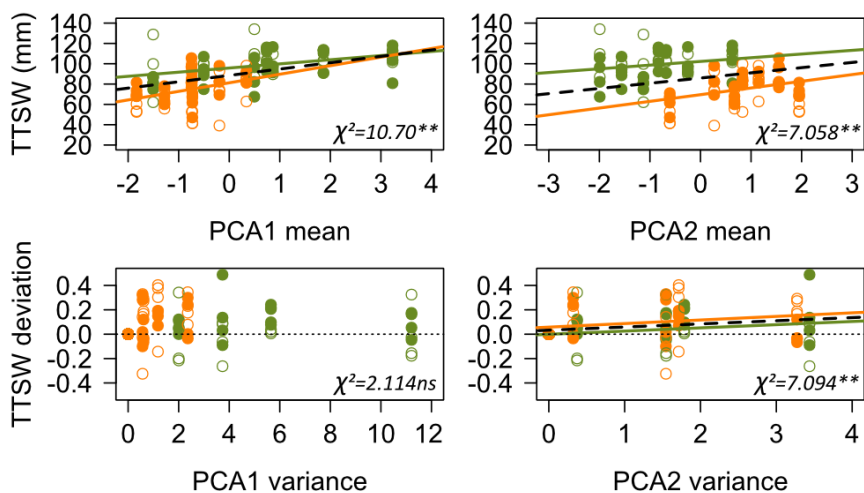


Figure 2: effet de l'identité (mean) et de la diversité (variance) fonctionnelle sur la TTSW des communautés et sa déviation par rapport aux monocultures. Les points représentent les différentes communautés (orange: espèces natives; vert: cultivars; points pleins: sécheresse estivale « normale»; points vides: « sécheresse estivale extrême»). Les lignes de couleurs correspondent aux prédictions du meilleur modèle linéaire mixte pour chaque groupe d'espèce tandis que la ligne pointillée noire correspond à l'effet moyen du modèle.

En 2012, après un an d'installation en conditions d'irrigation optimale, la productivité de printemps des communautés a varié de 45 à environ 1100 g.m², mais été relativement homogène pour les deux groupes d'espèces. Contrairement à ce qui a été observé pour la TTSW, aucune relation significative n'a été trouvée, ni entre l'identité fonctionnelle racinaire et la productivité des couverts, ni entre la diversité fonctionnelle racinaire des mélanges et « l'overyielding ». L'amélioration des TTSWs grâce à des enracinements plus profonds n'a donc pas amélioré la productivité, ce qui suggère que des facteurs supplémentaires, *a fortiori* aériens, ont eu un impact plus important que l'alimentation hydrique sur le fonctionnement des couverts. Cela est cohérent avec le fait que les couverts n'avaient pas été soumis au stress hydrique en avril 2012. Des processus liés à la compétition pour la lumière ont en revanche très probablement été déterminants pour expliquer les productivités observées.

Après les forts stress hydriques de la période estivale, la résilience des communautés a varié d'un facteur cinq (de 1 à 5) et a été globalement meilleure pour les cultivars. L'identité fonctionnelle racinaire s'est révélée être un facteur déterminant de la résilience pour les deux groupes d'espèces. De très fortes relations positives ont été trouvées entre les coordonnées de l'ACP et la résilience des communautés, et ce, aussi bien pour le

premier axe ($\chi^2 = 17.15$, $p < 0.0001$) que pour le deuxième ($\chi^2 = 10.35$, $p = 0.0013$), indiquant comme pour la TTSW, que la profondeur d'enracinement, la quantité de racines profondes ainsi que la morphologie des racines ont permis aux communautés de tirer meilleur profit de l'eau stockée dans tous les horizons et en particulier dans les horizons profonds. En revanche, contrairement à nos attentes, la diversité fonctionnelle racinaire au sein des mélanges n'a pas eu d'effet significatif sur l'amélioration de la résilience par rapport aux monocultures. D'autre part, bien que les communautés soient légèrement plus résilientes après de plus fortes sécheresses estivales, les deux scénarios climatiques n'ont pas eu d'effet significatif et aucune interaction avec la diversité fonctionnelle n'a été détectée.

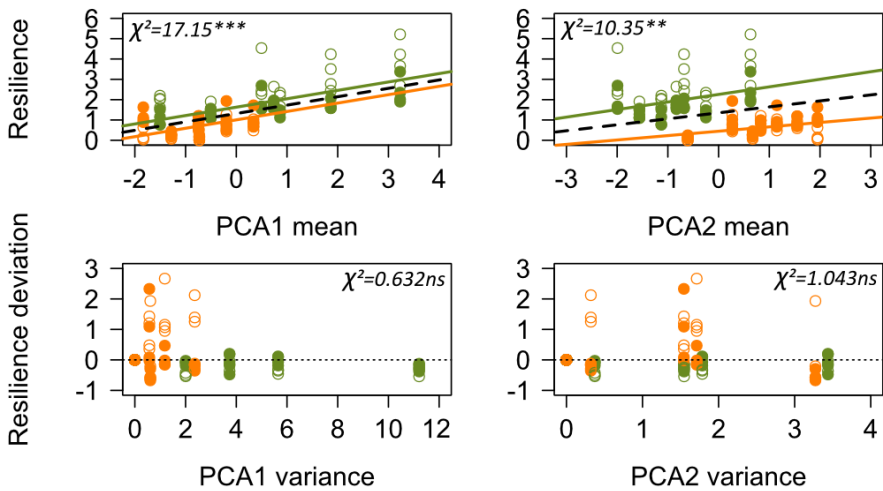


Figure 3: effet de l'identité (mean) et de la diversité (variance) fonctionnelle sur la résilience des communautés et sa déviation par rapport aux monocultures. Les points représentent les différentes communautés (orange: espèces natives; vert: cultivars; points pleins: sécheresse estivale « normale»; points vides: « sécheresse estivale extrême»). Les lignes de couleurs correspondent aux prédictions du meilleur modèle linéaire mixte pour chaque groupe d'espèce tandis que la ligne pointillée noire correspond à l'effet moyen du modèle.

BIBLIOGRAPHIE

- Balvanera P., Pfisterer A.B., Buchmann N., He J.S., Nakashizuka T., Raffaelli D. and Schmid B. 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters*, 9: 1146-1156.
- Bindi M., Olesen J.E. 2011. The responses of agriculture in Europe to climate change. *Regional Environmental Change*, 11: S151-S158.
- Gaujour E., Amiaud B., Mignolet C. and Plantureux S., 2012. Factors and processes affecting plant biodiversity in permanent grasslands. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 32 : 133-160.
- Giannakopoulos C., Le Sager P., Bindi M., Moriondo M., Kostopoulou E. and Goodess C.M. 2009. Climatic changes and associated impacts in the Mediterranean resulting from a 2 degrees C global warming. *Global and Planetary Change*, 68: 209-224.
- Hooper D.U., Chapin F.S., Ewel J.J., Hector A., Inchausti P., Lavorel S., Lawton J.H., Lodge D.M., Loreau M., Naeem S., Schmid B., Setälä H., Symstad A.J., Vandermeer J. and Wardle D.A. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75: 3-35.
- Richardson P.J., Horrocks J. and Larson D.W. 2010. Drought resistance increases with species richness in restored populations and communities. *Basic and Applied Ecology*, 11: 204-215.
- Tubiello N., Soussana J.F. and Howden S.M. 2007. Crop and pasture response to climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(50) : 19686-19690
- Volaire F., Barkaoui K. and Norton M. 2014. Designing resilient and sustainable grasslands for a drier future: Adaptive strategies, functional traits and biotic interactions. *European Journal of Agronomy*, 52: 81-89.
- Hernández E.I., Vilagrosa A., Pausas J.G. and Bellot J. 2010. Morphological traits and water use strategies in seedlings of Mediterranean coexisting species. *Plant Ecology*, 207.
- Pérez-Ramos I.M., Volaire F., Fattet M., Blanchard A. and Roumet C. 2013. Tradeoffs between functional strategies for resource-use and drought-survival in Mediterranean rangeland species. *Environmental and Experimental Botany*, 87: 126-136.

RÔLE DES RACINES PROFONDES DANS LA RÉCUPÉRATION APRÈS UN STRESS HYDRIQUE SÉVÈRE DE MÉLANGES PRAIRIAUX

ROLE OF DEEP ROOTS FOR THE RECOVERY OF GRASSLAND MIXTURES AFTER A SEVERE DROUGHT

Catherine Picon-Cochard, Pauline Hernandez

catherine.cochard@clermont.inra.fr

Inra. Unité de Recherche sur l'Ecosystème Prairial. 5 chemin de Beaulieu,
63039 Clermont-Ferrand.

RÉSUMÉ

L'effet de complémentarité observé sur la biomasse aérienne des mélanges prairiaux conduit en général à une utilisation plus complète des ressources. En revanche la réponse de la biomasse des racines des mélanges reste moins claire à cause d'un manque de données. Sous stress hydrique sévère, les racines profondes (> 50 cm) jouent un rôle clé pour augmenter la résistance à la sécheresse des espèces ainsi que leur récupération tandis que les racines de surface (0-20 cm) sont soumises à un stress marqué qui peut conduire à leur mortalité. L'effet de complémentarité peut permettre aux mélanges prairiaux d'augmenter leur résistance et récupération à un stress hydrique sévère. Dans ce travail nous avons comparé la réponse à un stress hydrique sévère et après réhydratation des racines profondes de mélanges (1, 2 et 5 espèces) d'espèces issues de prairies de moyenne montagne. Hors stress hydrique, nous avons observé que la densité des racines profondes a augmenté dans les mélanges par rapport aux monocultures. En revanche cette surproduction de racines n'est pas observée dans le traitement sécheresse. Les mélanges les plus complémentaires contenant une espèce à enracinement superficiel (trisetè, pâturin des prés) et une espèce à enracinement profond (dactyle, fétuque) ont eu une surproduction de racines profondes à la fin du stress et après réhydratation. On peut faire l'hypothèse que la trisetè et le pâturin ont eu un effet positif sur la densité des racines profondes du dactyle et de la fétuque. En conclusion, le stress hydrique a modifié la mise en place de la surproduction de racines en profondeur, ce qui a probablement limité la résistance au stress des mélanges et la récupération à court terme. L'analyse à plus long terme (+1 an) est en cours pour comprendre la dynamique temporelle des racines

profondes et des racines de surface de ces mélanges ainsi que le suivi de l'arrière effet du stress hydrique.

ABSTRACT

The complementary effect observed on the aboveground biomass of grassland mixtures generally results in a more complete use of resources. However the response of root biomass mixtures remains less clear because of a lack of data. Under severe water stress, the deep roots (> 50 cm) are key organs to increase the species resistance and recovery while roots present at shallow soil layer (0-20 cm) are subject to a marked stress that can lead to their mortality. We expect that the complementary effect can allow grassland mixtures to increase their resistance and recovery to severe water stress. In this study we compared the response to severe water stress and after rehydration of the deep roots of mixtures (1, 2 and 5 species) of species originated from upland grassland. Under well-watered conditions, we observed that the density of deep roots increased in the mixtures compared to monocultures, whereas it was not observed in the drought treatment. The most complementary mixtures containing a shallow-rooted species (yellow oat-grass, Kentucky bluegrass), and a deep rooted species (cocksfoot, tall fescue) had an overproduction of deep roots at the end of stress and after rehydration. We can hypothesize that yellow oat-grass and Kentucky blue grass had a positive effect on the density of the deep roots of cocksfoot and tall fescue. In conclusion, water stress altered the development of the overproduction of deep roots, which may have probably limited the drought stress resistance and short term recovery of mixtures. The longer-term analysis (one year) is underway to understand the temporal dynamics of deep roots and surface roots of these mixtures as well as monitoring of lag effect of water stress.

INTRODUCTION

Les mélanges prairiaux plus divers en espèces végétales ont en général une production aérienne plus élevée que celle des monocultures (Cardinale 2007). Ceci peut s'expliquer par un effet de complémentarité de niche et/ou un effet de sélection (Loreau & Hector, 2001). La complémentarité de niche conduit à une capture plus complète des ressources du sol par les plantes en mélange grâce notamment à une augmentation de la biomasse racinaire en profondeur (Skinner *et al.*, 2006 ; Mueller *et al.*, 2013). De plus l'hypothèse d'assurance écologique suggère que la présence d'un grand nombre d'espèces dans un mélange assure la stabilité de la production à long terme.

Les graminées qui sont dominantes dans les prairies produisent des racines essentiellement à la surface du sol (85 % de la biomasse à 0-40 cm ; Dahlman & Kucera,

1965), cependant les racines des graminées de grande taille, telles que la fétuque élevée ou le dactyle aggloméré, peuvent coloniser le sol à plus de 1 m de profondeur (Schenk et Jackson, 2002 ; Pagès et Picon-Cochard, 2014). Bien qu'il existe des différences de profondeur d'enracinement entre espèces, il a été montré par des suivis des isotopes de l'eau que les plantes utilisent préférentiellement l'eau de surface en condition hydrique non limitante pour la croissance (Picon-Cochard *et al.*, 2001 ; Hoekstra *et al.*, 2014). Alors qu'en conditions hydriques limitantes (stress modéré) les espèces prélèvent l'eau plus en profondeur, ce qui contribue à la stratégie d'évitement du stress hydrique (Chaves, 2002 ; Ludlow, 1989 ; Zwicke *et al.*, 2015).

La fréquence et l'intensité plus élevées de stress hydrique extrême doivent diminuer la production prairiale ainsi que la capacité de récupération des espèces (Smith, 2011 ; Zwicke *et al.*, 2015). Dans ces conditions, on peut se demander si les mélanges prairiaux présentant une plus grande complémentarité de niche verticale dans le sol auront une meilleure récupération, suite à un stress hydrique sévère, que les mélanges avec des espèces à enracinement similaire ou superficiel. De plus, le rôle des racines profondes dans la récupération après un stress sévère ayant conduit à la mortalité des feuilles (sénescence complète du couvert) reste largement inexploré.

Dans cette étude, nous avons suivi la récupération de mélanges prairiaux suite à un stress hydrique extrême, à court terme (1 mois) et à plus long terme (4 mois). Nous faisons l'hypothèse que les mélanges à 5 espèces et les mélanges associant une espèce à enracinement superficiel et une espèce à enracinement profond ont plus de racines en profondeur. La complémentarité de niche verticale permet d'augmenter le prélèvement d'eau en profondeur pendant le stress et lors de la récupération à court terme au stress.

MÉTHODOLOGIE

Quatre espèces de graminées prairiales issues de moyenne montagne (*Dactylis glomerata*, dg ; *Festuca arundinacea*, fa ; *Poa pratensis*, pp ; *Trisetum flavescens*, tf) et une espèce de légumineuse (*Trifolium repens*, tr) ont été plantées à l'automne 2012 dans des bacs contenant un sol prairial (100L, diamètre 37.5cm, hauteur 93cm) et de l'engrais retard (3.5 kg m⁻³, NPK 14-7-14, Multicote 12, Israël). Trois types de mélanges ont été constitués à 1, 2 et 5 espèces, en plantant 30 individus par bac. L'humidité du sol a été mesurée à 3 profondeurs (15, 30, 50 cm, ECHO-5, Decagon, USA) et des tubes transparents (5cm diamètre) ont été placés horizontalement à 80 cm de profondeur pour mesurer avec un minirhizotron (BTC2, Bartztechnology, USA) la densité des racines (mm cm⁻²). Au printemps 2014, les bacs ont été placés sur des balances pour mesurer en

continu l'évapotranspiration des couverts. L'humidité du sol des bacs a été maintenue à 80 % de la capacité au champ (pluie + irrigation). De juin à août, toutes les pluies ont été interceptées par un écran de pluie mobile sur la moitié des bacs pour induire un stress hydrique sévère induisant la sénescence complète du couvert. Les bacs ont ensuite été réhydratés jusqu'au printemps suivant pour suivre la récupération à plus long-terme des couverts prairiaux. La biomasse aérienne (g m^{-2}) a été récoltée 5 fois d'avril à octobre.

La production relative de longueur racinaire dans les mélanges a été calculée comme le rapport entre la longueur observée du mélange et la longueur estimée du mélange à partir des longueurs des monocultures présentes dans chaque mélange pondérées par leur abondance relative dans la biomasse aérienne. Un ratio supérieur à 1 correspond à une surproduction de racines dans les mélanges par rapport à l'attendu basé sur les monocultures.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

En monocultures, trois des cinq espèces étudiées présentent des valeurs de longueur de racines profondes supérieures à 28 mm cm^{-2} , le dactyle (dg), la fétuque (fa) et le trèfle (tr). Le pâturin (pp) et la trisète (tf) ont des valeurs nettement plus faibles de l'ordre de 10 mm cm^{-2} . De plus les mélanges présentant le plus de racines profondes sont ceux contenant le dactyle (dg) et la fétuque élevée (fa), même si elles sont associées à des espèces à enracinement plus superficiel comme le pâturin ou la trisète. Ceci confirme les données de profondeur d'enracinement de ces espèces mais la présence d'une autre espèce dans le mélange n'a pas augmenté la densité des racines. Dans le cas des mélanges associant pâturin ou trisète avec le trèfle, la densité de racines est plus faible qu'avec la présence de dactyle ou fétuque. Le mélange à 5 espèces a les valeurs les plus élevées de densité de racines profondes par rapport aux monocultures et aux mélanges à 2 espèces, quelle que soit la période considérée (figure 1A). Ceci s'accompagne d'une surproduction de racines (ratio = 1.51), tandis que les mélanges à 2 espèces ont un ratio de 1.06 (figure 2A). Ce résultat confirme les données de la littérature (Skinner *et al.*, 2004 ; Mueller *et al.*, 2013 ; Ravenek *et al.*, 2014) et devrait s'accompagner d'une surproduction de biomasse aérienne.

Cette surproduction de racines n'est pas observée dans le traitement sécheresse, même si une tendance commence à apparaître 4 mois après la sécheresse (figure 1B). La baisse de la longueur des racines profondes en réponse au stress (-28 % en moyenne pour tous les mélanges) a ainsi réduit l'effet positif de la diversité observée dans le traitement témoin.

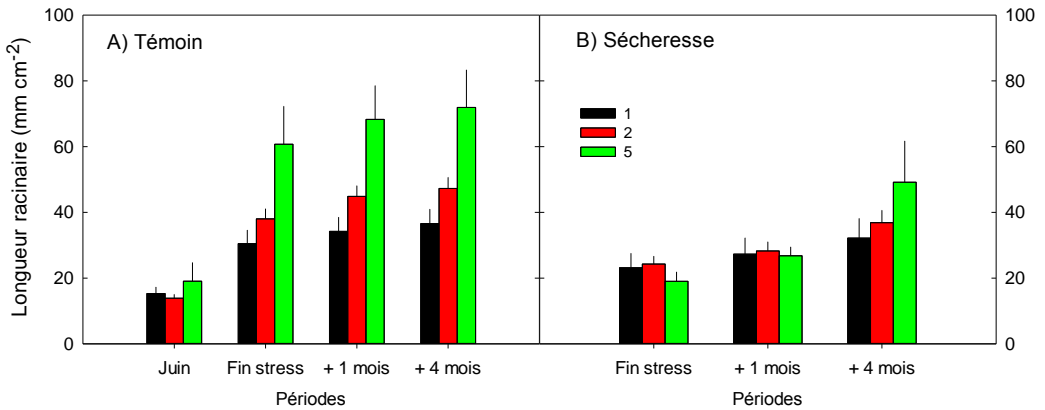


Figure 1 : longueur de racines profondes pour des mélanges à 1, 2, 5 espèces mesurée avant le stress en juin, à la fin du stress, +1 mois et +4 mois après la réhydratation des couverts, pour les témoins (A) et pour le traitement sécheresse (B). Moyenne + sem, n=3.

De plus l'effet négatif du stress hydrique est plus marqué sur le mélange à 5 espèces (-55 %) que sur les mélanges à 2 espèces (-30 %) (figure 2B) et sur les mélanges avec le trèfle ainsi que sa monoculture (-45 %). Ces résultats montrent que le stress hydrique sévère imposé dans cette expérimentation a eu un effet négatif sur la surproduction de racines dans les mélanges à 5 espèces. La mortalité de 2 des 5 espèces induite par le stress hydrique (fa et tr) pourrait expliquer cette sous-production de racines profondes. De plus ce travail confirme la sensibilité du trèfle blanc au stress hydrique sévère (Hogh-Jensen et Schjoerring, 1997). Sous stress hydrique, l'identité fonctionnelle (effet de sélection) semble donc jouer un rôle plus important dans les mélanges que la complémentarité de niche verticale.

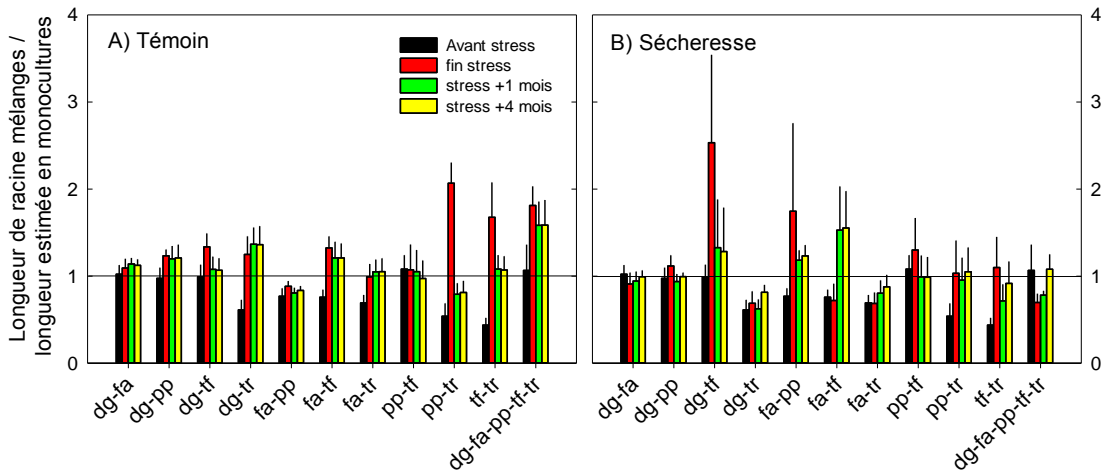


Figure 2 : rapport entre la longueur de racines mesurée dans les mélanges (2 et 5 espèces) et la longueur du mélange estimée à partir de la longueur des monocultures pondérée par l'abondance relative des espèces dans la biomasse aérienne. Le rapport est calculé avant le stress, à la fin du stress, +1 mois et + 4 mois après la réhydratation des couverts, pour les témoins (A) et le pour le traitement sécheresse (B). Une valeur supérieure à 1 correspond à une surproduction de racines dans les mélanges par rapport aux monocultures. Moyenne + sem, n=3.

Les mélanges les plus complémentaires contenant une espèce à enracinement superficiel (tf ou pp) et une espèce à enracinement profond (dg ou fa) ont eu une surproduction de racines profondes à la fin du stress (dg-tf ; fa-pp) et après réhydratation (+1 et + 4 mois ; dg-tf ; fa-pp ; fa-tf) (figure 2B). On peut faire l'hypothèse que la trisetè et le pâturin ont eu un effet positif sur la densité des racines profondes du dactyle et de la fétuque.

En conclusion, le stress hydrique sévère appliqué dans cette expérimentation a modifié la mise en place de l'effet de complémentarité de niche verticale dans les mélanges prairiaux les plus diversifiés en espèces. L'effet négatif du stress a été le plus marqué sur le trèfle (longueur divisée par 2 dans les monocultures) ce qui a réduit sa capacité à utiliser l'eau disponible en profondeur. La fétuque élevée a survécu au stress dans les monocultures et les mélanges à 2 espèces mais pas dans le mélange à 5 espèces, ce qui indique que la compétition pour l'eau a été plus intense dans ces mélanges. L'analyse à plus long terme (+1 an) est en cours pour comprendre la dynamique temporelle des racines profondes et des racines de surface de ces mélanges ainsi que le suivi de l'arrière effet du stress hydrique.

BIBLIOGRAPHIE

- Cardinale B.J., Wright J.P., Cadotte M.W., Carroll I.T., Hector A., Srivastava D.S., Loreau M. and Weis J.J. 2007. Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *PNAS* 104:18123-18128.
- Chaves M.M. 2002. How plants cope with water stress in the field? Photosynthesis and growth. *Ann. Bot.* 89: 907–916.
- Dahlman R.C. and Kucera C.L. 1965. Root productivity and turnover in native prairie. *Ecology* 46:84-89.
- Hogh-Jensen H. and Schjoerring J.K. 1997. Effects of drought and inorganic N form on nitrogen fixation and carbon isotope discrimination in *Trifolium repens*. *Plant Physio.Biochem.* 35:55-62.
- Hoekstra N.J., Finn J.A., Hofer D. and Lüscher A. 2014. The effect of drought and interspecific interactions on depth of water uptake in deep- and shallow-rooting grassland species as determined by $\delta^{18}\text{O}$ natural abundance. *Biogeosci.* 11:4493-4506.
- Loreau M. and Hector A. 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412:72-76
- Ludlow MM 1989 Strategies of response to water stress. In: K Kreeb, H Richter, T Hinckley, eds. Structural and functional responses to environmental stresses. The Hague, The Netherlands: SPB Academic Publishers, 269–281.
- Mueller K.E., Tilman D., Fornara D.A. and Hobbie SE. 2013. Root depth distribution and the diversity-productivity relationship in a long-term grassland experiment. *Ecology* 94:787-793.
- Pagès L. and Picon-Cochard C. 2014 Modelling the root system architecture of Poaceae. Can we simulate integrated traits from morphological parameters of growth and branching? *New Phytol.* 204:149-158
- Picon-Cochard C., Nsourou-Obame A., Collet C., Guehl J.M. and Ferhi A. 2001 Competition for water between walnut seedlings (*Juglans regia*) and rye grass (*Lolium perenne*) assessed by carbon isotope discrimination and $\delta^{18}\text{O}$ enrichment. *Tree Physiol.* 21:183-191.
- Schenk H.J., Jackson R.B. 2002 The global biogeography of roots. *Ecol. Monographs* 72:311-328.
- Skinner R.H., Gustine D.L., Sanderson M.A. 2004 Growth, water relations, and nutritive value of pasture mixtures under moisture stress. *Crop Sci.* 44:1361-1369.
- Skinner R.H., Sanderson M.A., Tracy B.F. and Dell C.J. 2006. Above- and belowground productivity and soil carbon dynamics of pasture mixtures. *Agron. J.* 98:320-326.
- Smith M.D. 2011. The ecological role of climate extremes: current understanding and future prospects. *J. Ecol.* 99:651-655.
- Zwicke M., Picon-Cochard C., Morvan-Bertrand A., Prud'homme M.P. and Volaire F. 2015. What functional strategies drive drought survival and recovery of perennial species from upland grassland? *Ann. Bot.* doi:10.1093/aob/mcv037

DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE ET GÉNÉTIQUE DANS LES PRAIRIES SEMÉES : UNE PLUS-VALUE COMPLÉMENTAIRE !

SPECIES AND GENETIC DIVERSITY IN SOWN GRASSLANDS: COMPLEMENTARY BENEFITS!

Isabelle Litrico¹, Philippe Barre¹, Jean-Louis Durand¹, Marc Ghesquière¹, Iván Prieto², Cyrille Violle²

isabelle.litrico@lusignan.inra.fr

¹Inra, UR004, URP3F F-86600 Lusignan, France ²CNRS, CEFE UMR 5175, Université de Montpellier – Université Paul Valéry – EPHE, 1919 Route de Mende, Montpellier Cedex 5 34293, France

RÉSUMÉ

Depuis plus de cinquante ans, l'agriculture est majoritairement basée sur l'exploitation d'un faible niveau de diversité spécifique (nombre d'espèces) et génétique (nombre de génotypes). Or de nombreuses études en écologie mettent en évidence la plus-value de la diversité sur la production et la stabilité des écosystèmes et cela en particulier en conditions stressantes et environnement variable. Nous avons conduit une expérimentation qui vise à montrer l'importance de la diversité spécifique et génétique intra-parcelle au sein des espèces cultivées, en particulier les prairies semées, pour les services attendus de l'agriculture. Nous mettons en évidence un impact significatif et complémentaire de la diversité spécifique et génétique sur la production et nous apportons des éléments sur les mécanismes associés à ces effets. Nos résultats laissent entrevoir des pistes intéressantes pour l'amélioration des espèces destinées à une utilisation en mélange, en particulier via l'introduction de diversité génétique dans les schémas de sélection.

ABSTRACT

For over fifty years, agriculture has been mainly based on the exploitation of a low species (number of species) and genetic (number of genotypes) diversity. But many studies in ecology highlight the benefits of diversity on production and ecosystem stability, particularly under stressful conditions and variable environment. We did an experiment to assess the importance in cultivated species, here temporary grasslands, of species and genetic within-plot diversity for expected agriculture services. We highlight a

significant and complementary effect of genetic and species diversity on production and we provide evidence on the mechanisms involved in these effects. Our results suggest interesting avenues for improving the species intended for use as a mixture, in particular through the introduction of genetic diversity in breeding schemes.

INTRODUCTION

En agriculture conventionnelle, les cultures, installées à partir d'un faible nombre d'espèces cultivées, sont généralement monospécifiques et sur la parcelle ces espèces présentent une variabilité génétique généralement faible, voire nulle. Ce mode de production est optimal dans un contexte relativement intensif mais actuellement, se pose à l'agriculture le défi de produire face au changement climatique et en conditions de faibles intrants. Beaucoup d'études (Allard, 1961 ; Rasmusson *et al.*, 1967 ; Tilman *et al.*, 1996 ; Hockett *et al.*, 1983 ; Hector *et al.*, 1999 ; Finckh *et al.*, 2000 ; Grime, 2006 ; Nyfeler *et al.*, 2009) démontrent la plus-value de la diversité spécifique sur la stabilité de la production, notamment face aux aléas climatiques (Tilahun, 1995 ; Lesica et Allendorf, 1999 ; Tilman *et al.*, 2001). En écologie des communautés, deux mécanismes, non exclusifs, à la base de l'effet de la diversité spécifique, sont proposés (Hooper, 2005). (i) Le mécanisme de complémentarité d'utilisation des ressources, entre espèces : les espèces possédant des niches différentes, donc des façons différentes d'utiliser les ressources, auront plus de chance de coexister et produire dans une communauté (MacArthur et Levins, 1967 ; Abrams, 1983). A ce mécanisme de complémentarité dans l'utilisation des ressources s'ajoute de potentielles interactions bénéfiques (facilitation, mutualisme...) entre espèces qui pourraient permettre d'améliorer les performances du peuplement. (ii) Le mécanisme de sélection ('sample effect'), qui traduit l'augmentation, via la diversité, de la probabilité de présence d'une espèce adaptée à l'environnement à un instant donné. La présence systématique d'une espèce adaptée permettrait d'avoir une bonne production et un maintien d'une certaine régularité des performances du peuplement face à des conditions variables du milieu. Ces mécanismes sont bien décrits au niveau des communautés d'espèces en écologie mais il existe peu de mises en évidence expérimentales de leurs effets. De plus, le niveau de diversité mis en avant dans la majorité des études est celui de la diversité spécifique (richesse spécifique), alors que la diversité génétique intraspécifique est rarement investie.

L'importance potentielle de la diversité génétique dans les performances des peuplements pourrait avoir des conséquences importantes en amélioration des plantes, notamment en ce qui concerne les espèces cultivées destinées à être utilisées en mélanges plurispécifiques, comme c'est le cas des espèces prairiales semées (70 % des prairies

semées sont composées de plusieurs espèces). L'objectif de notre étude est ainsi, de définir l'impact de la diversité spécifique et génétique sur la production des peuplements prairiaux et d'investir les mécanismes à l'origine de ces impacts.

MÉTHODOLOGIE

A l'Inra de Lusignan, un dispositif expérimental (figure 1) a été installé en 2013. Ce dispositif comportait 124 micro-communautés, de 50 individus chacune, disposées en bacs avec substrat homogène, et apports d'eau et de minéraux contrôlés. Chaque micro-communauté était constituée, soit de cinq espèces (les plus semées en zone tempérée : luzerne, fétuque, dactyle, trèfle blanc et ray-grass), soit d'une seule espèce. Chaque espèce installée en monospécifique comportait 10 génotypes différents. Mais la diversité intraspécifique des espèces installées en mélanges plurispécifiques était variable avec soit un, cinq, ou dix génotypes par espèce composant la micro-communauté. Les génotypes utilisés au sein d'une espèce donnée ont été choisis pour être fortement contrastés sur leur morphologie. Ce design expérimental comprenant jusqu'à seize réplicats par micro-communauté a été reproduit en deux lots installés en même temps, dans les mêmes conditions mais, durant l'essai, le lot 1 a été soumis à un régime hydrique non limitant alors que le lot 2 a été privé d'apport hydrique durant plusieurs semaines.



Figure 1 : dispositif expérimental de micro-communautés installées avec différents niveaux de diversité spécifique (1 ou 5 espèces) et différents niveaux de diversité génétique intraspécifique (1, 5 ou 10 génotypes par espèce).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Lorsque les micro-communautés sont exposées à un stress hydrique, la moyenne de la biomasse cumulée sur une année des micro-communautés installées en monospécifique est inférieure à celle des micro-communautés installées en plurispécifique (figure 2a).

La diversité génétique intraspécifique, quant à elle tend à améliorer, non pas la moyenne de la production cumulée (figure 2b) mais la réponse au stress hydrique.

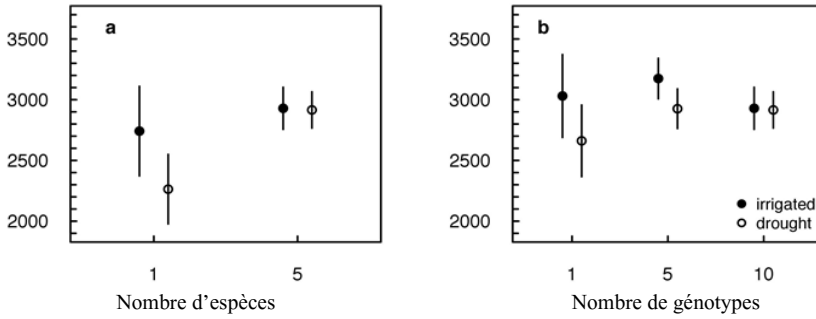


Figure 2: effet de (a) la diversité spécifique et (b) la diversité génétique sur la moyenne de la biomasse totale cumulée en condition irriguée (rond noir) et de stress hydrique (rond blanc).

En effet, lorsque l'on compare l'effect size, calculé à partir du log du ratio (biomasse sous stress hydrique / biomasse en condition irriguée), on constate un effect size non significativement différent de zéro pour les micro-communautés installées en mélanges (figure 3a) et ce résultat est principalement dû au comportement des micro-communautés contenant la diversité intraspécifique la plus importante (figure 3b).

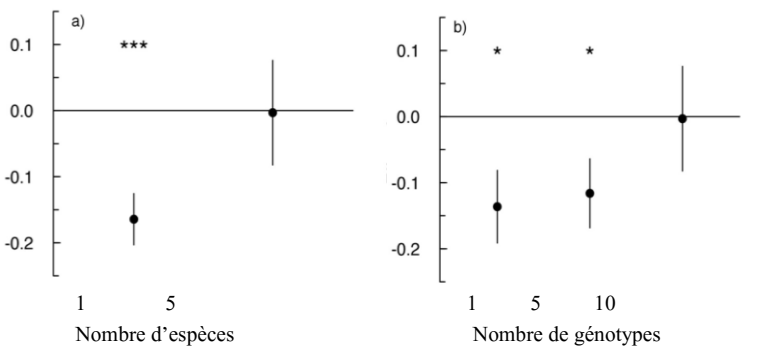


Figure 3: effet de (a) la diversité spécifique et (b) la diversité génétique sur l'effect size calculé à partir du log du ratio (biomasse sous stress hydrique / biomasse en condition irriguée). * $P < 0.05$ ** $P < 0.001$.

Un autre effet remarquable de la diversité génétique intraspécifique est constaté sur la stabilité de la production en conditions hydriques stressantes. En effet, lorsque l'on s'intéresse aux variations de la production de biomasse cumulée au cours de l'année, estimées par le coefficient de variation temporel, il apparaît clairement une plus grande stabilité de la production de biomasse pour les mélanges contenant une plus grande diversité intraspécifique (figure 4b).

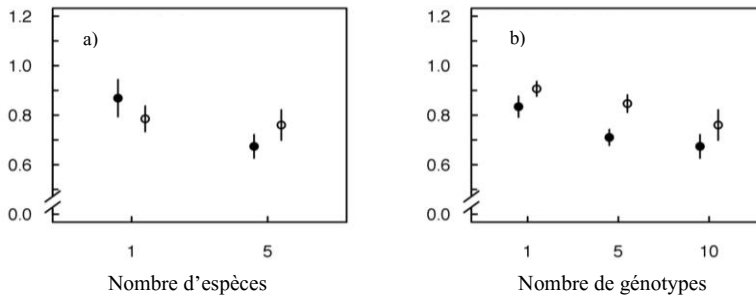


Figure 4 : effet de (a) la diversité spécifique et (b) la diversité génétique sur le coefficient de variation de la biomasse produite au cours du temps en condition irriguée (rond noir) et de stress hydrique (rond blanc).

Ainsi, nos résultats montrent un effet positif et complémentaire des deux niveaux de diversité, spécifique et génétique, dans les couverts prairiaux. Alors que la diversité spécifique améliore la production de biomasse cumulée en régime hydrique limitant, la diversité génétique, quant à elle, améliore significativement la stabilité de la production qui devient plus régulière tout au long de l'année, et cela quel que soit le régime hydrique.

Enfin, l'application à nos données d'une méthodologie statistique permettant de démêler les mécanismes de complémentarité de ceux de sélection (Loreau, 2001), nous a permis de mettre en évidence une plus-value de la diversité spécifique sur la production de biomasse principalement due à des effets de complémentarité entre espèces. Concernant l'effet bénéfique de la diversité génétique intraspécifique sur la stabilité, la mesure de l'asynchronisme des espèces composant les micro-communautés plurispécifiques montre une valeur relative plus importante dans les micro-communautés comportant une plus grande diversité génétique intraspécifique. La diversité génétique des espèces du mélange permettrait donc une augmentation de l'asynchronie de croissance des espèces. Ce mécanisme d'asynchronisme des espèces est souvent mis en avant en écologie pour expliquer la stabilité des communautés.

En conclusion, nos résultats, récemment publiés (Prieto *et al.*, 2015), montrent que diversité spécifique et génétique pourraient jouer des rôles bénéfiques et complémentaires pour l'optimisation de la production de fourrage dans les prairies semées. Ainsi, l'introduction de la diversité dans les agroécosystèmes apparaît être une voie prometteuse pour faire face aux défis actuels de l'agriculture. Les deux niveaux de diversité - génétique et spécifique - des cultures, pourraient donc être valorisés dans des programmes d'amélioration et de sélection de plantes destinés à accroître la productivité et la stabilité des cultures.

BIBLIOGRAPHIE

- Abrams P., 1983. The theory of limiting similarity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 14, 359-376.
- Allard R.W., 1961. Relationship between genetic diversity and consistency of performance in different environments. *Crop Science* 1, 127-133.
- Finckh M., Gacek E., Goyeau H., Lannou C., Merz U., Mundt C., Munk L., Nadziak J., Newton A.C., De Vallavieille-Pope C., Wolfe M.S. 2000. Cereal variety and species mixtures in practice, with emphasis on disease resistance. *Agronomie* 20, 813-837.
- Grime J.P. 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. - *Journal of Vegetation Science* 17, 255–260.
- Hector A., Schmid B., Beierkuhnlein C., Caldeira M. C., Diemer M., Dimitrakopoulos P. G., Finn J. A., Freitas H., Giller P. S., Good J., Harris R., Högberg P., Huss-Danell K., Joshi J., Jumpponen A., Körner C., Leadley P.W., Loreau M., Minns A., Mulder C.P.H., O'Donovan G., Otway S.J., Pereira J.S., Prinz A., Read D.J., Scherer-Lorenzen M., Schulze E.D., Siamantziouras A.S.D., Spehn E.M., Terry A.C., Troumbis A.Y., Woodward F.I., Yachi S., Lawton J.H., 1999. Plant Diversity and Productivity Experiments in European Grasslands. *Science* 5: 286, 1123-1127.
- Hockett E.A., Eslick R.F., Qualset C.O., Dubbs A.L., Stewart V.R. 1983. Effects of natural selection in advanced generations of barley composite cross II. *Crop Science* 23, 752-756.
- Hooper D.U., Chapin III F. S., Ewel J. J., Hector A., Inchausti P., Lavorel S., Lawton J. H., Lodge D., Loreau M., Naeem S., Schmid B., Setälä H., Symstad A. J., Vandermeer J., Wardle D. A. (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecol. Monogr.* 75, 3–35.
- Lesica P., Allendorf F.W., 1999. Ecological Genetics and the Restoration of Plant Communities: Mix or Match? *Restoration Ecology* 7, 1, 42-50.
- Loreau M. & Hector, (2001) A. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412, 72–76.
- MacArthur R.H., Levins R., 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *Am. Nat.* 101, 377-385.
- Nyfelner D., Huguenin O.E., Suter M., 2009. Strong mixture effects among four species in fertilized agricultural grassland led to persistent & consistent transgressive overyielding. *Journal of Applied Ecology* 46, 683-691.
- Prieto I., Violle C., Barre P., Durand J.L., Ghesquiere M., Litrico I. (2015) Complementary effects of species and genetic diversity on productivity and stability of sown grasslands. *Nature Plants*, DOI: 10.1038/NPLANTS.2015.3.3
- Rasmusson D.C., Beard B.H., Johnson F.K., 1967. Effect of natural selection on performance of a barley population. *Crop Science* 7, 543.
- Tilahun A., 1995. Yield gain and risk minimization in maize (*Zea mays*) through cultivar mixtures in semi-arid zones of the rift valley in Ethiopia. *Exp. Agric.* 31, 161-168.

Tilman D., Reich P., Knops J. Wedin D.A., Mielke T., Lehman C. 2001. Diversity and Productivity in a Long-Term Grassland Experiment. *Science* 294, 843-845.

Tilman D., Wedin D., Knops J., 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* 379, 718-720.

METTRE AU POINT DES MÉLANGES D'ESPÈCES EFFICACES ET STABLES EN PRAIRIE SEMÉE

DEVELOPMENT OF MULTI-SPECIES MIXTURES FOR EFFECTIVE AND STABLE SOWN GRASSLAND

Vincent Béguier¹, Isabelle Litrico².

¹Jouffray-Drillaud, 1 allée de la sapinière 86600 Saint Sauvant, ²Inra, UR004 URP3F, F-86600 Lusignan, France

RÉSUMÉ

Bien que conduites majoritairement en mélanges plurispécifiques (association de deux espèces ou plus), les variétés pour prairies semées sont développées dans le cadre de couverts monospécifiques et monovariétaux. Plusieurs travaux récents montrent un impact significatif de la diversité génétique intraspécifique sur les services attendus des peuplements semés. Chez Jouffray-Drillaud, nous évaluons l'intérêt de cette diversité intraspécifique dans le cadre de mélanges prairiaux plurispécifiques. Les premiers résultats semblent être favorables à une diversité pour la stabilité de la production et le maintien de la diversité des espèces au sein du mélange. Cela peut avoir des implications fortes en termes de types variétaux pour une utilisation en mélanges plurispécifiques.

ABSTRACT

Temporary grasslands are usually sown with 2 or more species but forage varieties are developed as pure stand. Recent studies display the benefit of intraspecies diversity on the stability of production and current environmental issues. At Jouffray-Drillaud, we evaluate the effect of this within species diversity at the mixtures level. First results seem to be in favour of a diversity within species for the stability of production and the maintenance of all species in the mixture. This could have high implications for the development of new varieties used in grassland mixtures.

INTRODUCTION

L'agriculture actuelle est majoritairement basée sur l'exploitation d'un faible nombre d'espèces cultivées, qui elles-mêmes présentent généralement une variabilité génétique réduite et sont installées en cultures monospécifiques. Or, de nombreuses études (Allard, 1961 ; Tilman *et al.*, 1996 ; Hector *et al.*, 1999 ; Grime, 2006) démontrent la plus-value

de la diversité sur la stabilité de la production, notamment face aux aléas climatiques (Tilman *et al.*, 2001).

Du fait des interactions de voisinage au sein des peuplements plurispécifiques, le comportement d'une espèce installée en pur n'est pas forcément corrélé à son comportement lorsqu'elle est installée en mélange avec d'autres espèces. De plus, la composition génétique d'une espèce influence sa performance et sa pérennité au sein d'un peuplement plurispécifique. Les quelques études qui déterminent la composition génétique des espèces destinées à être utilisées en mélange plurispécifique, ont majoritairement été conduites sur des espèces prairiales (Allard et Adams, 1969 ; Garnier *et al.*, 1997) et généralement en mélanges binaires composés d'une légumineuse et d'une graminée (Guy, 1982 ; Mousset, 1982). La diversité génétique intraspécifique au sein de mélanges plurispécifiques, abordée ici par l'intermédiaire de l'association de variétés contrastées sur leur morphologie et phénologie, permet-elle d'optimiser la stabilité de la production ? C'est ce que nous évaluons chez Jouffray-Drillaud au sein de mélanges prairiaux de longue durée.

MÉTHODOLOGIE

Un dispositif expérimental prévu pour une durée de six ans, a été mis en place fin 2011 chez Jouffray-Drillaud à Saint-Sauvant. Quinze mélanges, chacun composé de sept espèces prairiales (Ray-grass anglais, Dactyle, Fétuque, Luzerne, Lotier, Trèfle blanc et Trèfle violet) ont été implantés en microparcelles en pleine terre (5x3m), avec trois niveaux de diversité variétale synthétique (1, 3 et 6 variétés / espèce), une densité de semis équivalente à ce qui se fait en pratique et aucun intrant. Afin d'éviter un effet propre des variétés utilisées, trois mélanges contenant une seule variété par espèce ont été installés : le mélange 1 qui contient des variétés élites pour chacune des espèces, le mélange 4 qui contient des variétés dites performantes pour chacune des espèces et le mélange 5 qui contient des variétés dites « sud » (c'est-à-dire sélectionnées pour des zones plus sèches et plus chaudes que la zone d'étude) pour chacune des espèces. Concernant les mélanges plus divers, les mélanges 2 et 3, les variétés de chacune des espèces ont été choisies pour être contrastées sur leur phénologie, leur architecture et leur pool génétique originel, le mélange 3 comportant en son sein une diversité plus contrastée que le mélange 2. Le dispositif est répliqué trois fois. La biomasse produite par chaque microparcelle a été estimée trois fois par an et un tri des espèces a été systématiquement conduit sur un sous-échantillon de chaque microparcelle.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

L'analyse des données n'a pas mis en évidence de différence de biomasse cumulée entre les différents mélanges (figure 1a), excepté pour le mélange 5 qui produit une quantité de biomasse cumulée inférieure aux autres mélanges, différence qui s'explique par l'adaptation des variétés, qui composent ce mélange, à des conditions climatiques plus chaudes et sèches que les conditions environnementales du site d'étude. Dans le cadre de cet essai, la diversité variétale n'a donc pas influencé la production de biomasse cumulée mais nous avons mis en évidence sa plus-value sur la stabilité spatio-temporelle de la production. En effet, la variation temporelle de la biomasse produite, mesurée par le coefficient de variation dans le temps, est plus faible dans le mélange 3 (Coef = 0.03) que dans les autres mélanges (coef = 0.18 pour le mélange 1). Cet effet de la diversité variétale sur la stabilité de la production est aussi visible à l'échelle spatiale. Le coefficient de variation entre parcelles ensemencées avec le même mélange est plus faible pour le mélange le plus diversifié (figure 1b).

Dans cette expérimentation, la diversité génétique des espèces qui composent le mélange prairial a permis de stabiliser la production dans le temps mais aussi dans l'espace. Alors que la diversité génétique des variétés synthétiques des espèces fourragères n'est absolument pas négligeable, nous avons tout de même mis en évidence un effet positif de l'augmentation du nombre de variétés de ces espèces sur la production du mélange plurispécifique prairial. Cet effet peut s'expliquer par le fait que la création des variétés synthétiques se fait via une sélection de moyenne et une diminution de variance des traits d'intérêts mais sûrement aussi des traits non sélectionnés volontairement. Cette diminution de variance pourrait donc être en deçà de la diversité génétique nécessaire à la stabilité de la production et cela d'autant plus que les variétés choisies dans l'essai sont des variétés contrastées. Leur association permettait ainsi une augmentation significative de la variance sur les traits impliqués dans les mécanismes sous-jacents aux résultats obtenus.

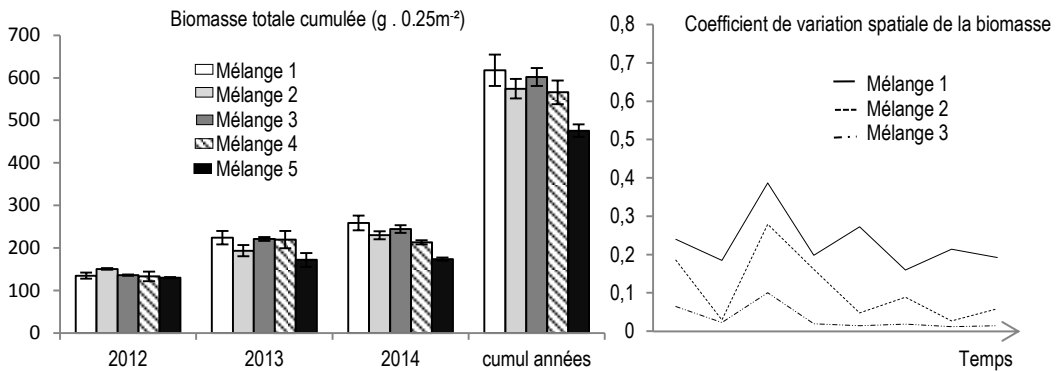


Figure 1: (a) biomasse cumulée par an et sur trois ans dans des microparcelles plurispécifiques ensemencées avec des niveaux de diversité variétale par espèce variable (1 var/esp pour les mélanges 1, 4 et 5; 3 var/esp pour le mélange 2 et 6 var/esp pour le mélange 3). (b) coefficient de variation entre microparcelles de différents mélanges.

Cet effet de la diversité génétique sur la stabilité de la production est extrêmement intéressant, en particulier dans un contexte d'aléas climatiques et de faibles intrants. Mais un des problèmes récurrents de l'exploitation des peuplements plurispécifiques est la perte, parfois rapide, de certaines espèces composant initialement le mélange. Or les résultats de cet essai montrent un effet bénéfique de la diversité variétale des espèces qui composent le mélange sur leur coexistence. A partir des mesures d'abondance de chaque espèce au sein de chaque mélange, nous avons calculé l'indice d'équitabilité de Pielou (Pielou, 1966) qui permet de mesurer la répartition des individus au sein des espèces, sur la base de la diversité spécifique maximale (sept espèces dans notre cas). La valeur de cet indice varie de 0 (dominance d'une des espèces) à 1 (équirépartition des individus dans les espèces). La valeur de cet indice (figure 2) est plus importante dans le mélange 3 qui possède la plus grande diversité variétale que dans les autres mélanges. La diversité variétale a, dans cet essai, un effet positif sur l'équilibre des espèces dans le mélange, ce qui est encore une fois particulièrement intéressant en termes de qualité attendue de la prairie si cette qualité est étroitement liée à la présence de certaines espèces.

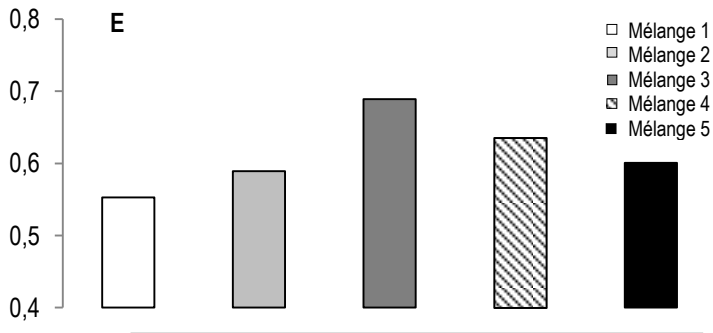


Figure 2 : indice d'équitabilité (E) de Pielou (1966) de juin 2014 pour les différents mélanges prairiaux ensemencés avec des niveaux de diversité variétale variable (1 var/esp pour les mélanges 1, 4 et 5 ; 3 var/esp pour le mélange 2 et 6 var/esp pour le mélange 3).

A ce stade de l'étude, il reste à comprendre sur quels traits et à quel niveau, la variabilité au niveau intraspécifique au sein de mélanges plurispécifiques a été permise par l'addition de variétés contrastées. Il est aussi important, à ce stade, de noter que l'utilisation des variétés commercialisées ou en passe de l'être pour constituer des mélanges plurispécifiques, a permis l'amélioration de la stabilité de production et l'équilibre des espèces.

Actuellement, les recherches sur l'introduction de la diversité spécifique au sein des prairies visent à mobiliser les connaissances et les variétés disponibles pour raisonner les mélanges prairiaux et leur gestion pour optimiser leurs performances. Mais il sera nécessaire à l'avenir de développer de nouvelles méthodologies de sélection pour l'obtention de variétés dédiées spécifiquement à une utilisation en mélange, voire l'obtention directe de mélanges interspécifiques améliorés. Les implications réglementaires associées à ces types variétaux devront également être évaluées et pourront avoir des impacts majeurs sur l'inscription et la certification des variétés commercialisées.

BIBLIOGRAPHIE

Allard R.W., 1961. Relationship between genetic diversity and consistency of performance in different environments. *Crop Science* 1, 127-133.

Grime J.P., 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. - *Journal of Vegetation Science* 17, 255–260.

Guy P., 1982. Compte rendu de la réunion de la section Plantes Fourragères de l'A.S.F à Lodi p8-12.

Garnier E., Navas M.L., Austin M.P., Lilley J.M. Gifford, R.M. 1997. A problem for biodiversity-productivity studies: how to compare the productivity of multispecific plant mixtures to that of monocultures? *ActaOecologica - International Journal of Ecology* 18, 657-670.

Hector A., Schmid B., Beierkuhnlein C., Caldeira M. C., Diemer M., Dimitrakopoulos P. G., Finn J. A., Freitas H., Giller P. S., Good J., Harris R., Högberg P., Huss-Danell K., Joshi J., Jumpponen A., Körner C., Leadley P. W., Loreau M., Minns A., Mulder C. P. H., O'Donovan G., Otway S. J., Pereira J. S., Prinz A., Read D. J., Scherer-Lorenzen M., Schulze E.-D., Siamantziouras A.-S. D., Spehn E. M., Terry A. C., Troumbis A. Y., Woodward F. I., Yachi S., Lawton J. H., 1999. Plant Diversity and Productivity Experiments in European Grasslands. *Science* 5: 286, 1123-1127.

Mousset C., 1982. Compte rendu de la réunion de la section Plantes Fourragères de l'A.S.F à Lodi. pp 29-43.

Pielou E.C., 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology* 13, 131-44.

Tilman D., Reich P., Knops J. Wedin D.A., Mielke T., Lehman C. 2001. Diversity and Productivity in a Long-Term Grassland Experiment. *Science* 294, 843-845.

Tilman D., Wedin D., Knops J., 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* 379, 718-720

LES MÉLANGES DE VARIÉTÉS MÉDITERRANÉENNES/TEMPÉRÉES COMME STRATÉGIE D'ADAPTATION DES ESPÈCES FOURRAGÈRES AU CHANGEMENT CLIMATIQUE ?

MIXTURES OF TEMPERATE/MEDITERRANEAN CULTIVARS AS AN ADAPATATION STRATEGY OF GRASSLANDS SPECIES TO CLIMATE CHANGE?

François Gastal^{1,2}, Laura Fernandez¹, Gaëtan Louarn¹, Bernadette Julier¹,
A. Barradas³, D. Crespo³, B. Godinho³

Francois.Gastal@lusignan.inra.fr

¹ Inra, UR004 URP3F, F-86600 Lusignan, France, ²Inra, UE 1373 Ferlus, F-86600 Lusignan, France, ³FERTIPRADO, Vaiamonte, Portugal

RÉSUMÉ

L'adaptation de populations de plusieurs espèces fourragères communes (fétuque élevée, dactyle, luzerne cultivée) à des zones du pourtour méditerranéen offre des ressources génétiques intéressantes pour l'adaptation de ces espèces au changement climatique à venir dans les zones du sud-ouest de l'Europe. Ces populations méditerranéennes se caractérisent par une croissance hivernale plus active, une meilleure résistance au déficit hydrique estival, et éventuellement par une dormance estivale (graminées) partielle comparativement aux variétés tempérées actuellement utilisées. L'objectif de la présente étude est de tester l'hypothèse selon laquelle le mélange de variétés de types tempéré et méditerranéen, en végétation fourragère mono- ou bi-spécifique, permet effectivement une meilleure productivité et/ou stabilité dans l'année, et une meilleure résilience sur plusieurs années. Un essai a été conduit au champ à Lusignan (France) et à Vaiamonte (Portugal). Les cultures d'espèce et de variété en pur confirment le comportement déjà connu des variétés méditerranéennes et mettent en évidence le différentiel positif plus marqué en faveur des variétés méditerranéennes lorsque la température hivernale est douce. La surproductivité des mélanges de variétés n'est pas observée dans le cas de mélanges monospécifiques, mais apparaît en revanche dans le cas de mélanges bispécifique luzerne-graminée. De plus, dans tous les cas de mélange, une meilleure stabilité du rendement est observée entre les différentes récoltes de l'année.

ABSTRACT

The adaptation of several perennial forage species (Tall fescue, Perennial ryegrass, Cocksfoot, Alfalfa) to Mediterranean conditions offers genetic resources for further breeding those species in order to adapt them to the projected climate in the South Western of Europe. Such populations exhibit a more active winter production, a better summer drought resistance, and sometimes a partial summer dormancy when compared to currently used temperate cultivars. The objective of this study is to test whether the mixture of varieties both in pure or mixed species, allow for a higher annual productivity and/or yield stability, and a higher resilience over several successive years. A trial was followed in the field in Lusignan (France) and Vaiamonte (Portugal). The crop in pure stands of species and varieties confirm the well-established pattern in Mediterranean populations, which produce more under winter conditions as long as temperatures stay mild. There is no overproduction of mixtures of varieties when grown in pure stands, but mixing varieties improves the mixed species stands' productivity (alfalfa / grass). Furthermore, all kinds of mixtures exhibit a higher yield stability between the different cuts of each year.

INTRODUCTION

Les changements climatiques attendus sur le sud-ouest de l'Europe se caractérisent, outre l'augmentation générale de concentration en CO₂ de l'atmosphère, par une augmentation de température annuelle moyenne et un changement de régime hydrique se traduisant par des hivers plus doux et avec un moindre risque de gel, et des étés plus chauds avec des risques de températures journalières maximales excessives pour la végétation et des déficits pluviométriques et hydriques plus marqués que dans le siècle précédent (IPCC 2013). Les conséquences prévues de ces changements climatiques dans le sud-ouest de l'Europe sur la production fourragère sont une modification significative de la répartition de la croissance des espèces fourragères, caractérisée essentiellement par a) une avancée dans l'année du pic de croissance de printemps, et b) une réduction de la vitesse de croissance durant la période estivale (Durand *et al.*, 2010).

Les aires de distribution des espèces fourragères cultivées les plus communes (Fétuque élevée, Dactyle, Luzerne) s'étendent des confins eurasiatiques à climats continentaux jusqu'à une large zone du pourtour méditerranéen de l'Europe, en passant par ses zones tempérées et océaniques (Ghesquière et Jadas-Hecart, 1992 ; Mousset, 2000). La vaste étendue de l'aire de distribution de ces espèces a conduit à des adaptations majeures des populations locales à leur environnement. Ainsi, les populations méditerranéennes de

fétuque élevée et de dactyle, se caractérisent par une résistance à la sécheresse et une pérennité en climat chaud et sec plus grandes que les populations tempérées ou continentales (Lelièvre et Mansat, 1990). Les populations méditerranéennes sont partiellement ou totalement dormantes en été mais en revanche ont une croissance plus élevée en automne, hiver et début de printemps (figure 1). Au contraire, les populations d'origine tempérée maintiennent un potentiel de croissance plus élevé en été, mais une vitesse de croissance plus faible en hiver, qui s'exprime par une dormance hivernale dans le cas de la luzerne.

L'usage de populations à tendance de comportement méditerranéen permettrait aux zones fourragères du sud-ouest de l'Europe de s'adapter au moins en partie aux évolutions climatiques futures.

De plus, un ensemble d'études antérieures montre que la diversité génétique des communautés prairiales, qu'il s'agisse de diversité en espèces ou de diversité

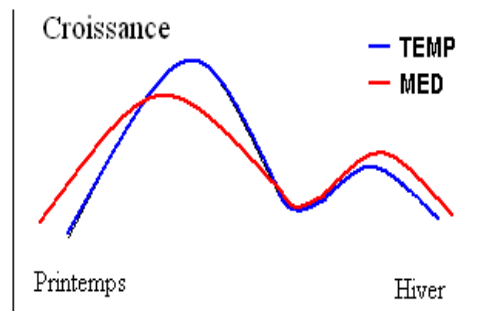
intra-spécifique, conduit à une meilleure productivité et/ou stabilité et une meilleure résilience de ces communautés (Tilman, 1999 ; Hector *et al.*, 1999 ; Sanderson *et al.*, 2004).

L'objectif de la présente étude est de tester l'hypothèse selon laquelle le mélange de variétés de types tempéré et méditerranéen, en végétation fourragère mono- ou bi-spécifique, permet effectivement une meilleure productivité et/ou stabilité dans l'année, et une meilleure résilience sur plusieurs années.

MÉTHODOLOGIE

Deux expérimentations de terrain ont été installées respectivement en 2008 et 2012, à Lusignan ainsi qu'à Vaiamonte (Portugal) pour la seconde. Ces expérimentations ont été conduites sur un même protocole, comprenant l'installation en parcelles de 10 m² de variétés méditerranéennes (m) et tempérées (t) de fétuque élevée (Ft : Soni, Fm : Centurion), dactyle (Dt : Ludac, Dm : Medly) et luzerne (Lt : Harpe, Lm : Barméd), en semis de variétés pures (Dt, Dm, Ft, Fm, Lt, Lm), de mélanges méditerranéen / tempéré en mono-spécifique (DtDm, FtFm, LtLm) et de mélanges de variétés en communauté

Figure 1 : Distribution annuelle de la vitesse croissance des populations de types méditerranéen et tempéré.



bispécifique luzerne-graminée (LtDt, LtDm, LtDtDm, LmDt, LmDm, LtLmDt, LtFt, LtFm, LtFtFm, LmFt, LmFm, LtLmFt). Les graminées ont reçu une fertilisation azotée de 200 à 250 kg N par hectare et par an, tandis que les légumineuses en pur et les associations légumineuse - graminées n'ont pas reçu de fertilisation N.

Les parcelles ont été exploitées sur un rythme de 4 à 5 coupes par an. La biomasse a été évaluée à chaque cycle de récolte. Les proportions de graminée et luzerne dans les mélanges bispécifiques ont été évaluées par méthodologie SPIR à chaque récolte. Les proportions de variété de type m et t ont été évaluées en début et en fin d'expérimentation par phénotypage de plantes prélevées dans les parcelles.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

En cumul annuel, la biomasse produite est plus élevée pour les variétés tempérées que pour les variétés méditerranéennes. La biomasse annuelle des mélanges monospécifiques est identique à celle de la variété tempérée (cas des graminées) ou intermédiaire entre la variété tempérée et la variété méditerranéenne (cas de la luzerne).

La répartition annuelle de la production entre les différents cycles de récolte montre une allure typique des variétés de types méditerranéen et tempéré cultivées en pur (figure 2) : la biomasse produite par les variétés méditerranéennes est significativement plus élevée en début d'année (récolte 1, avril), significativement plus faible aux cycles d'été (récoltes 2 et 3), et tend à redevenir plus élevée en fin d'année (récolte 5, décembre).

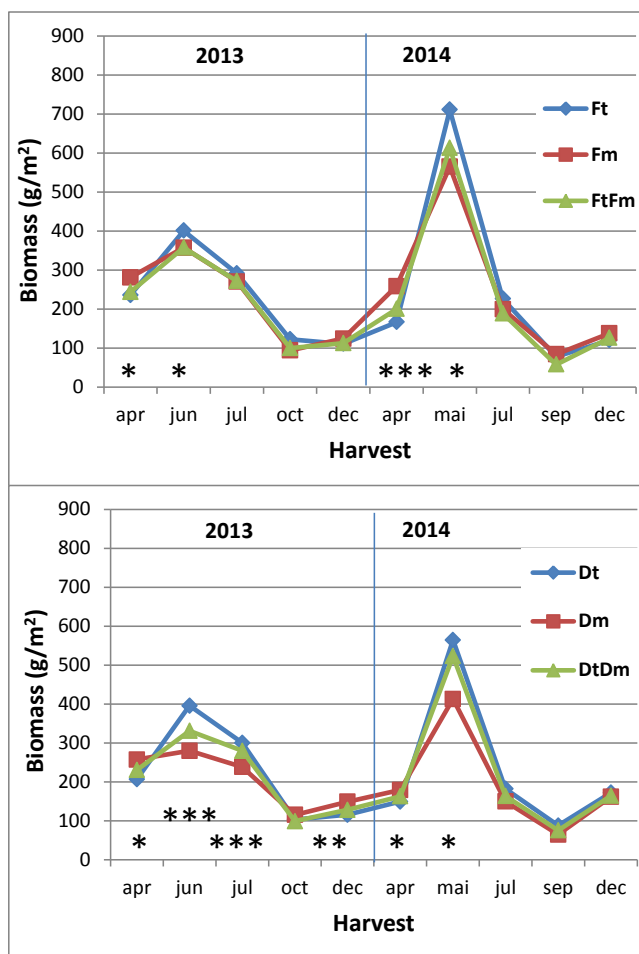


Figure 2: biomasse de variétés méditerranéenne (m) et tempérée (t) de fétuque (Fm et Ft; graphe du haut) et dactyle (Dm et Dt; graphe du bas) B) cultivées en pur et en mélange monospécifique (FtFm; DtDM respectivement) au cours des 5 récoltes successives en année 2 et 3 après semis en 2012.

Sur le site de Lusignan, les écarts de production en début et en fin d'année entre graminées méditerranéennes et tempérées, en faveur de la première, sont d'autant plus marqués que les températures sont douces durant la période de croissance (fin d'automne, fin d'hiver). De la même manière, l'avantage relatif de production des variétés méditerranéennes par rapport aux variétés tempérées est plus marqué sur le site du Portugal à température hivernale plus douce que sur le site de Lusignan.

Ces résultats confirment donc les tendances de comportement déjà connues des types méditerranéens, caractérisées par une croissance plus forte en début et en fin d'année mais une croissance plus faible en été que les types tempérés (Cooper, 1964 ; Robson,

1967 ; Nelson *et al.*, 1978 ; Lelièvre et Volaire, 1993 ; Mohguen et Abdelguerfi, 1999 ; Abdelguerfi et Abdelguerfi – Laouar, 2004; Volaire *et al.*, 2009; Annichiaricco *et al.*, 2011). L'information rarement mentionnée de l'avantage relatif des méditerranéennes lorsque la température hivernale est plus douce, révèle un intérêt supplémentaire de ce type de matériel végétal dans un contexte de réchauffement climatique, au moins dans le cas des graminées. En revanche, la plus faible productivité des variétés méditerranéennes actuellement disponibles sur le marché en période d'été et sous les conditions de déficit hydrique marqué mais pas extrême du site Lusignan, illustre la marge de progrès génétique qui pourrait être encore réalisé sur ce matériel qui n'a pas jusqu'à présent fait l'objet d'une sélection aussi poussée que les variétés de type tempéré. Enfin, ces expérimentations illustrent l'absence de problème majeur de persistance de ces variétés de type méditerranéen au froid hivernal, du moins dans les conditions de climat hivernal des années d'expérimentation 2008 à 2013 sur Lusignan. Une partie de la biomasse produite en période hivernale peut être perdue par sénescence si elle n'a pas été récoltée avant des épisodes de gel marqué (observation dans les hivers 2009 et 2010), sans pour autant compromettre le redémarrage ultérieur.

Sur les mélanges monospécifiques de variétés méditerranéenne et tempérée, on observe une production de biomasse systématiquement intermédiaire entre la production des deux types de variétés cultivées en pur (figure 2 A et B). Il n'apparaît donc pas de surproduction du mélange, mais une meilleure régularité de production entre cycles de récolte. Dans le cas des mélanges de variétés en association graminée-luzerne, une production plus importante des mélanges de variétés en association apparaît en années 3 et 4. Cette surproductivité apparaît essentiellement lors du premier cycle de croissance de chacune des années (figure 3). On peut supposer que cet effet observé en années 3 et 4 est permis par une meilleure nutrition azotée des graminées associées à la luzerne en année 3 et 4 qu'en années 1 et 2.

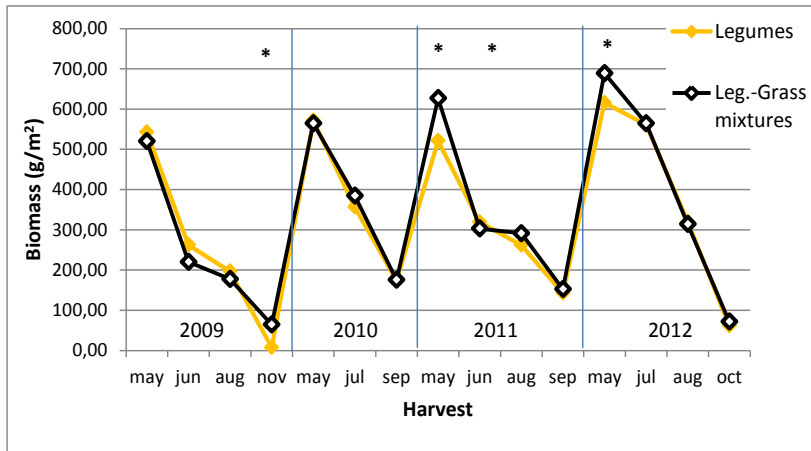


Figure 3: biomasse récoltée sur les associations luzerne-dactyle (moyenne des mélanges intraspécifiques méditerranéen-tempéré) comparée à la biomasse de la luzerne en pur (« Legumes ») au cours des récoltes successives des années 1 à 4 suivant le semis en 2008.

L'analyse des indices de nutrition azotée des graminées associées confirme cette hypothèse, qui rejoint les observations antérieures que dans le cas des associations luzerne graminée, le transfert d'azote ne se met en place et ne permet une amélioration significative de l'état de nutrition azotée de la graminée qu'après 1 ou 2 ans de culture, contrairement au cas des associations à trèfle blanc (Louarn *et al.*, 2014). Une analyse plus précise des données obtenues dans la présente expérimentation, selon le type de variété m/t composant l'association luzerne-graminée, révèle que la surproductivité de l'association est d'autant plus marquée que sont associées des variétés de type complémentaire (luzerne méditerranéenne associée à graminée tempérée ou luzerne tempérée associée à graminée méditerranéenne) plutôt que de même type (luzerne méditerranéenne associée à graminée méditerranéenne, luzerne tempérée associée à graminée tempérée).

Ces résultats infirment donc, dans le cas des mélanges monospécifiques, la première hypothèse initiale selon laquelle la productivité du mélange de variétés pourrait être plus élevée que la productivité de la moyenne des deux types cultivés séparément en pur. Manifestement, les complémentarités de rythme de croissance entre variétés ne sont pas suffisantes pour conduire à une surproduction significative, lorsque ces complémentarités sont exprimées dans la même espèce. En revanche, cette hypothèse semble vérifiée dans le cas des associations luzerne-graminée en année 3 et 4. Ce résultat observé notamment dans le cas des mélanges combinant luzerne et graminée de type complémentaire (méditerranéen et tempéré), révèle que les complémentarités de rythme de croissance

entre types de variétés, associées aux complémentarités de rythme de croissance entre les deux espèces (graminée à croissance plus précoce dans l'année que la luzerne) et aux complémentarités liées à la capacité de fixation symbiotique de la luzerne et de transfert d'azote à la graminée (en année 3 et 4), permettent alors de se traduire en terme de surproductivité du mélange. Enfin, les résultats obtenus confirment par ailleurs la seconde hypothèse selon laquelle la productivité du mélange est plus stable au cours de l'année, c'est-à-dire varie dans une moindre amplitude entre les cycles successifs de récolte d'une année, que la productivité des variétés cultivées en pur.

BIBLIOGRAPHIE

Abdelguerfi A., Abdelguerfi-Laouar M. 2004 Les ressources génétiques d'intérêt fourrager et- ou pastoral : diversité, collecte et valorisation au niveau méditerranéen. In Ferchichi A., Ferchichi A. Réhabilitation des pâturages et des parcours en milieux méditerranéens. Cahiers Options Méditerranéennes, 62: 29- 41.

Annicchiarico P., Pecetti L., Bouzerzour H., Kallida R., Khedim A., Porqueddu C., Simoes N.M., Volaire F., Lelievre F., 2011 Adaptation of contrasting cocksfoot plant types to agricultural environments across the Mediterranean basin. *Environmental and Experimental Botany*, 74: 82-89.

Cooper J.P. 1964 Climatic variation in forage grasses. I. Leaf development in climatic races of *Lolium* and *Dactylis*. *J. App. Ecol.* 1: 45-62.

Durand J.L., Bernard F., Lardy R., Graux . 2010 Changement climatique et prairie : l'essentiel des impacts. In Livre vert du projet climator. Brisson N., Levrault F. Eds.

Ghesquière M., Jadas-Hecart J. 1992 Les fétuques ou le genre *Festuca*. In « Amélioration des espèces végétales cultivées. » Gallais and Bannerot Eds. INRA Editions.

Hector A. (+33 co-auteurs), 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science (Washington, DC.)* 286: 1123–1127.

IPCC 2013 Climate change 2013 : The physical Science Basis. Contribution of working group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Stocker TF., Qin D., Plattner GK., Tignor M., Allen SK., Boschung J., Nauels A., Xia Y., Bex V., Midgley PM. Eds]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

Lelièvre F., Mansat P. 1990. La production de semences fourragères et les recherches nécessaires pour l'améliorer dans les pays méditerranéens de la CEE. In : Caredda S., Roggerao PP. (Ed.). Proc. Int. Conf., Sassari, Italy, 29-31 Oct. 1990. CNR-CSMPP, pp 83-108.

Lelièvre F., Volaire F. 1993 Rythmes saisonniers de croissance de quelques espèces fourragères utilisables en complément des parcours naturels en Corse. *Fourrages* 133: 59-81.

Louarn G., Pereira-Lopès P., Fustec J., Mary B., Voisin A.S., Cesar de Faccio Carvalho P., Gastal F. 2014 The amounts and dynamics of nitrogen transfer to grasses differ in alfalfa and white clover-based

grass-legume mixtures as a result of rooting strategies and rhizodeposit quality. *Plant Soil*, DOI 10.1007/s11104-014-2354-8.

Mohguen K., Abdelguerfi A. 1999 Behaviour and evaluation of some tall fescue populations (*Festuca arundinacea* Schreb). In Etienne M. (ed.). Dynamics and sustainability of Mediterranean pastoral systems. Zaragoza : CIHEAM. Cahiers Options Méditerranéennes 39 : 119- 121.

Mousset C. 1992. Le dactyle. In : Amélioration des espèces végétales cultivées, A. Gallais & H. Bannerot (Eds), INRA, Paris, pp 285-298.

Nelson C.J., Treharne K.J., Cooper J.P. 1978 Influence of temperature on leaf growth of diverse populations of tall fescue. *Crop Science* 18:2, 217-220.

Robson M.J. 1967 A comparison of British and north African varieties of tall fescue (*Festuca arundinacea*). I Leaf growth during winter and the effects on it of temperature and daylength. *J. App. Ecol.* 4: 475-484.

Sanderson M.A., Skinner R.H., Barker D.J., Edwards G.R., Tracy B.F., Wedin D.A. 2004. Plant species diversity and management of temperate forage and grazing land ecosystems. *Crop Sci.* 44: 1132-1144.

Tilman D. 1999 The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology* 80: 1455-1474.

Voltaire F., Norton M.R., Lelievre F. 2009 Summer Drought Survival Strategies and Sustainability of Perennial Temperate Forage Grasses in Mediterranean Areas. *Crop Sci.* 49: 6, 2386-2392.

INTÉGRER LA VARIABILITÉ DU MILIEU
ET DE LA POPULATION
A L'ÉCHELLE DU PEUPEMENT :
LES NOUVEAUX OUTILS
DE SIMULATION DE LA RÉPONSE
DES PRODUCTIONS FOURRAGÈRES
AUX VARIABLES DU CHANGEMENT CLIMATIQUE

L-GRASS : UN MODÈLE DE MORPHOGENÈSE DE LA PLANTE ENTIÈRE DE RAY-GRASS ANGLAIS

L-GRASS: A WHOLE-PLANT MORPHOGENESIS MODEL OF PERENNIAL RYEGRASS

Vincent Migault¹, Gaëtan Louarn¹, Didier Combes¹, Abraham
Escobar-Gutiérrez¹.

abraham.escobar@lusignan.inra.fr

Inra UR004 URP3F, F-86600 Lusignan, France

RÉSUMÉ

Un peuplement prairial est un système complexe de développement de plantes individuelles interagissant entre elles. Afin d'appréhender ce système, nous proposons un modèle structure-fonction de morphogenèse de ray-grass anglais (*Lolium perenne* L.), appelé L-grass. Ce modèle permet la simulation de morphotypes contrastés ainsi que l'impact de l'environnement local sur leurs développements grâce au couplage du modèle avec un modèle de rayonnement et un modèle de sol. Ces deux modèles environnementaux étant capable d'estimer les modifications de l'environnement local d'une plante, provoquées par les plantes voisines (ombrage, assèchement du sol), L-grass est un outil pertinent pour appréhender le développement de peuplements.

ABSTRACT

The canopy development is a complex system result from interaction between individual plants developments. In order to apprehend this system, we propose a morphogenesis structural-functional model of ryegrass (*Lolium perenne* L.), called L-grass. This model allows simulating contrasting ryegrass morphotypes and the environmental impact on their development by coupling a light and a soil models. Because these environmental models are able to estimate plant local environmental modifications due to neighbour plants (shading and soil drying), L-grass is a pertinent tool to apprehend canopy development.

INTRODUCTION

La valeur d'usage agricole des prairies résulte d'un système complexe de compétitions pour les ressources environnementales (rayonnement lumineux, eau, azote, etc.) au sein

d'un peuplement plurispécifique. La prise en compte des interactions entre la plante et son environnement local est la pierre angulaire de l'appréhension de cette compétition. Les modèles structure-fonction sont des outils pertinents pour appréhender le système complexe d'interaction entre la plante et son environnement (DeJong *et al.*, 2011). L'objectif des travaux présentés ici a été le développement d'un modèle structure-fonction intégrant les interactions entre la graminée fourragère et son environnement lumineux et l'eau disponible dans le sol.

Ces interactions plante-environnement sont réalisées au niveau de différentes parties de la plante (notamment par la photosynthèse au niveau des feuilles et l'absorption des ressources du sol au niveau des racines) et dépendent donc des structures spatiales de ces différentes composantes. Cela implique la prise en compte du développement spatial de l'ensemble de la plante (partie aérienne et partie racinaire). Ainsi, nous proposons dans cette étude un modèle structure-fonction de plante entière de graminées fourragères intégrant les développements aérien et racinaire ainsi que les coordinations entre ces deux développements et les impacts de l'environnement lumineux et de la disponibilité en eau dans le sol sur ces développements.

MÉTHODOLOGIE

Le modèle de morphogenèse

Nous avons développé un modèle structure-fonction de graminées fourragères appelé L-grass. Ce modèle résulte principalement du couplage d'un modèle de morphogenèse aérienne de graminées fourragères (Verdenal *et al.*, 2008) avec un modèle générique de morphogenèse racinaire (le modèle ArchiSimple ; Pagès *et al.*, 2013). Il reproduit la morphogenèse de la plante en se basant sur le formalisme informatique L-système (Lindenmayer, 1968) et sur des règles d'autorégulations.

La plante est représentée comme un ensemble de phytomères en *arbre*. Un phytomère est composé d'un entrenœud, d'un nœud portant une feuille, un bourgeon axillaire et deux racines nodales. Chaque talle est surmontée d'un apex d'où de nouveaux phytomères dans la talle peuvent être produits. Les bourgeons axillaires peuvent se différencier pour devenir méristématiques et ainsi devenir l'apex d'une nouvelle talle.

L'évènement clé rythmant le développement de la plante virtuelle est l'émergence des pointes des feuilles (figure 1). Cet évènement est défini comme le moment où la pointe de la feuille émerge hors des gaines des feuilles précédentes et est donc le moment où la feuille peut commencer à intercepter le rayonnement solaire incident.

L'atteinte de cet évènement par la feuille du phytomère de rang n entraîne une cascade de signaux aboutissant à la mise en place d'organes :

Création d'un nouveau phytomère (de rang $n+1$) au niveau de l'apex surmontant la talle. La croissance d'une feuille étant supposée débuter en même temps que la création de son phytomère correspondant, l'émergence de la pointe d'une feuille déclenche le début de croissance de la feuille suivante.

- Possibilité de différenciation en méristème du bourgeon axillaire du phytomère de rang $n-1$ en fonction du site-filling (probabilité de déclenchement de nouvelles talles) dépendant de l'auto-ombrage de la plante (estimé en termes de surface foliaire de la plante). Cette différenciation déclenche la création d'une nouvelle talle.
- Déclenchement de la croissance d'une racine au niveau du nœud du phytomère de rang $n-x$ de la talle. La variable x représente le délai, exprimé en termes de phyllochrones, entre l'émergence de la feuille et la création d'une racine tel qu'observé par Robin *et al.* (2011). Cette variable est supposée dépendre de l'ordre de la talle. La seconde racine produite au niveau de ce nœud est émise un phyllochrone après.

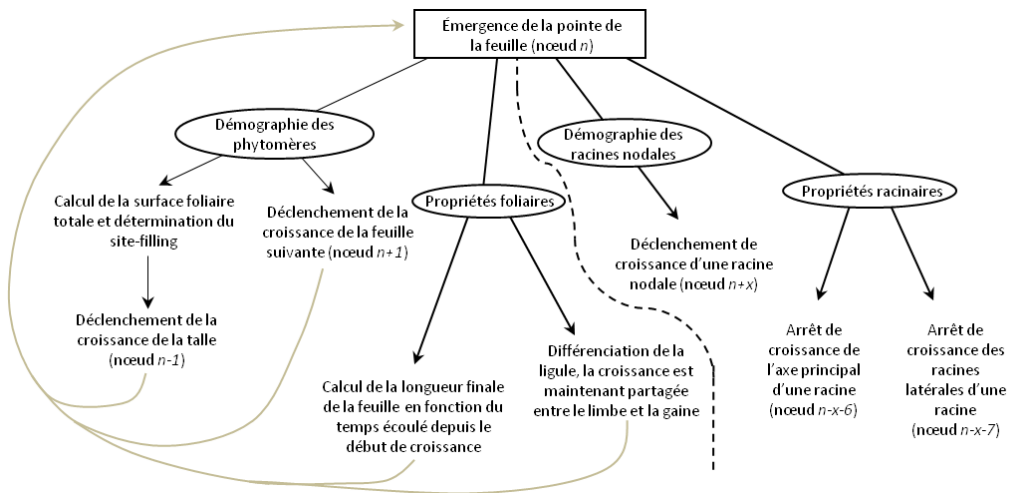


Figure 1 : diagramme représentant le schéma cybernétique général du modèle de morphogenèse de graminées fourragères L-grass.

Lors de l'émergence d'une feuille, des propriétés concernant la feuille et des racines sont également déterminées :

- La longueur finale de la feuille est simulée en fonction de la longueur de la feuille à son émergence par la fonction suivante dite « Potentiel » :

$$Y_F = e^{k_1 \cdot (Y + Y_{b1})} - e^{k_2 \cdot (Y + Y_{b2})} - L$$

Où Y_F est la longueur finale potentielle de la feuille, Y est la longueur de la feuille à son émergence et Y_{b1} , Y_{b2} , k_1 , k_2 et L sont des constantes ajustées sur des mesures réalisées sur des plantes réelles.

- La proportion de longueur de gaine dans la longueur finale potentielle de la feuille est également estimée en fonction de la longueur de la feuille à son émergence.
- La croissance de l'axe principal de la racine du phytomère de rang $n-x-6$ arrête sa croissance ainsi que les axes latéraux de la racine du phytomère de rang $n-x-7$. Cela correspond à une durée d'allongement de 6 phyllochrones pour les axes principaux et de 7 phyllochrones pour les axes latéraux.

La croissance potentielle d'une feuille suit la fonction « Beta Growth » proposée par Yin *et al.* (2003) dont l'équation est la suivante :

$$Y = Y_F \left(1 + \frac{LED - t}{LED - t_m} \right) \left(\frac{t}{LED} \right)^{\frac{LED - t}{LED - t_m}}$$

Où Y est la longueur de la feuille au temps t , Y_F est la longueur finale potentielle de la feuille déterminée par la fonction « Potentiel », LED est la durée d'allongement de la feuille et t_m est le temps auquel la vitesse d'allongement est maximale. A chaque pas de temps t , l'allongement potentiel de la feuille est défini comme la différence entre les longueurs potentielles au temps $t+1$ et au temps t . Ainsi à chaque pas de temps, une demande de croissance de l'ensemble des feuilles est estimée.

Après l'émission d'une racine au niveau d'un nœud, son développement (notamment les règles d'allongement et de ramification) est défini comme dans le modèle ArchiSimple (Pagès *et al.*, 2013). L'allongement potentiel au niveau de chaque pointe racinaire est estimé en fonction de son diamètre apical. La demande en croissance du système

racinaire est ainsi définie comme la somme des allongements potentiels de chaque pointe racinaire.

Le modèle de morphogenèse permet à chaque pas de temps de produire une représentation 3D de l'architecture de la plante. Seules les feuilles et les racines sont représentées dans la sortie graphique.

Prise en compte de l'environnement lumineux et de l'eau disponible dans le sol

La prise en compte de l'environnement lumineux dans le modèle est issue du couplage du modèle de morphogenèse avec le modèle Caribu (un modèle de rayonnement lumineux disponible sur la plateforme OpenAlea ; Chelle et Andrieu, 1998). Ce dernier permet d'estimer, à chaque pas de temps, le rayonnement net intercepté (exprimé en termes de densité de flux de photons photosynthétiques ; *PPFD*) par chaque triangle composant la représentation graphique de chaque feuille. Ce rayonnement intercepté dépend du rayonnement photosynthétiquement actif incident. La photosynthèse P_n nette réalisée sur chacun de ces triangles est déterminée en fonction du rayonnement intercepté par la fonction suivante :

$$P_n = P_{max} * \frac{PPFD - I_c}{b + (PPFD - I_c)}$$

Où P_{max} est la photosynthèse nette maximale, b est la valeur de *PPFD* lorsque la photosynthèse nette est la moitié de la photosynthèse nette maximale et I_c est la *PPFD* à laquelle la courbe de photosynthèse nette intercepte l'axe des abscisses. La photosynthèse nette estimée permet d'estimer le carbone assimilé (exprimé en gramme) durant le pas de temps.

Le carbone assimilé est ensuite alloué aux différentes parties de la plante suivant une règle simple. Les feuilles étant plus proches de la source de carbone, elles vont utiliser le carbone disponible afin de réaliser leur croissance potentielle. Le carbone restant est mis à disposition du système racinaire afin de réaliser un pourcentage de sa croissance (dépendant du ratio entre la demande et l'offre en carbone).

La prise en compte de l'eau disponible dans le sol est réalisée par le couplage du modèle de morphogenèse avec un modèle de sol. Le modèle de sol utilisé est basé sur le modèle de sol intégré dans le modèle de culture STICS (Brisson *et al.*, 2008). Le sol est représenté par un ensemble de volumes définis en entrée. Chaque volume est associé à des paramètres correspondant au type de sol (humidités volumiques à la capacité au champ et au point de flétrissement permanent). L'évolution de la quantité

d'eau disponible dans chaque volume est déterminée en fonction de la transpiration des plantes, de l'évaporation d'eau du sol, des apports en eau liés aux précipitations et à l'irrigation et de l'infiltration. L'évaporation d'eau et la transpiration sont dépendantes des conditions climatiques via l'utilisation de l'évapotranspiration potentielle.

Dans le but de quantifier le déficit hydrique du sol, la fraction d'eau du sol transpirable (FTSW) est utilisée. L'indice de déficit hydrique de la plante (FTSW_p) est défini comme la moyenne des FTSW sur l'ensemble des volumes du sol où les racines de la plante sont présentes. L'impact du déficit hydrique sur le développement de la plante est simulé au niveau de trois processus : l'allongement foliaire, l'allongement racinaire et la photosynthèse. L'impact du déficit hydrique sur chacun de ces processus est estimé par un indice de stress hydrique déterminé en fonction de seuils de détections du déficit hydrique défini pour chaque processus. Les indices de stress hydrique pour les processus d'allongement foliaire et de photosynthèse sont définis sur l'ensemble de la plante en fonction du FTSW_p. Concernant l'impact sur le système racinaire, l'indice de stress hydrique est estimé pour chaque pointe racinaire en fonction de la FTSW locale (la FTSW dans le volume de sol où se situe la pointe).

Pour les feuilles, l'impact du stress hydrique est modélisé par la réalisation d'un pourcentage (correspondant à l'indice de stress hydrique) de l'allongement potentiel durant le pas de temps. L'allongement non réalisé durant un pas de temps ne sera jamais réalisé. Ainsi, une feuille ayant subi une période de stress aura une longueur finale plus courte. Pour la photosynthèse, l'impact est simulé de la même manière en réduisant la production de carbone selon l'indice de stress hydrique. Pour les pointes racinaires, l'impact du stress hydrique est modélisé comme une réduction du potentiel d'allongement des racines (qui est défini en fonction de son diamètre apical). Cette réduction du potentiel d'allongement de certaines racines entraîne une réduction de la demande totale en carbone du système racinaire et peut entraîner une augmentation du ratio entre l'offre et la demande en carbone du système racinaire.

RÉSULTATS ET DISCUSSIONS

L'ensemble des règles utilisées dans le modèle de morphogenèse permettent une représentation cohérente du développement de la plante entière. Cette cohérence a été vérifiée par la comparaison de traits architecturaux de plantes réelles et virtuelles simulées avec le modèle. Cette comparaison a porté sur deux cultivars présentant des architectures contrastées : un cultivar utilisé pour le pâturage (cv. Carillon) et un cultivar utilisé principalement pour les gazons (cv. Cachemire). La flexibilité du modèle se confirme par la production de morphotypes contrastés uniquement en multipliant la

fonction « Potentiel » par un facteur (figure 2). Autrement dit, la modification de paramètres d'une fonction de la morphogenèse aérienne, est répercutée de manière cohérente sur le développement de l'ensemble de la plante, grâce notamment aux règles d'autorégulations. Cette capacité de simulation de différents morphotypes par le modèle, est essentielle pour la simulation de peuplements de graminées hétérogènes tels qu'observés dans les prairies.

Outre la flexibilité morphotypique, le modèle présente également une autorégulation du développement de la plante virtuelle lors d'évènements contingents tels qu'une fauche. En effet, une coupe des feuilles entraîne une diminution des longueurs des gaines et de la surface foliaire. Ces diminutions vont entraîner sur la plante virtuelle :

- des longueurs finales des feuilles en développement plus courtes puisque la longueur finale d'une feuille est estimée en fonction de sa longueur à son émergence
- une augmentation du tallage liée à l'augmentation du site-filling qui dépend de la surface foliaire

Le modèle reproduit ainsi, de manière cohérente avec la réalité, la repousse après une coupe sans nécessité d'invoquer un contrôle central ou des consignes données *a priori*.

Les impacts de l'environnement lumineux et de la disponibilité en eau diffèrent suivant les parties de la plante virtuelle. En effet, une diminution de la lumière va plus fortement affecter le développement du système racinaire que de la partie aérienne. Cette différence résulte de l'hypothèse d'allocation du carbone utilisé dans le modèle. Une conséquence notable de cette différence est l'augmentation du ratio entre les biomasses aérienne et racinaire (ratio S:R). La simulation de l'impact d'une diminution de disponibilité en eau sur les morphotypes contrastés de plantes virtuelles a révélé des réponses différenciées. En effet, la simulation de deux morphotypes contrastés subissant différents scénarios d'apport en eau (apport quotidien, apport fréquent mais pas quotidien, apport peu fréquent puis sans apport durant une longue période), ont montré des réponses au déficit hydrique contrastées. Ces contrastes ont été notamment observés sur les variations du ratio S:R et sur les variations de la biomasse racinaire qui pouvait augmenter avec le déficit dans certains cas. Ces réponses concordent avec les observations disponibles dans la littérature (Crush *et al.*, 2007).

Les modèles de lumière et de sol utilisés dans le modèle de plante peuvent prendre en compte des modifications de l'environnement local d'une plante provoquées par les plantes voisines (ombrage, assèchement du sol lié à l'absorption de l'eau par les plantes).

Les interactions cohérentes avec la réalité entre la plante virtuelle et son environnement local, font du modèle L-grass un outil pertinent pour appréhender les compétitions entre plantes pour les ressources environnementales au sein de peuplements de graminées.



Figure 2 : sorties graphiques du modèle L-grass obtenues en modifiant les paramètres de la fonction « Potentiel », une fonction portant uniquement sur la morphogenèse aérienne.

BIBLIOGRAPHIE

- Brisson N., Launay M., Mary B., Beaudoin N. 2008 Conceptual basis, formalisations and parameterization of STICS crop model. Edition Quae, INRA
- Chelle M., Andrieu B. 1998 The nested radiosity model for the distribution of light within plant canopies. *Ecol. Model* 111 :75-91
- Crush J.R., Easton H.S., Waller J.E., Hume D.E., Faville M.J. 2007 Genotypic variation in pattern of root distribution, nitrate interception and response to moisture stress of a perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) mapping population. *Grass Forage Sci.* 62:265-273
- DeJong T.M., Da Silva D., Vos J., Escobar-Gutiérrez A.J. 2011 Using functional-structural plant models to study, understand and integrate plant development and ecophysiology. *Ann. Bot.* 108 :987-989
- Lindermayer A. 1968 Mathematical models for cellular interactions in development I. Filaments with one-sided inputs. *J. Theor. Biol.* 18 :280-299
- Pagès L., Bécél C., Boukcim H., Moreau D., Nguyen C., Voisin A.S. 2014 Calibration and evaluation of ArchiSimple, a simple model of root system architecture. *Ecol. Model* 290 :76-84
- Verdenal A., Combes D., Escobar-Gutiérrez A.J. 2008 A study of ryegrass architecture as a self-regulated system, using functional-structural plant modelling. *Funct. Plant Biol.* 35 :911-924

“VIRTUAL GRASSLAND”: UN MODÈLE INDIVIDU-CENTRÉ POUR SIMULER LA DYNAMIQUE DES COMMUNAUTÉS PRAIRIALES EN RÉPONSE À LA DISPONIBILITÉ EN EAU ET EN N DU SOL

« VIRTUAL-GRASSLAND » AN INDIVIDUAL-CENTERED MODEL FOR SIMULATING THE DYNAMICS OF GRASSLAND COMMUNITIES IN RESPONSE TO SOIL WATER AND NITROGEN AVAILABILITY

Gaëtan Louarn, Abraham Escobar-Gutiérrez, Vincent Migault,
Lucas Faverjon, Didier Combes

gaetan.louarn@lusignan.inra.fr

Inra, UR004 URP3F, F-86600 Lusignan, France

RÉSUMÉ

Le modèle de «Virtual grassland » vise à prédire l'évolution de la composition spécifique, du rendement et de la qualité des prairies semées en réponse à la disponibilité en eau et à la gestion de l'azote (fertilisation, présence de légumineuses) et de la défoliation. Il simule les interactions de compétition et la facilitation (rayonnement, ressources du sol) entre les composantes du couvert au travers du couplage de quatre modules (graminées, légumineuses, sol, transfert radiatif). Les évaluations préliminaires du modèle suggèrent le bon comportement qualitatif des réponses au rayonnement et à la disponibilité en eau.

ABSTRACT

The *Virtual-grassland* model aims at simulating the change with time of the specific composition, yield, and forage quality of sown grasslands, in response to water availability, nitrogen management (fertilization, presence of legumes) and defoliation. It simulates the competition and facilitation interactions (for radiation and soil resources) between the canopy components through the interconnection of four modules (grasses, legumes, soil and radiation transfer). Preliminary evaluations of the model suggest a fair estimate of the responses to water and radiation.

INTRODUCTION

Les prairies multi-spécifiques sont une source importante de fourrages pour les ruminants. Leur valeur d'usage agricole dépend de leur composition botanique et de la

structure du couvert qui déterminent ensemble la quantité et la qualité de la biomasse récoltable par pâturage ou par fauche. Au sein des prairies tempérées, les graminées et légumineuses pérennes dominent la composition floristique des prairies et sont généralement cultivées en association en raison de leur complémentarité agronomique et écologique (Louarn *et al.*, 2010). Un équilibre approprié entre les espèces est toutefois difficile à atteindre et à maintenir dans ces communautés réputées instables. La proportion de légumineuses fluctue au cours du temps entre années, entre saisons, et même au cours d'une période de repousse.

En dépit de son importance agronomique, la composition spécifique des prairies est généralement ignorée dans les modèles de prairies. Les seuls exemples de prise en compte des interactions entre plantes concernent à ce jour les associations à base de trèfle blanc et de graminées, pour lesquelles les approches de modélisations individus-centrées ont montré de bons résultats et ont permis d'améliorer la compréhension des conditions de coexistence entre graminées et légumineuses (Schwinning et Parsons, 1996 ; Soussana et Oliveira Machado, 2000). Ces modèles cependant ne prennent pas en compte l'effet du stress hydrique sur les communautés prairiales. En outre, le trèfle blanc, qui dispose d'une stratégie de colonisation et de survie atypique au sein des légumineuses fourragères (forte capacité de persistance au travers de la reproduction végétative, forte tolérance à la défoliation), pourrait ne pas être représentatif de la majorité des espèces utilisées (Louarn *et al.*, 2015).

Pour répondre à ces limitations, le modèle de «Virtual grassland» (<http://openalea.gforge.inria.fr/wiki/doku.php?id=packages:ecophysio:grassland>) a été développé sous la plateforme de modélisation OpenAlea (Pradal *et al.*, 2009) afin de simuler l'architecture d'une grande diversité d'espèces de graminées et de légumineuses et pour prédire les effets des interactions plante-plante et plante-milieu abiotique sur la dynamique et les performances agronomiques des communautés prairiales.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Le modèle de «Virtual grassland» se compose de :

- i) deux modèles de plantes génériques simulant respectivement la morphogenèse des graminées (L-grass, Verdenal *et al.*, 2008) et des légumineuses (L-egume). Ces modèles simulent le fonctionnement et l'architecture 3D du couvert (parties aériennes et racines), de l'échelle de l'organe à celle de la communauté.

- ii) deux modèles simulant l'interaction du couvert végétal avec son environnement aérien (transfert de rayonnement, RATP, Sinoquet *et al.*, 2001) et souterrain (modèle de sol adapté du modèle de culture STICS, Brisson *et al.*, 2008).
- iii) une interface graphique permettant de gérer les paramètres d'entrée du modèle et visualiser les résultats de simulation (figure 1).

Les deux modèles de plantes sont basés sur le formalisme L-système (logiciel L-py, Boudon *et al.*, 2012) et rendent compte des règles de morphogenèse et du métabolisme C / N spécifiques à chacun des deux groupes fonctionnels. Dans le cas des graminées par exemple, un modèle auto-régulé de croissance des feuilles pilote le développement (apparition des feuilles, tallage, émission de racines nodales) et la réponse à la coupe (Migault *et al.*, 2015). Il permet de rendre compte du comportement de morphotypes contrastés allant des types « fourrages » (feuilles longues, faible tallage, faible nombre de racines nodales) aux types « gazons » (feuilles courtes, fort tallage, grand nombre de racines nodales). Dans le cas des légumineuses, différentes stratégies de morphogenèse sont aussi considérées (taille des organes, croissance érigée / prostrée, ramification, capacité à développer des racines nodales...). Le modèle permet de rendre compte à la fois des espèces/génotypes développant une pérennité basée sur un pivot unique (e.g. luzerne, trèfle violet, lotier...), sur un système rhizomateux (luzerne rampante) ou sur la propagation clonale à base de stolons enracinés à la surface du sol (trèfle blanc).

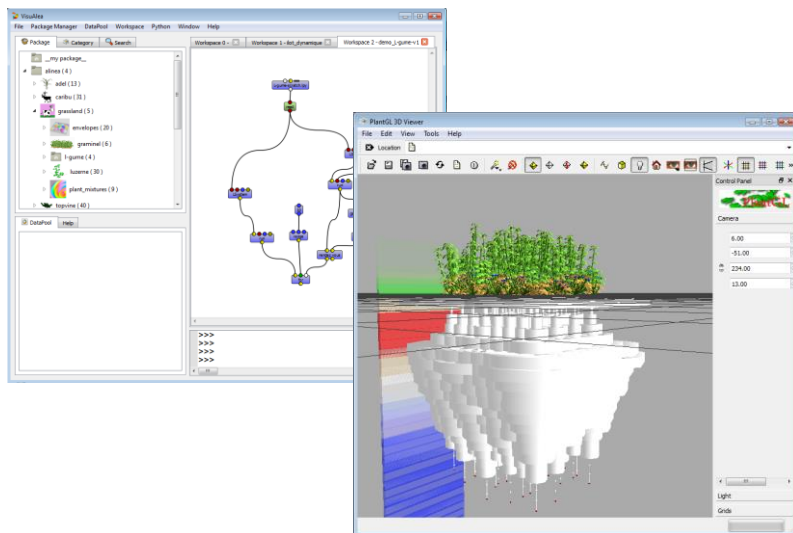


Figure 1 : interface graphique (haut) et visualisation 3D d'un couvert de luzerne (bas).

Les sorties du modèle concernent l'accumulation de matière sèche, la composition biochimique (N) de chacun des constituants du mélange et les flux d'eau et d'N dans le système sol-plantes-atmosphère.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Le modèle est en cours d'évaluation à la fois pour des réponses qualitatives (e.g. réponses de plantes isolées et de couverts mono spécifiques aux gradients de rayonnement, eau et N, figure 2) et pour des réponses quantitatives de populations de plantes en associations bi-spécifiques (e.g. luzerne-fétuque élevée ; trèfle blanc-ray-grass anglais). Les réponses au rayonnement, au rythme de défoliation et à l'humidité du sol sont qualitativement cohérentes pour les deux modèles de plante. Une compétition accrue pour la lumière résulte ainsi en une réduction du tallage (Baldisera *et al.*, 2014), une vitesse d'allongement et un volume racinaire réduits, et une baisse de la densité de longueur des racines (Migault, 2015). Une interaction statistique entre le morphotype aérien (rampant/érigé) et la fréquence de défoliation existe au sein des deux groupes d'espèces : les génotypes érigés/à feuille longues sont favorisés sous défoliations peu fréquentes, et inversement les génotypes rampants/à feuilles courtes ont de meilleures performances sous coupes fréquentes. L'effet d'un stress hydrique se traduit en premier lieu par une modification locale des croissances de racines (réduites dans les horizons les plus secs), puis la croissance aérienne dans son ensemble et enfin l'assimilation du C et de l'N. La sensibilité à l'occurrence d'une période de déficit de précipitations apparaît fortement dépendante du stade de développement ; les stades d'implantation (où l'enracinement est peu profond) sont ressorties comme particulièrement sensibles.

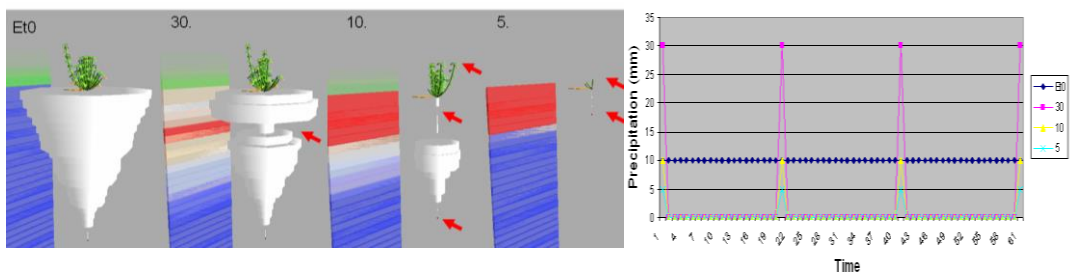


Figure 2 : illustration de l'effet de quatre régimes hydriques sur la morphogenèse aérienne et racinaire d'une plante isolée de luzerne. Du bleu au rouge, du plus humide au plus sec. A droite, apports hydriques sur le sol (précipitations ou irrigation).

L'évaluation quantitative du modèle pour des communautés multi-spécifiques est toujours en cours. Elle implique la comparaison de la productivité, de la structure de taille, et de la distribution des éléments (N) entre les individus/espèces.

CONCLUSION

Le modèle «Virtual grassland» projette de fournir un cadre d'analyse intégré pour l'analyse des compromis entre les caractères d'intérêt dans les prairies multi-spécifiques. Il pourra aider à l'identification des règles d'assemblage pour mieux raisonner la formulation de la composition des mélanges, en considérant les interactions entre constituants et les effets du pédo-climat.

BIBLIOGRAPHIE

- Baldisera T., Frak E., Carvalho P., Louarn G.. 2014. Plant development controls leaf area expansion in alfalfa plants competing for light. *Annals of Botany* 113(1): 145-157.
- Brisson N., Launay M., Mary B., Beaudoin N. (2008). Conceptual basis, formalisations and parameterization of the STICS crop model. *Quae Ed.* 297 p.
- Boudon F., Pradal C., Cokelaer T., Prusinkiewicz P., Godin C. (2012). L-Py: an L-System simulation framework for modeling plant development based on a dynamic language. *Frontiers in Plant Science*, 3.
- Louarn G., Corre-Hellou G., Fustec J. *et al.* (2010). Déterminants écologiques et physiologiques de la productivité et de la stabilité des associations graminées-légumineuses. *Innovations Agronomiques* 11: 79–99.
- Louarn G., E. Pereira-Lopès, J. Fustec, B. Mary, A.S. Voisin, P.C. de Faccio Carvalho, F. Gastal. 2015. The amounts and dynamics of nitrogen transfer to grasses differ in alfalfa and white clover-based grass-legume mixtures as a result of rooting strategies and rhizodeposit quality. *Plant and Soil* 389(1-2), 289-305.
- Migault V. 2015. Insertion de la morphogenèse racinaire dans L-grass, un modèle structure-fonction de graminées fourragères. Thèse de doctorat de l'Université de Poitiers.
- Pradal C., Boudon F., Nouguier C., Chopard J., Godin C. (2009). PlantGL: a Python-based geometric library for 3D plant modelling at different scales. *Graphical Models* 71(1): 1-21.
- Schwinning S, Parsons AJ (1996) A spatially explicit population model of stoloniferous N-fixing legumes in mixed pasture with grass. *Journal of Ecology* 84:815–826
- Sinoquet H., Le Roux X., *et al.* (2001). RATP: a model for simulating the spatial distribution of radiation absorption, transpiration and photosynthesis within canopies: application to an isolated tree crown. *Plant, Cell & Environment* 24(4): 395-406.
- Soussana J.F., Oliveira-Machado A. (2000) Modelling the dynamics of temperate grasses and legumes in cut mixtures. In: Lemaire G, Hodgson J, de Moraes A, Nabinger C, de Carvalho PC (eds) *Grassland ecophysiology and grazing ecology*. CAB International, Wallingford, pp 169-190.
- Verdenal A., Combes D., Escobar-Gutiérrez A.J. 2008. A study of ryegrass architecture as a self-regulated system, using functional–structural plant modelling. *Functional Plant Biology* 35: 911–924.

UN MODÈLE ARCHITECTURÉ 3D POUR L'ÉTUDE DE LA COMPÉTITION POUR LA LUMIÈRE À L'INTÉRIEUR DES ASSOCIATIONS VARIÉTALES DE BLÉ

A 3D MODEL TO STUDYING THE COMPETITION FOR LIGHT IN CULTIVAR MIXTURES OF WHEAT CROPS

Christophe Lecarpentier¹, Romain Barillot^{2,3}, Isabelle Goldringer¹,
Jérôme Enjalbert¹, Bruno Andrieu^{2,3}

christophe.lecarpentier@moulon.inra.fr

¹Inra, UMR 0320 / UMR 8120 Génétique Quantitative et Évolution – Le Moulon, F-91190 Gif- sur-Yvette, France, ²Inra, UMR1402 ECOSYS, F-78850 Thiverval-Grignon, France, ³AgroParisTech, UMR1402 ECOSYS, F-78850 Thiverval-Grignon, France

RÉSUMÉ

Un nouveau modèle de blé est élaboré pour tester virtuellement la production d'un grand nombre de mélanges variétaux et ainsi d'orienter la constitution du mélange optimal selon les conditions climatiques. Le modèle est individu-centré et basé sur le modèle /ADEL-blé/qui simule la dynamique de l'architecture 3D d'une plante de blé. La précocité est simulée à partir de l'approche du modèle de production /Sirius/ pour simuler l'induction florale et ses conséquences sur la morphogenèse aérienne. Le modèle d'interaction végétation / rayonnement /Caribu/ couplé au modèle de la plante permet une simulation de la compétition pour la lumière. Le modèle est actuellement validé pour le tallage d'une variété en pure. Les développements en cours concernent la validation de la croissance de la surface foliaire, et le nombre de grains par épi.

INTRODUCTION

Avéré depuis de nombreuses années maintenant, le changement climatique se traduit notamment par des événements climatiques extrêmes de plus en plus fréquents, résultant en une stochasticité environnementale accrue. De plus, le système agricole intensif est remis en cause pour les impacts environnementaux qu'il provoque et c'est pourquoi, il devient nécessaire de réduire l'utilisation des engrais et pesticides (Plan Ecophyto 2018), mais aussi l'irrigation ou les interventions coûteuses en énergies fossiles. Dans ce contexte où l'augmentation de la stochasticité environnementale s'ajoute à une nécessaire

diminution du contrôle anthropique des agrosystèmes, il est essentiel de mettre au point des systèmes de cultures capables de tamponner la variabilité environnementale.

De précédentes études ont pu montrer que la diversité qu'elle soit fonctionnelle ou en nombre d'espèces permettait une augmentation de la production de biomasse (Tilman *et al.*, 1997). Accroître la diversité au sein des cultures a de nombreux effets positifs tels qu'une augmentation de la production (Crawford et Rudgers, 2012) ainsi que des autres services écosystémiques fournis par la parcelle (Newton, Begg et Swanston, 2009). L'augmentation de la diversité peut se faire à différents niveaux : (1) l'augmentation du nombre d'espèces cultivées dans un paysage, (2) l'augmentation du nombre et surtout de la diversité des variétés utilisées au sein d'une espèce et (3) l'utilisation d'associations d'espèces ou de variétés à l'intérieur d'une même parcelle.

Dans cette étude, nous avons choisi de nous axer sur l'accroissement de la diversité intra-parcelle, à l'échelle intra-spécifique. L'utilisation d'associations variétales (AV) a fait l'objet de nombreuses études, qui montrent que les associations variétales peuvent permettre une augmentation significative du rendement par rapport à la moyenne des composantes en pur (Gallandt *et al.*, 2001 ; Essah et Stoskopf, 2002 ; Ostergaard *et al.*, 2005 ; Kiær *et al.*, 2009) et ceci pour de nombreuses espèces de céréales (blé, orge, avoine, riz, etc.) de l'ordre de 0.5 à 5 % (Smithson et Lenne, 1996). L'intérêt des mélanges variétaux pour diminuer l'impact de plusieurs bio-agresseurs simultanément a été souligné dans de nombreuses études, car il est possible de combiner des variétés résistantes à des bio-agresseurs différents. (Finckh *et al.*, 2000; King et Lively, 2012 ; Wolfe, 1985; Tooker et Frank, 2012). Si les AV peuvent offrir également une meilleure stabilité des rendements, une augmentation de la fertilité des sols, un meilleur contrôle des adventices ou une augmentation de la diversité de la macro/mésomicro-faune aérienne et du sol (Chateil *et al.*, 2013), ces services écosystémiques ont été peu étudiés.

C'est sur le blé, troisième céréale la plus cultivée au monde et céréale la plus cultivée en France qui représente donc un enjeu majeur de l'agronomie, que nous étudions actuellement l'intérêt des mélanges variétaux. Il s'avère que c'est une plante qui semble adaptée à la culture en mélange : d'après Smithson et Lenne (1996), sur plus de 200 essais, les rendements de blé en mélange sont généralement supérieurs aux moyennes des mêmes variétés cultivées en monoculture d'environ 4 %.

Avec près de 380 variétés de blé tendre inscrites au catalogue, l'assemblage de variétés relève d'une combinatoire quasi infinie (il existe plus de 72 000 combinaisons binaires de ces variétés, près de 900 millions de combinaisons quaternaires !), qui épuise rapidement les capacités expérimentales des instituts techniques, coopératives et des organismes de

recherche. L'intérêt d'une approche par modélisation de l'interaction et de la complémentarité des variétés dans un mélange est donc une des solutions envisageables (cf. Arnaud Gauffreteau et al., dans ce numéro, pour une approche complémentaire par idéotypage).

PRÉSENTATION DU MODÈLE

L'objet de ce travail est de modéliser les interactions de la partie aérienne d'un peuplement de blé génétiquement hétérogène, afin d'identifier les caractéristiques architecturales qui peuvent contribuer à une meilleure utilisation des ressources lumineuses. Afin de représenter au mieux la compétition pour la lumière entre les plantes, nous avons choisi une approche individu centrée avec une représentation explicite de l'architecture. Notre modèle reprend plusieurs aspects du modèle Adel-blé (Fournier *et al.*, 2003) qui simule la dynamique de l'architecture 3D d'une plante de blé. Toutefois dans Adel-blé, la représentation de la plasticité des plantes se fonde sur la caractérisation expérimentale des peuplements. Dans notre travail, nous proposons et évaluons des règles de comportement simples permettant de simuler les composantes essentielles de la plasticité de l'architecture aérienne chez le blé : le tallage, le nombre de feuilles par axe, les dimensions foliaires le long d'un axe, la dynamique de tallage et le nombre de feuilles par axe, eux mêmes liés à la date de passage du stade végétatif au stade reproducteur. Nous utilisons pour cela le module de précocité de Sirius (Jamieson *et al.*, 1998 ; He *et al.*, 2012).

Aperçu global du modèle

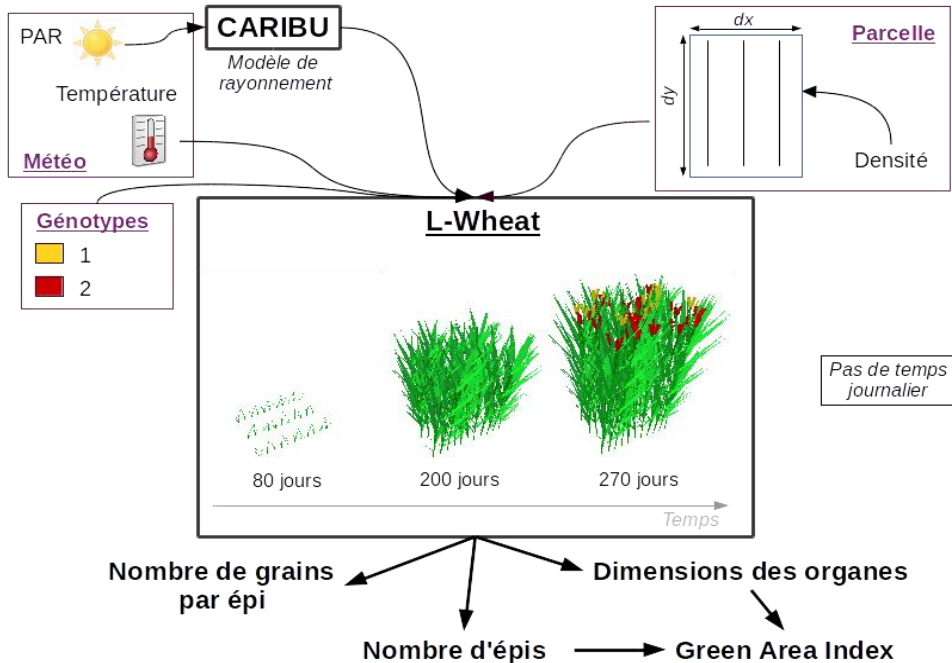


Figure 1 : aperçu global du fonctionnement du modèle.

Le modèle simule le cycle complet de chaque plante, du semis à la maturité avec un pas de temps journalier. L'ensemble des processus sont dépendants de la température, le modèle accumule donc les températures à chaque jour sous forme de somme des températures depuis le semis (en degrés jour).

Sont spécifiés en entrée (1) des fichiers météo contenant des données de température et de rayonnement global à partir duquel est estimé la quantité journalière de radiations photosynthétiquement actives interceptées par m^2 de sol, (2) des informations spatiales (dimensions de la parcelle, distance inter-rang et densité de semis) permettant de construire la parcelle virtuelle et (3) la liste des génotypes à semer sur la parcelle. A l'aide de ces entrées, sont estimés à chaque pas de temps le développement de chaque plante (nombre d'axes, dimensions de chaque organe, rayonnement intercepté par chaque axe) et en fin de cycle, le nombre de grains produits par épi. Toutes ces sorties nous permettent de calculer le Green Area Index (GAI) de la parcelle pour ainsi évaluer le modèle.

Les caractères les plus notablement impactés par la compétition pour la lumière au cours du développement du blé sont (1) l'élaboration du nombre final d'épi et (2) la surface foliaire des feuilles. Pour simuler l'impact de cette compétition, nous insérons des règles de plasticité avec des boucles de rétro-action dans les règles de développement du modèle. Le calcul du nombre de grains par individu est une résultante directe de l'expression de toutes ces plasticités.

Afin de simuler la compétition pour la lumière, le modèle de développement végétal est couplé à un modèle de rayonnement : **Caribu** (Chelle et Andrieu, 1998), qui calcule par projection la quantité de PAR interceptée au niveau de chaque organe à partir de la quantité journalière en μmol de PAR intercepté par m^2 .

Notons que nous nous plaçons uniquement dans des conditions de rayonnement diffus. Il est important de noter également que même si la modélisation du développement des mélanges variétaux est le but de la conception de ce modèle, actuellement le modèle est calibré en culture pure.

Le deuxième but majeur de ce modèle est d'être couplé avec un modèle de génétique évolutive permettant ainsi des études de parcelle en mélange sur plusieurs générations, et dans des environnements climatiques contrastés. La valeur reproductive de chaque plante est estimée par le nombre de grains qu'elle produit ; en découle une valeur reproductive moyenne de chaque génotype présent sur la parcelle. Pour estimer la quantité de graines de la génération $n+1$ à semer, le modèle se fonde sur la simulation de la production de grain de chaque plante au sein du peuplement. Le nombre de grains par individu est calculé à partir du nombre de talles fertiles et du nombre de grains par épi, que nous supposons être proportionnels au rayonnement intercepté par la talle durant une fenêtre de temps correspondant à la formation des grains (Fischer, 1985).

Description de la plante

Le modèle est développé en langage L-Py (Boudon *et al.*, 2012), hybride entre les L-systèmes (Prusinkiewicz, 1998) et le python. De par les propriétés des L-systèmes, la plante est décrite comme un assemblage de différents modules chacun indépendant et autonome suivant des lois d'action qui leur sont propres.

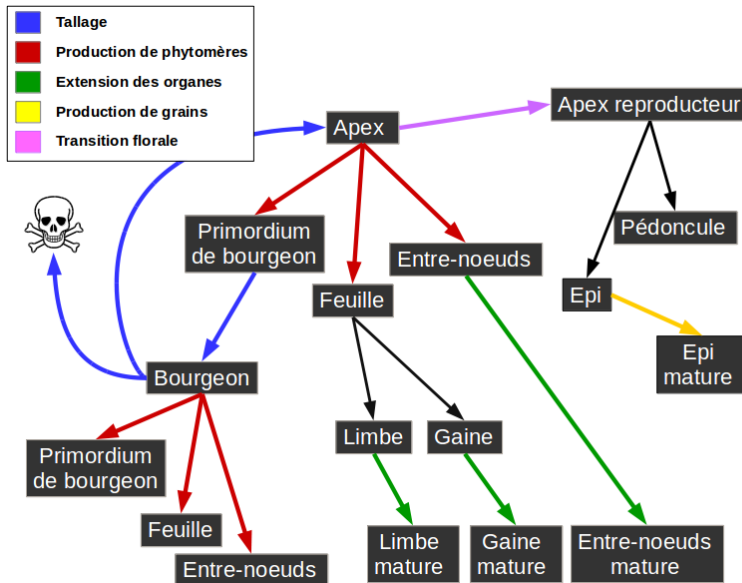


Figure 2 : présentation de l'ensemble des modules intervenant au cours du cycle.

Chaque « type d'organe » est représenté par un module différent : $\{Apex, Primordium de Bourgeon, Bourgeon, Feuille (indifférenciée), Gaine, Limbe, Entre-nœuds, Pédoncule, Épi\}$, les grands processus éco-physiologiques impliqués dans le développement végétal du blé sont réalisés par l'ensemble de ces 9 modules (figure 2).

À chaque plastochrone, l'Apex produit un phytomère végétatif composé d'un primordium de bourgeon, d'une feuille indifférenciée et d'un entre-nœud. L'apex produit n phytomères végétatifs, n représentant le nombre final de feuille sur chaque axe estimé à partir des conditions de température et de photopériode. Une fois que le dernier phytomère végétatif est produit, l'Apex passe en mode reproducteur en effectuant sa transition florale. Le tallage est piloté par le Bourgeon qui dès son initiation par l'Apex, reste à l'état de primordium pendant un plastochrone. Ensuite, il produit des phytomères végétatifs à chaque plastochrone jusqu'à ce qu'il ait la possibilité de débourrer. Si le Bourgeon réussit à débourrer, il devient Apex, sinon il meurt et disparaît ainsi que toutes les structures qu'il a produites. La Feuille indifférenciée représente la feuille en croissance cachée à l'intérieur de la gaine précédente et à son émergence se différencie en une Gaine et un Limbe qui chacun grandiront jusqu'à atteindre leur taille finale. L'Entre-nœud suit le même processus d'extension en grandissant jusqu'à sa longueur finale. La date d'épiaison (moment d'apparition de l'épi) est calculée en fonction de la date de transition florale et

donc du nombre final de feuilles. Chaque Épi produit indépendamment des grains jusqu'à la maturité de la plante en fonction de l'environnement lumineux de l'intégralité de l'axe.

Intégration de la plasticité

Plasticité des surfaces foliaires

Dans ce modèle, la plasticité des surfaces foliaires se produit à deux endroits. Les limbes des feuilles de rosette ont des longueurs dépendantes du régime de température alors que l'ensemble des limbes ont des largeurs dépendant de la quantité de rayonnement captée par la feuille précédente.

A ce jour, la plasticité des largeurs des feuilles n'est pas encore implémentée, les feuilles ont une dimension mesurée expérimentalement, sur la variété Soissons. L'incrément de longueur finale entre deux limbes successifs est calculé en fonction des conditions de température journalière moyenne. La température a un impact à partir du moment où le primordium de la feuille en question est produit par l'apex jusqu'à son émergence.

Plasticité de la dynamique de tallage

Le tallage est un processus qui se déroule en 3 étapes : (1) l'émission des talles, (2) l'arrêt de l'émergence des talles et (3) la régression d'une partie des talles produites. L'enchaînement chronologique entre ces trois étapes est séquentiel et est approché dans le modèle de la manière suivante.

L'émission des talles est synchronisée avec l'émergence des feuilles avec un décalage de 2 phyllochrones (Masle-Meynard, 1982). Lorsque la troisième feuille du brin-maître émerge, la première feuille de la première talle (talle du coléoptile) apparaît à l'aisselle de la première feuille du brin-maître. De la même manière, lorsque la troisième feuille de la talle du coléoptile émerge, la première feuille de la première talle secondaire apparaît à l'aisselle de la première feuille de la talle du coléoptile.

L'arrêt du tallage est piloté par un signal de détection de la densité du peuplement mimant un signal de qualité de la lumière de type rouge clair – rouge sombre (Evers et al., 2007). Un sous-peuplement de plantes considérées comme voisines est défini pour chaque plante de la parcelle. Dès que le LAI de ce sous-peuplement de plantes voisines dépasse un certain seuil : le LAIcritique, la plante cible n'émettra plus aucune talle (Simon *et al.*, 1989).

La régression de talles est gérée directement par la quantité de rayonnement captée par axe et un axe nécessite une quantité seuil de rayonnement pour survivre à partir de la

montaison, phase où les axes entrent en compétition les uns avec les autres. A partir de la montaison, la quantité de radiations photosynthétiquement actives (PAR) captées par chaque axe est intégrée sur des fenêtres successives de 100°C jours. Au terme de chaque fenêtre de temps, la quantité de rayonnement interceptée par la talle considérée comme la plus faible (la plus jeune avec l'ordre le plus élevé) est comparée à un seuil critique : PARseuil. Si l'axe en question a intercepté moins de rayonnement que nécessaire pour sa survie, il meurt.

La plasticité sur le tallage se fait ainsi à deux niveau : à l'arrêt du tallage et lors de la régression des talles.

Plasticité de l'élaboration du nombre de grains

Le nombre de grains par épi est estimé selon les conditions de température et de rayonnement perçues par tous les organes de la talle. Rayonnement intercepté par axe par jour et température journalière sont intégrés sur une fenêtre de temps d'une trentaine de jour avant la floraison puis moyennés.

RÉSULTATS

L'enjeu majeur du modèle développé est de prédire de manière cohérente le nombre d'épis produits et maintenus par plante à maturité pour différentes densités de semis.

Dynamique du nombre de talles

Calibration des paramètres d'arrêt du tallage et de régression des talles

Pour calibrer les paramètres d'arrêt du tallage et de régression des talles, nous avons utilisé les données récoltées lors de la campagne 2013/2014 sur un essai réalisé dans le cadre du projet Wheatamix (<http://www6.inra.fr/wheatamix>) à Grignon où 60 génotypes ont été semés à deux densités {30 pl/m² et 150 pl/m²}.

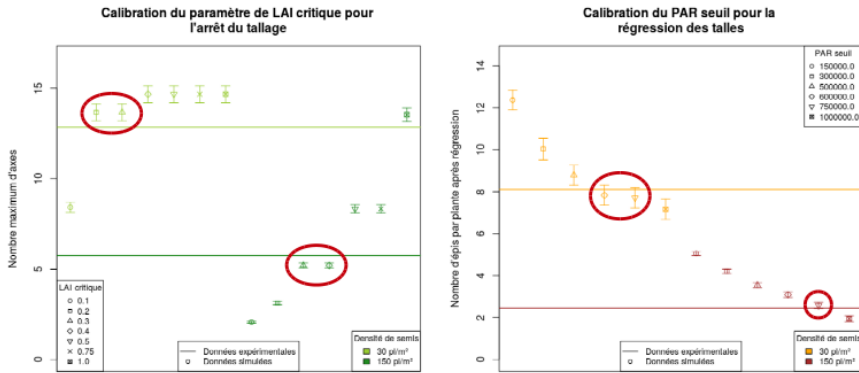


Figure 3 : calibration des deux paramètres fondamentaux du tallage. À gauche la calibration du LAI critique sur 7 valeurs différentes de LAI critique à deux densités. À droite, calibration du PAR seuil sur 6 valeurs de PAR seuil à deux densités. Chacune des 26 simulations contenait entre 30 et 45 plantes pour prévenir les effets stochastiques.

Aujourd'hui les dimensions foliaires simulées par le modèle sont calibrées uniquement pour la variété : « Soissons » ; nous nous concentrons donc sur cette variété. Plusieurs simulations ont été lancées en faisant varier les paramètres LAIcritique (pour l'arrêt du tallage) et PARseuil (pour la régression des talles) dans un intervalle précis (entre 0,1 et 1 pour le LAIcritique et entre 50 000 et 1 000 000 μmol de PAR intercepté par cm^2 de plante pour le PARseuil). Pour chaque simulation, le nombre de talles en mars simulé est comparé au nombre de talles en mars relevé expérimentalement et le nombre d'épis simulé est comparé au nombre d'épis dénombrés expérimentalement. Les valeurs de LAIcritique et de PARseuil permettant d'avoir les écarts les plus faibles entre résultats simulés et expérimentaux ont été retenues et utilisées dans le modèle par la suite. Ici, il est important d'utiliser la même valeur de paramètre quelle que soit la densité et les meilleures valeurs de paramètre sont $\{\text{LAIcritique} = 0,3, \text{PARseuil} = 750\ 000 \mu\text{mol PAR par m}^2 \text{ par jour}\}$.

Tests du modèle en culture pure sur plusieurs densités de culture

Pour tester la dynamique de tallage de notre modèle, nous avons reproduit par simulation un essai densité comme celui de Darwinkel (1978) où la variété néerlandaise Lely a été semée à 7 densités $\{5 \text{ pl/m}^2, 25 \text{ pl/m}^2, 50 \text{ pl/m}^2, 100 \text{ pl/m}^2, 200 \text{ pl/m}^2, 400 \text{ pl/m}^2, 800 \text{ pl/m}^2\}$.

Dans chaque cas, le nombre total de talles produites par plante et le nombre d'épis par plante ont été mesurés. L'essai numérique est composé de 5 répétitions et le nombre maximum de talles ainsi que le nombre final d'épis sont comparés entre simulation et expérimentation à chacune de ces densités.

Il est important de noter que cette expérimentation à laquelle nous comparons nos données de simulation a été réalisée aux Pays-Bas avec une variété locale. La simulation, bien que semée rigoureusement à la même date, s'est déroulée avec un climat de région parisienne pour une variété de type « Soissons ».

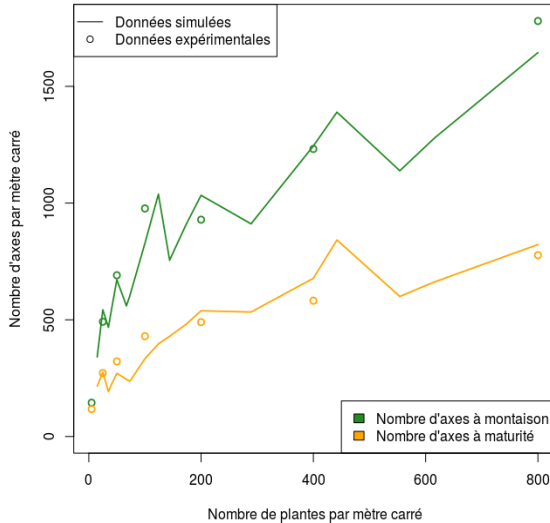


Figure 4 : densité maximum de talles et densité d'épis simulées par le modèle à plusieurs densités au sein d'une large fourchette (de 20 à 800 pl/m²).

Même si l'arrêt du tallage semble piloté par un signal de qualité de la lumière (Evers et al., 2007) l'approximation faite dans le modèle passant par un LAI critique semble tout de même permettre une bonne prédiction de l'arrêt de la production de ramification comme cela a été proposé par Simon *et al.*, (1989) et par conséquent une bonne prédiction du nombre maximal de talles avant régression. De plus, même si les mécanismes de régression restent peu connus, l'approximation faite dans le modèle permet donc de prédire assez bien le nombre d'épis après régression.

PERSPECTIVES

Maintenant que le modèle semble calibré pour une variété en ce qui concerne la dynamique de tallage, deux étapes restent cruciales pour une bonne validation : (1) une vérification des bonnes dynamiques de LAI du couvert global et (2) une bonne prédiction du nombre de grains par épi.

Ceci fait, le modèle pourra être paramétré en termes de dimensions foliaires et de tallage pour d'autres variétés, afin de concevoir des parcelles virtuelles en mélange. Ainsi nous pourrons étudier les interactions entre des plantes phénotypiquement très contrastées en termes de hauteur et de précocité.

BIBLIOGRAPHIE

- Frédéric Boudon, Christophe Pradal, Thomas Cokelaer, Przemyslaw Prusinkiewicz et Christophe Godin. 2012. « L-Py: An L-System Simulation Framework for Modeling Plant Architecture Development Based on a Dynamic Language ». *Frontiers in Plant Science* 3. doi:10.3389/fpls.2012.00076.
- Carole Chateil, Isabelle Goldringer, Léa Tarallo, Christian Kerbirou, Isabelle Le Viol, Jean-François Ponge, Sandrine Salmon, Sophie Gachet et Emmanuelle Porcher. 2013. « Crop genetic diversity benefits farmland biodiversity in cultivated fields ». *Agriculture, Ecosystems & Environment* 171 (mai): 25-32. doi:10.1016/j.agee.2013.03.004.
- Chelle M. et Andrieu B. 1998. « The nested radiosity model for the distribution of light within plant canopies ». *Ecological Modelling* 111 (1): 75-91.
- Crawford K.M. et Rudgers J.A. 2012. « Plant species diversity and genetic diversity within a dominant species interactively affect plant community biomass ». *Journal of Ecology*. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-2745.2012.02016.x/full>.
- Darwinkel A. 1978. « Patterns of tillering and grains production of winter wheat at a wide range of plant densities ». *Netherlands Journal of Agricultural Science* 26: 383-98.
- Essah C. et Stoskopf N.C. 2002. « Mixture performance of phenotypically contrasting barley cultivars ». *Canadian Journal of Plant Science* 82 (1): 1-6.
- Evers J., Jochem B., Vos J., Chelle M., Andrieu B., Fournier C. et Paul C. Struik. 2007. « Simulating the effects of localized red:far-red ratio on tillering in spring wheat (*Triticum aestivum*) using a three-dimensional virtual plant model ». *New Phytologist* 176 (2): 325-36. doi:10.1111/j.1469-8137.2007.02168.x.
- Finckh M.R., Gacek E.S., Goyeau H., Lannou C., Merz U., Mundt C.C., Munk L. et al., 2000. « Cereal variety and species mixtures in practice with emphasis on disease resistance ». *Agronomie* 20: 813-37.
- Fischer R.A. 1985. « Number of kernels in wheat crops and the influence of solar radiation and temperature ». *The Journal of Agricultural Science* 105 (02): 447-61.
- Fournier C., Andrieu B., Ljutovac S. et Saint-Jean S., 2003. « ADEL-wheat: a 3D architectural model of wheat development ». *Plant growth modeling and applications*. Beijing: Tsinghua University Press/Springer-Verlag, 54-63.
- Gallandt E.R., Dofing S.M., Reisenauer P.E. et Donaldson E. 2001. « Diallel Analysis of Cultivar Mixtures in Winter Wheat ». *Crop Science* 41 (3): 792. doi:10.2135/cropsci2001.413792x.
- He, Jianqiang, Jacques Le Gouis, Pierre Stratonovitch, Vincent Allard, Oorbessy Gaju, Emmanuel Heumez, Simon Orford, et al., 2012. « Simulation of Environmental and Genotypic Variations of Final Leaf Number and Anthesis Date for Wheat ». *European Journal of Agronomy* 42 (octobre): 22-33. doi:10.1016/j.eja.2011.11.002.
- Jamieson, P. D., M. A. Semenov, I. R. Brooking, et G. S. Francis. 1998. « Sirius : a mechanistic model of wheat response to environmental variation ». *European Journal of Agronomy* 8: 161-79.

- Kiær, L. P., I. M. Skovgaard, et H. Østergaard. 2009. « Grain yield increase in cereal variety mixtures: A meta-analysis of field trials ». *Field crops research* 114 (3): 361 73.
- King K.C. et Lively C.M. 2012. « Does genetic diversity limit disease spread in natural host populations? ». *Heredity* 109 (4): 199 203. doi:10.1038/hdy.2012.33.
- Masle-Meynard, Josette. 1982. « Elaboration du nombre d'épis d'un peuplement de blé d'hiver en situation de compétition pour l'azote II. Modélisation du nombre d'épis ». *Agronomie* 2 (1): 17 24.
- Newton A.C., Begg G.S., et Swanston J.S. 2009. « Deployment of diversity for enhanced crop function ». *Annals of Applied Biology* 154 (3): 309 22. doi:10.1111/j.1744-7348.2008.00303.x.
- Ostergaard H., Kristensen K. et Jensen J.W. 2005. « Stability of variety mixtures of spring barley ». *Organic Plant Breeding Strategies and the Use of Molecular Markers*. about:home.
- Prusinkiewicz, Przemyslaw. 1998. « Modeling of spatial structure and development of plants : a review ». *Scientia Horticulturae*, 113 49.
- Simon, J.C., Gastal F., Lemaire G. et others. 1989. « Compétition pour la lumière et morphologie du trèfle blanc (*Trifolium repens* L.): émission des feuilles et des ramifications ». *Agronomie* 9 (4): 383 89.
- Smithson, J.B., et Lenne J.M. 1996. « Varietal mixtures: a viable strategy for sustainable productivity in subsistence agriculture ». *Annals of Applied Biology* 128 (1): 127 58.
- Tilman, David, Johannes Knops, David Wedin, Peter Reich, Mark Ritchie, et Evan Siemann. 1997. « The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes ». *Science* 277 (5330): 1300 1302.
- Tooker, John F. et Steven D. Frank. 2012. « Genotypically diverse cultivar mixtures for insect pest management and increased crop yields ». Édité par Ingolf Steffan-Dewenter. *Journal of Applied Ecology* 49 (5): 974 85. doi:10.1111/j.1365-2664.2012.02173.x.
- Wolfe, M.S. 1985. « The current status and prospects of multiline cultivars and variety mixtures for disease resistance ». *Annual Review of Phytopathology* 23 (1): 251 73.

EFFETS DE L'INTENSITÉ DE LA DÉFOLIATION SUR LA COMPOSITION GÉNÉTIQUE ET PHÉNOTYPIQUE D'UNE POPULATION VIRTUELLE DE RAY-GRASS

SIMULATION OF THE IMPACT OF SWARD DENSITY AND DEFOLIATION ON THE GENETIC AND PHENOTYPIC COMPOSITION OF A VIRTUAL PERENNIAL RYEGRASS POPULATION

Didier Combes, Isabelle Litrico, Philippe Barre,
Abraham.J. Escobar-Gutiérrez, Léopoldo Sanchez*, Gaëtan Louarn

didier.combes@lusignan.inra.fr

Inra, UR004 URP3F, F-86600 Lusignan, France, *Inra, Centre d'Orléans, Unité
Amélioration, Génétique et Physiologie Forestière, 45 166 Olivet, France

RÉSUMÉ

Des générations successives de populations de ray-grass soumises à la défoliation, ont été simulées en utilisant le modèle structure fonction L-Grass couplé avec un modèle simple de génétique. Les caractéristiques des générations simulées ont été comparées à celles issues de l'expérimentation sur laquelle repose cette approche. Les résultats préliminaires montrent une faible modification de la composition génétique et phénotypique de la population sur les premières générations.

ABSTRACT

Successive generations of ray-grass plant populations were generated using the L-Grass FSPM model coupled with a simple genetic model and compared to an experimental evolution of population. Preliminary results show a weak modification of the genetic and phenotypic composition of the population between the first generations as a result of defoliation intensity pressure.

INTRODUCTION

Les prairies semées occupent environ 30 % de la surface totale de l'Europe de l'ouest. Elles constituent un système plurispécifique et sont gérées par des agriculteurs car elles fournissent une ressource essentielle pour nourrir les animaux. La quantité et la qualité de la biomasse produite qui est disponible pour la récolte définit la valeur d'usage de cet agrosystème. La valeur d'usage, et en particulier la production des prairies, ont été

améliorées au cours du temps. Afin de continuer ce processus d'amélioration, il est nécessaire de mieux comprendre comment se construit la valeur d'usage. La production de biomasse et sa qualité répondent à des facteurs tels que les pratiques, comme par exemple la fréquence de défoliation, les conditions climatiques ou les propriétés du sol.

L'un des défis est de comprendre les déterminants de la pérennité de la productivité des prairies. Ces déterminants sont reliés à l'adaptation des plantes qui composent la prairie, et aux conditions environnementales du milieu. L'une des principales pressions de sélection appliquée aux populations de plantes des prairies, est l'intensité de la défoliation pour laquelle l'architecture de la plante sera une composante clé dans la réponse de la plante. Sous de fortes pressions sélectives, la diversité génétique de la population de plantes peut diminuer sous l'effet de la sélection génétique. De façon simultanée, l'action de la plasticité phénotypique qui peut engendrer des modifications morphologiques, peut être adaptative et contrebalancer la diminution de la diversité génétique des traits soumis à sélection (Cheetham *et al.*, 1995).

La structure physique du couvert végétal, c'est-à-dire la distribution spatiale des phytoéléments des plantes, est un facteur qui doit être considéré dans l'architecture des plantes. Cette structure physique du couvert résulte d'interactions entre la morphogenèse des plantes individuelles. Afin de comprendre le processus de structuration, il est donc nécessaire d'appréhender la morphogenèse des graminées qui composent majoritairement les prairies. La dynamique de la population de plante est expliquée par les interactions entre les plantes individuelles telles que la compétition pour la lumière. La capacité à prédire les changements de la productivité et la composition spécifique comme un résultat de la compétition sont encore limitées. Les modèles structure fonction de plantes (FSPM en anglais) pourraient jouer un rôle prépondérant dans le développement de cette approche de modélisation. Ils englobent en effet naturellement la description et le devenir d'unités élémentaires contrôlant la dynamique de la population de plantes individuelles interagissant avec l'environnement biotique et abiotique.

Afin de contribuer à la définition des déterminants écophysiologiques impliqués dans l'évolution génétique d'une population de plantes, deux générations successives (G0 et G1) d'une population de plantes de ray-grass pérenne ont été analysées. Pour atteindre cet objectif, une population en fort déséquilibre de liaison (une pseudo F2, issue d'un croisement de deux génotypes contrastés sur leur architecture – un de type fourrage et un de type gazon) de ray-grass a été générée. Cette population a été clonée et chaque population clone soumise à un rythme de défoliation durant une saison végétative puis conduite à graine pour générer la génération suivante.

Parallèlement, nous avons développé un modèle couplant le modèle FSPM L-Grass avec un module de génétique des populations dans lequel les caractères simulés par le modèle FSPM L-Grass avaient un déterminisme génétique simple. Les résultats de simulations de ce modèle éco-physio-génétique ont été comparés aux distributions observées des caractères mesurés sur l'expérimentation.

SIMULATIONS

Le modèle L-Grass (Verdenal *et al.*, 2008) simule le développement en 3D des parties aériennes de graminées pendant la phase végétative. Les graminées ont la particularité, en phase végétative, de ne pas avoir d'allongement de leurs entrenœuds. Cette particularité a pour conséquence, d'obtenir des plantes principalement constituées de talles qui sont elles-mêmes faites de feuilles émises à la base des plantes par le méristème apical. En conséquence, une représentation réaliste de l'architecture peut être obtenue à l'aide d'une description de la topologie de la plante et de la dynamique des feuilles (e.g. cinétique de croissance, durée de vie, géométrie) à différentes échelles d'organisation. Le modèle est basé sur le formalisme des L-System (Lindenmayer, 1968 ; Prusinkiewicz, 1999) et utilise le logiciel L-Py (Boudon *et al.*, 2012) de la plateforme Openalea.

L'estimation de la production de biomasse est basée sur la relation linéaire entre la matière sèche (DW) et le rayonnement intercepté cumulé sur une période (PARc). Cette relation a été établie à l'échelle du couvert dans des conditions optimales de croissance c'est-à-dire sans limitation d'eau et d'azote. La pente de la relation linéaire est appelée l'efficacité d'utilisation du rayonnement du couvert (en anglais Radiation Use Efficiency RUE en $g\ DW./PAR\ MJ^{-1}$). PARc est calculé à partir du rayonnement intercepté et de l'efficacité d'interception ϵ_i du couvert à un instant t . Dans cette approche, nous supposons que ce principe de conversion du rayonnement est modélisé suivant la même relation linéaire appliquée à l'échelle de la plante individuelle au sein du couvert végétal.

La production grainière des plantes dans ce modèle, qui donnera lieu à la génération G1, est obtenue en utilisant le principe du "harvest index" qui détermine le nombre de graines par plante individuelle à partir de la biomasse totale de cette plante. La relation empirique a été paramétrée à l'aide des données expérimentales. A partir du génotype de chaque plante mère et la contribution pollinique aléatoire de chaque individu de la population, le génotype des graines produites a été défini. Le phénotype de chaque plante de cette génération G1 est déterminé sous l'hypothèse d'un déterminisme génétique simple (effet de quatre loci à effet additif des allèles) d'un paramètre de L-Grass, le paramètre C, déterminant dans le phénotype de la plante.

EXPÉRIMENTATION

Chaque population clonée, représentant chacune la génération G0, a été installée en conditions semi-contrôlées, dans des bacs en conditions extérieures. Chaque population clone a été soumise à la défoliation via une coupe à une hauteur de 3 centimètres. Le rythme de défoliation diffère entre les deux populations clones G0. Une population clone a été soumise à une défoliation fréquente (DF) toutes les deux semaines, alors que l'autre population clone G0 a subi une défoliation à un rythme peu fréquent (DPF), toutes les six semaines. A chaque date de défoliation, la biomasse et le nombre de talles de chaque plante ont été mesurés. Après six cycles de défoliation, le traitement est arrêté pour permettre la montée à graines des plantes. L'installation de la génération G1 de chaque population clone G0 est alors effectuée à partir des graines générées. Ces générations G1 sont alors phénotypées pour les mêmes caractères.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

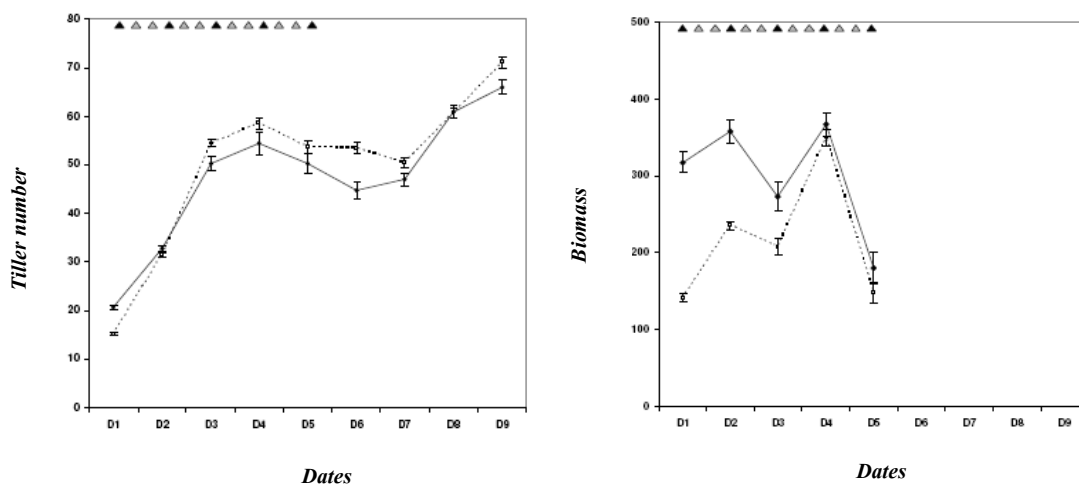


Figure 1 : évolution de la moyenne du nombre de talles et de la biomasse par plante de la population de ray-grass G0. Les triangles représentent les dates des deux traitements de coupe (en noir est la coupe fréquente toutes les deux semaines et en blanc la coupe peu fréquente toutes les six semaines). Les lignes en pointillés et continues correspondent respectivement aux populations ayant subi les traitements de coupes fréquentes et peu fréquentes.

Le nombre moyen de talles suit les mêmes tendances dans les deux traitements de défoliation, avec une forte augmentation durant la phase d'installation puis une « stabilisation » hivernale qui est suivie par une nouvelle augmentation après l'arrêt du traitement de défoliation. Ce pattern est en accord avec d'une part le rythme de croissance

de l'espèce et la réponse à l'arrêt de la défoliation. Il est à noter que durant l'hiver, le nombre de talles était plus élevé pour la population clone G0 ayant subi la coupe fréquente c'est-à-dire toutes les deux semaines. La biomasse moyenne des plantes ayant subi la coupe peu fréquente était quant à elle plus élevée que la biomasse des plantes ayant subi la coupe fréquente. Lors de l'entrée en période hivernale, il n'y avait plus de différence de biomasse entre les deux traitements de défoliation.

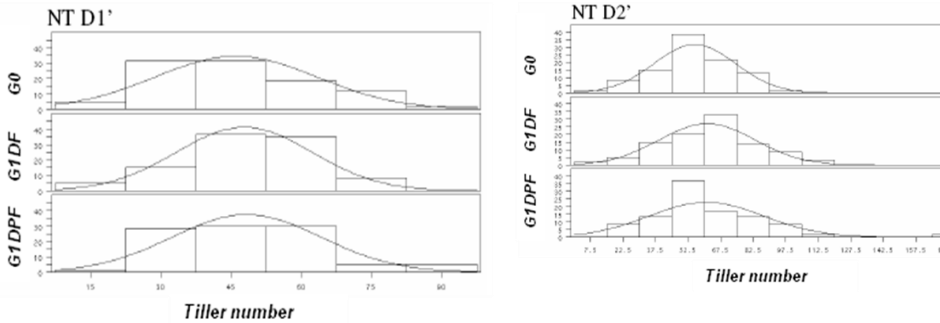


Figure 2 : distribution du nombre de talles pour les plantes des populations G0 et G1 à deux dates D1' et D2' et pour les deux traitements de coupes fréquentes et peu fréquentes.

La figure 2 montre la comparaison du nombre de talles entre la population G0 et les deux G1 générées à partir des populations clones ayant subi les différents rythmes de défoliation. Aucune différence significative a été observée entre la distribution du nombre de talles entre ces trois générations. Comme la production de talles est un processus régulé par le signal lumineux, le manque de différence peut s'expliquer par la présence du même signal lumineux environnant les plantes individuelles.

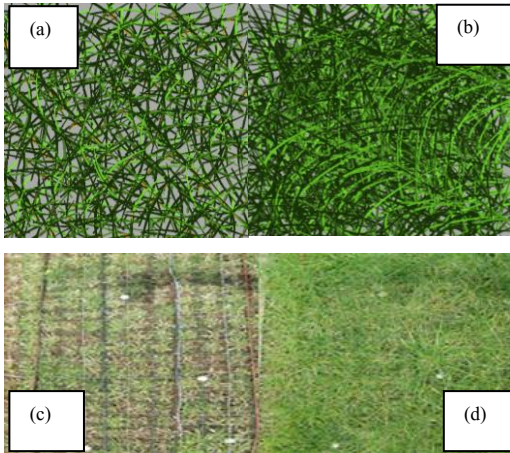


Figure 3 : illustrations de la population de plantes virtuelles ((a) et (b)) comparée au couvert réel ((c) et (d)). Deux traitements de coupe ont été considérés : fréquente ((a) et (c)) et peu fréquente ((b) et (d)).

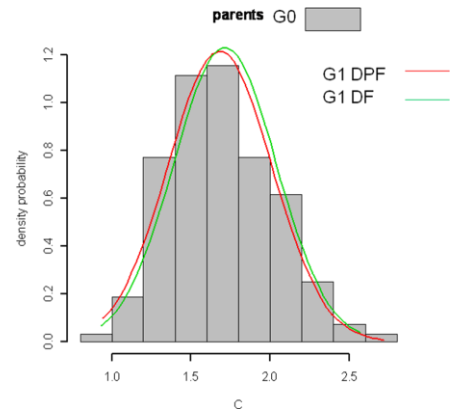


Figure 4 : évolution du paramètre C du modèle L-Grass permettant de simuler le phénotype, pour la population de plantes de la génération G1 comparée à celle de la génération G0 pour les deux traitements de coupe.

La figure 3 montre la capacité du modèle L-Grass à simuler la population de plantes virtuelles correspondant à la population de l'expérimentation. Le modèle L-Grass a également simulé les deux régimes de coupe.

La figure 4 montre la comparaison entre les distributions simulées des deux générations successives G0 et G1 en défoliation fréquente et en défoliation peu fréquente. Ces résultats montrent qu'il n'y a pas de différence significative entre les générations. Ces résultats de simulations vont dans le même sens que les résultats de l'expérimentation.

Cette étude préliminaire montre une démarche dans laquelle les FSPM peuvent intégrer l'information génétique afin d'intégrer la variabilité génétique pour étudier des générations successives de populations de plantes. Cette approche permettra également de procéder à des expérimentations virtuelles pour analyser notamment l'effet de la densité sur le phénotype d'une nouvelle génération de population de plantes.

BIBLIOGRAPHIE

Boudon F., Pradal C., Cokelaer T., Prusinkiewicz P., Godin C., 2012. L-Py: An L-System Simulation Framework for Modeling Plant Architecture Development Based on a Dynamic Language. *Frontiers in Plant Science*. 3: 76

Cheetham A.H., Jackson J.B.C., Hayek L.A.C. 1995. Quantitative genetics of bryozoan phenotypic evolution. III. Phenotypic plasticity and the maintenance of genetic variation. *Evolution*, 49(2), 290-296.

Lindenmayer A., 1968. Mathematical models for cellular interactions ub development. II. Simple and branching filaments with two-sided inputs. *J. theoret. Biol.* 18, 300-315.

Verdenal A, Combes D, Escobar-Gutiérrez AJ. 2008. A study of ryegrass architecture as a self-regulated system, using functional-structural plant modelling. *Functional Plant Biology*, 35: 911-924.

Prusinkiewicz P. 1999. A look at the visual modeling of plants using L-systems. *Agronomie, EDP Sciences*, 1999, 19 (3-4), pp.211-224. <hal-00885925>

EXPÉRIENCES D'ADAPTATION DES PRAIRIES AU CHANGEMENT CLIMATIQUE EN DIVERSES ZONES TEMPÉRÉES DU MONDE

LES PERTURBATIONS DE LA PRODUCTION FOURRAGÈRE AU CANADA FACE AU CHANGEMENT CLIMATIQUE

DISTURBANCES IN CANADIAN FORAGE PRODUCTION IN THE FACE OF CLIMATE CHANGE

Gilles Bélanger¹, Annick Bertrand¹, Guillaume Jégo¹, Édith Charbonneau²

Gilles.belanger@agr.gc.ca

¹Agriculture et Agroalimentaire Canada, Centre de recherche et de développement sur les sols et les grandes cultures, 2560 Boulevard Hochelaga, Québec, QC, Canada G1V 2J3, ²Université Laval, Département des sciences animales, 2425 rue de l'Agriculture, Québec, QC, Canada G1V 0A6.

RÉSUMÉ

Le réchauffement climatique prévu dans les régions agricoles du Canada pour la période 2040-2069 (2,4 – 3,8°C) et les variations prévues des précipitations auront pour effet : 1/ d'augmenter le rendement annuel grâce à une récolte additionnelle, 2/ d'augmenter les risques de dommages hivernaux des espèces fourragères sensibles à l'hiver, et 3/ de diminuer faiblement la valeur nutritive des fourrages. Ces effets varieront selon l'espèce fourragère et la région. L'augmentation de la concentration en CO₂ favorisera davantage la luzerne que les graminées fourragères. Les projections d'augmentation de rendements pour plusieurs espèces typiquement cultivées sur les fermes laitières ainsi que le déplacement vers le nord de certaines cultures (p. ex. maïs et soja) laissent présager de nouvelles opportunités et défis pour les cultures fourragères pérennes dans les systèmes fourrages-ruminants du Canada.

ABSTRACT

The predicted climate warming in the agricultural regions of Canada for the period 2040-2069 (2.4 – 3.8°C) and the predicted variations in precipitations will have for effect: 1/ to increase annual yield because of an additional harvest, 2/ to increase the risks of winter damages to winter-sensitive forage species, and 3/ to decrease slightly the forage nutritive value. These effects will vary with the forage species and the region. The increase in CO₂ concentration will benefit alfalfa over forage grasses. The projected yield increases in several crops grown on dairy farms along with the northward movement of

some crops (e.g. corn and soybean) presents new opportunities and challenges for perennial forage crops in Canadian forage-ruminant systems.

INTRODUCTION

Les cultures fourragères pérennes couvrent environ 34 millions d'hectares au Canada, ce qui représente près de 50 % des surfaces agricoles (Statistics Canada, 2009). Cette présentation vise à faire le point sur l'impact potentiel des changements climatiques prévus sur le rendement, la valeur nutritive et la pérennité des cultures fourragères canadiennes avec une emphase particulière sur les provinces de l'est du Canada. Nous discuterons principalement de la luzerne (*Medicago sativa* L.) et la fléole des prés (*Phleum pratense* L.), les deux principales espèces fourragères cultivées au Canada et sur lesquelles nos travaux de recherche ont porté. Les augmentations de température et de la concentration en CO₂ de l'atmosphère, de même que les variations des précipitations, seront prises en compte. Nous présenterons également une analyse préliminaire de l'impact des changements climatiques au niveau de la ferme laitière.

CHANGEMENTS CLIMATIQUES PRÉVUS

Les scénarios climatiques pour la période 2040-2069 indiquent des conditions plus chaudes dans toutes les régions agricoles du Canada avec un peu moins de précipitation en été mais plus de précipitation en hiver. Nous avons caractérisé ces changements climatiques prévus pour dix sites (latitude, 43.03–58.38° N) représentant diverses régions agro-écologiques du Canada où se fait la production fourragère (Jing *et al.*, 2013b). Quatre séries de données climatiques générées par deux modèles (CGCM3 et HadGEM1) pour deux scénarios d'émission (A1B et A2) de l'IPCC (2007) ont été utilisées. On projette des augmentations de températures mensuelles entre les scénarios futurs (2040-2069) et les conditions actuelles (1961-1990) pour les quatre séries de données climatiques de 4,0°C en hiver et de 3,1°C en été. Les différences de précipitations mensuelles sont positives de novembre à juin (+8,0 mm), négatives en août et septembre (-5,4 mm), et autour de 0 en juillet et octobre. Les augmentations prévues des températures annuelles varient à travers le Canada de 2,4°C dans l'est à 3,8°C dans le nord de l'Alberta alors que les augmentations prévues de précipitations annuelles vont de 2,4 % dans l'est à 15 % au nord de l'Alberta.

RENDEMENT ET VALEUR NUTRITIVE

Nous avons étudié l'effet de l'augmentation prévue de la température et des variations de précipitations sur le rendement et la valeur nutritive de la fléole des prés avec le modèle

CATIMO. Ce dernier permet de simuler la croissance et la valeur nutritive de la fléole des prés sur plusieurs cycles de repousse et sur plusieurs années (Bonesmo and Bélanger, 2002a, 2002b ; Bonesmo *et al.*, 2015 ; Jing *et al.*, 2012, 2013a). Pour les dix sites mentionnés plus haut, le modèle CATIMO prédit que la croissance de la fléole des prés à la sortie de l'hiver débutera en moyenne 21 jours plus tôt, que les premières et deuxièmes coupes seront prises respectivement 15 et 21 jours plus tôt, et que l'arrêt de la croissance à l'automne se fera 12 jours plus tard (Jing *et al.*, 2013b). Puisque l'intervalle entre deux coupes est d'environ 700 degrés-jours de croissance (base 0°C), l'allongement de la saison de croissance de 581 à 1219 degrés-jours de croissance permettra donc de récolter une coupe additionnelle.

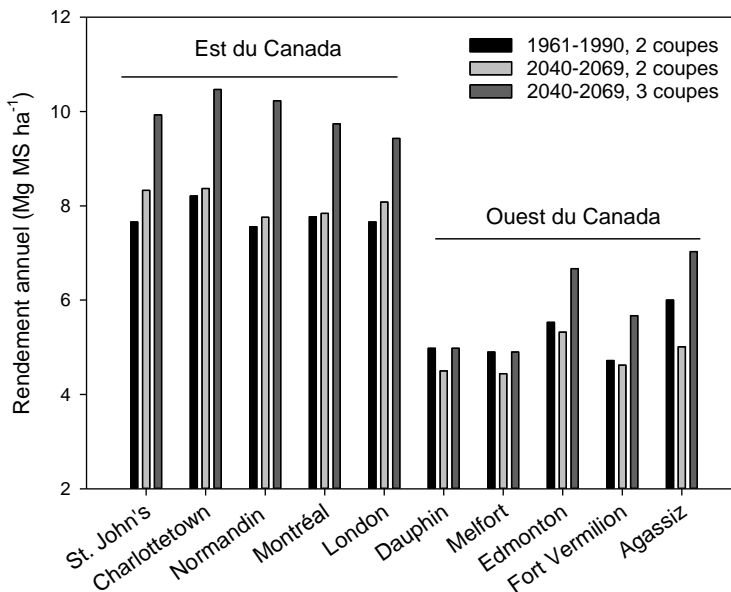


Figure 1 : rendements annuels prédits de la fléole des prés sous les conditions actuelles (1961-1990) et les conditions futures (2040-2069) avec deux ou trois coupes pour 10 sites d'est en ouest au Canada (Jing *et al.*, 2014).

Considérant une gestion à deux coupes par année de la fléole des prés, soit la situation actuellement utilisée, le rendement de la fléole des prés suite au réchauffement climatique augmenterait à la première coupe (+0.36 Mg ha⁻¹) mais diminuerait à la deuxième coupe (-0.43 Mg ha⁻¹) (Jing *et al.*, 2013b). Le rendement annuel serait donc peu affecté (figure 1). Ces variations de rendement à la première coupe sont attribuées à une période de croissance plus longue à certains sites (6 à 30 jours) ou à un développement foliaire plus rapide aux sites nordiques. La réduction de l'intervalle entre la première et la deuxième

coupe due à un cumul de degré-jours plus rapide, et l'augmentation du stress hydrique expliquent la diminution de rendement à la deuxième coupe. La valeur nutritive serait toutefois réduite aux deux coupes par une augmentation de la teneur en fibres au détergent neutre (NDF) et par une diminution de la digestibilité de la fibre NDF. Ces résultats de simulation confirment nos deux études en conditions contrôlées sur la fléole des prés dans lesquelles on voit peu d'effets sur le rendement mais une diminution de la valeur nutritive lorsque la température augmente de 3 à 5°C (Bertrand *et al.*, 2008 ; Piva *et al.*, 2013).

La simulation d'une coupe additionnelle avec le réchauffement prévu, et donc d'un régime à trois coupes, prévoit une augmentation du rendement annuel de la fléole des prés (+0,46 à 2,47 Mg MS ha⁻¹) comparativement à celui obtenu avec un régime à deux coupes (figure 1) (Jing *et al.*, 2014). Cette hausse de rendement serait toutefois plus grande dans l'est du Canada (+1,88 Mg MS ha⁻¹) que dans les prairies canadiennes (0,84 Mg MS ha⁻¹). L'impact sur la valeur nutritive serait faible.

La fléole des prés profitera donc du réchauffement climatique qui permettra de récolter une troisième coupe. De nouveaux cultivars, mieux adaptés aux nouvelles conditions climatiques, pourraient accroître la capacité de la fléole des prés à prendre avantage des changements climatiques. Pour les prairies canadiennes où le déficit hydrique est plus important, d'autres graminées fourragères pourraient bénéficier davantage du changement climatique.

Les cultures fourragères canadiennes seront probablement exposées à une augmentation de la concentration en CO₂ d'environ 200 µmol mol⁻¹ d'ici la fin du siècle. Nos études en conditions contrôlées ont cependant démontré que le rendement de la fléole des prés n'était pas ou peu stimulé par une concentration en CO₂ de 600 µmol mol⁻¹ (Piva *et al.*, 2013). Pour cette raison, l'impact potentiel de l'augmentation de la concentration en CO₂ n'a pas été pris en compte dans l'étude avec le modèle CATIMO décrite plus haut. Nos résultats d'études en chambres de croissance ont indiqué que les conditions futures combinant des concentrations de CO₂ et des températures plus élevées que les conditions actuelles (+200 µmol mol⁻¹ et +4°C) n'affecteraient pas le rendement, la teneur en fibres et la digestibilité de la fléole des prés, mais en diminueraient la teneur en N et la dégradabilité des racines (Piva *et al.*, 2012 ; Bertrand *et al.*, 2014). L'absence d'un effet positif sur le rendement de l'augmentation de la concentration en CO₂ a aussi été observée pour plusieurs graminées fourragères cultivées au Canada (Bertrand *et al.*, 2011).

Pour la luzerne, l'augmentation de la concentration en CO₂ a causé une augmentation du rendement, à la fois dans nos études en conditions contrôlées (Bertrand *et al.*, 2007b) et

dans nos études au champ utilisant des «*Open Top Chambers*» (Messerli, 2015). L'augmentation de rendement au champ était toutefois accompagnée d'une augmentation de la teneur en fibre et d'une légère diminution de la digestibilité. Chez la luzerne, l'augmentation de la concentration en CO₂ semble aussi diminuer la tolérance au gel en stimulant le métabolisme et, ainsi, en retardant le processus d'acclimatation au froid (Bertrand *et al.*, 2007a).

Nos expérimentations sur les répercussions potentielles des changements climatiques, incluant l'augmentation de la concentration en CO₂, ont porté uniquement sur des espèces individuelles et se sont faites sur des périodes courtes en chambres de croissance. La majorité de la production fourragère se fait toutefois à partir d'associations fourragères. Nos recherches actuelles sont donc focalisées sur l'évolution des associations fourragères en prenant en compte surtout l'effet de l'augmentation de la concentration en CO₂ sur deux à trois ans grâce à un système «*Open Top Chambers*» (Messerli, 2015) installé au Québec et en Alberta.

PÉRENNITÉ

Certaines espèces fourragères comme la luzerne et le dactyle (*Dactylis glomerata* L.) sont particulièrement sensibles aux conditions hivernales canadiennes (Bélanger *et al.*, 2006). Une étude à l'aide d'indices agro-climatiques a démontré que les risques de dommages hivernaux à la luzerne seraient accrus avec le réchauffement climatique (Bélanger *et al.*, 2002). Lorsque les jours raccourcissent et que les températures baissent, les plantes pérennes subissent des changements importants qui leur permettent de résister au froid pendant l'hiver. Un automne plus doux, favorisant la croissance des plantes, retarde ce processus d'endurcissement au froid et rend les plantes plus sensibles aux premières gelées hâtives. Nos études démontrent que les automnes plus chauds ne permettront pas un endurcissement optimal des plantes fourragères dans l'est du Canada.

Même lorsque les plantes ont développé une résistance maximale au froid, elles peuvent être exposées à des températures plus basses que leurs limites de tolérance. Par exemple, la luzerne peut tolérer des températures jusqu'à -15°C alors que la température de l'air peut descendre jusqu'à -44°C dans l'est du Canada. La survie à l'hiver des plantes fourragères pérennes dépend donc de la couverture de neige isolante qui assure la protection des racines et du collet. Malheureusement, des hivers plus doux impliquent plus de précipitations sous forme de pluie plutôt que de neige et plus de périodes de dégel, deux conditions entraînant une réduction de la couverture de neige. Le nombre de jours d'exposition à des températures très froides (< -15°C) sans une couverture de neige

adéquate d'au moins 10 cm devrait augmenter avec les changements climatiques, augmentant ainsi le risque de dommages aux plantes causés par le gel.

Les pluies hivernales peuvent aussi causer la formation de couches de glace en surface, lesquelles entraînent l'asphyxie et des dommages physiques au système racinaire. La glace peut aussi favoriser une plus grande pénétration du gel dans le sol. Les risques de dommages associés à la présence de glace devraient donc augmenter avec les changements climatiques. D'autre part, des températures hivernales au-dessus de 0°C entraînent une perte graduelle de l'endurcissement au froid ce qui rend les plantes plus susceptibles aux températures froides subséquentes.

On s'attend donc à ce que l'effet combiné de la diminution de la tolérance au gel, de la diminution de la couverture de neige, de l'augmentation des pluies hivernales et de l'augmentation des cycles gel-dégel, cause plus de dommages hivernaux aux plantes pérennes sous le climat futur. Le risque accru pour des espèces fourragères sensibles à l'hiver (p. ex. la luzerne) pourrait influencer le choix des espèces cultivées et favoriser des espèces plus tolérantes.

OPPORTUNITÉS ET DÉFIS, EXEMPLE DU QUÉBEC AGRICOLE

Le potentiel agroclimatique au Québec devrait être modifié de façon significative par les changements climatiques. Ces modifications se feront à trois niveaux : les rendements, la distribution des cultures sur le territoire et les risques. Les cultures actuellement limitées dans leur croissance et leur développement par la température devraient donner des rendements plus élevés avec les changements climatiques. L'augmentation de la longueur de la saison de croissance devrait permettre de choisir des cultivars ou des hybrides plus tardifs (souvent plus productifs) et de cultiver des espèces nouvelles dans des régions où elles n'avaient jamais pu l'être (p. ex. maïs et soja dans les régions nordiques). Ainsi, le maïs grain et le soja devraient profiter particulièrement des futures conditions de température et accroître leur présence aux dépens des céréales à paille et des cultures fourragères. En revanche, ces prédictions ne tiennent pas compte de l'impact des changements climatiques sur les mauvaises herbes et les ravageurs qui, à leur tour, peuvent affecter grandement le rendement des cultures.

Les projections d'augmentation de rendements pour plusieurs espèces typiquement cultivées sur les fermes laitières du Québec ainsi que le déplacement vers le nord de certaines cultures (p. ex. maïs et soja), laissent présager de nouvelles opportunités et défis. Une première évaluation de l'impact potentiel des changements climatiques sur la durabilité technico-économique et agroenvironnementale des fermes laitières au Québec a

été réalisée à l'aide du modèle d'optimisation N-CyCLES, lequel permet de considérer les interactions importantes entre chaque composante de la ferme. Les projections des répercussions potentielles des changements climatiques ont été analysées pour des fermes laitières moyennes de deux régions contrastées du Québec (Centre-du-Québec et Bas-St-Laurent).

La ferme du Centre-du-Québec, dont les rendements des cultures sont supérieurs à ceux de la ferme moyenne du Bas-St-Laurent et où une partie des revenus de l'entreprise provient de la vente de récoltes (maïs, soja), pourrait bénéficier économiquement des changements climatiques. Le revenu provenant de la vente des récoltes compenserait les coûts supplémentaires engendrés par les changements climatiques. Pour sa part, la ferme du Bas-St-Laurent qui n'adapterait pas ses rotations, risque de voir ses bénéfices légèrement diminuer dans un contexte de changements climatiques. Les projections laissent toutefois entrevoir une adaptation par l'inclusion de cultures comme le maïs-grain et le soja qui deviendraient alors possibles dans cette région. Dans ce contexte, la ferme laitière de la région du Bas-St-Laurent deviendrait similaire à celle actuellement présente au Centre-du-Québec, non seulement pour ses rendements, mais également pour la vente de récoltes. Cette modification permettrait une augmentation du bénéfice net des entreprises. D'un point de vue environnemental, les changements climatiques pourraient détériorer les bilans N et augmenter la production de gaz à effet de serre.

Notre évaluation de l'impact potentiel des changements climatiques sur les fermes laitières canadiennes se poursuit. Nous utilisons le modèle *Integrated Farm System Management* (IFSM) qui permet de simuler la croissance et la valeur nutritive des espèces typiquement cultivées sur les fermes laitières du Canada, incluant les associations d'espèces fourragères et le maïs ensilage, en fonction des données climatiques journalières, des types de sol et des pratiques agricoles. Les résultats de ces simulations seront ensuite utilisées dans le modèle N-CyCLES pour sélectionner, entre autres, les rotations des cultures, les rations servies aux animaux, et l'allocation des fumiers et des fertilisants pour optimiser le bénéfice net dans un contexte de changement climatique.

BIBLIOGRAPHIE

- Bélanger G., Rochette P., Castonguay Y., Bootsma A., Mongrain D., Ryan A.J. 2002 Climate change and winter survival of perennial forage crops in eastern Canada. *Agron. J.* 94:1120-1130.
- Bélanger G., Castonguay Y., Bertrand A., Dhont C., Rochette P., Couture L., Drapeau R., Mongrain D., Chalifour F.P., Michaud R. 2006 Winter damage to perennial forage crops in eastern Canada: Causes, mitigation, and prediction. *Can. J. Plant Sci.* 86:33-47.
- Bertrand A., Prévost D., Bigras F.J., Castonguay Y. 2007a Elevated atmospheric CO₂ and strain of rhizobium alter freezing tolerance and cold-induced molecular changes in alfalfa (*Medicago sativa*). *Ann. Bot.* 99: 275-284.
- Bertrand A., Prévost D., Bigras F.J., Lalande R., Tremblay G.F., Castonguay Y., Bélanger G. 2007b Alfalfa response to elevated atmospheric CO₂ varies with the symbiotic rhizobial strain. *Plant Soil* 301:173-187.
- Bertrand A., Tremblay G.F., Pelletier S., Castonguay Y., Bélanger G. 2008 Yield and nutritive value of timothy as affected by temperature, photoperiod and time of harvest. *Grass Forage Sci.* 63:421-432.
- Bertrand A., Bélanger G., Castonguay Y., Tremblay G. 2011 Temperature and CO₂ affect yield, root biomass, and nutritive value of Canadian tame and native forage species. ASA-CSSA-SSSA International Annual Meetings, 16-19 Oct. San Antonio, TX. Abstract 68182.
- Bertrand A., Piva A., Tremblay G.F., Bélanger G., Castonguay Y., Seguin P. 2014 Elevated CO₂ and temperature affect composition and in vitro degradability of timothy roots. *Crop Sci.* 54:2893-2902.
- Bonesmo H., Bélanger G. 2002a Timothy yield and nutritive value by the CATIMO model: I. Growth and nitrogen. *Agron. J.* 94:337-345.
- Bonesmo H., Bélanger G. 2002b Timothy yield and nutritive value by the CATIMO model: II. Digestibility and fiber. *Agron. J.* 94:345-350.
- Bonesmo H, Bélanger G, Charmley E., Drapeau R., McKenzie D.B., Michaud R., Tremblay G.F. 2005 Timothy yield and nutritive value by the CATIMO model: III. Validation for eastern Canada. *Agron. J.* 97:32-40.
- IPCC. 2007. *Climate Change 2007: The physical science basis*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 2007.
- Jing Q., Bélanger G., Baron V., Bonesmo H., Virkajärvi P. and Young D. 2012. Regrowth simulation of the perennial grass timothy. *Ecol. Modell.* 232:64-77.
- Jing Q., Bélanger G., Baron V., Bonesmo H. and Virkajärvi P. 2013a. Simulating the nutritive value of timothy summer regrowth. *Agron. J.* 105:563-572.
- Jing Q., Bélanger G., Qian B., Baron V. 2013b Timothy yield and nutritive value under climate change in Canada. *Agron. J.* 105:1683-1694.
- Jing Q., Bélanger G., Qian B., Baron V. 2014 Timothy yield and nutritive value with a three-harvest system under the projected future climate in Canada. *Can. J. Plant Sci.* 94:213-222.

Messerli J., Bertrand A., Bourassa J., Bélanger G., Castonguay Y., Tremblay G., Baron V., Seguin P. 2015 Performance of low-cost open-top chambers to study long-term effect of carbon dioxide and climate under future conditions. *Agron. J.* 107:916-920.

Piva A. 2012 Effects of elevated carbon dioxide concentration and temperature under contrasted nitrogen fertilization on timothy. Master of Science Thesis, McGill University, 103 p.

Piva A., Bertrand A., Bélanger G., Castonguay Y., Seguin P. 2013 Growth and physiological response of timothy to elevated CO₂ and temperature under contrasted nitrogen fertilization. *Crop Sci.* 53:1-12.

Statistics Canada 2009 Agricultural profile of Canada. Available at : <http://www40.statcan.gc.ca/101/cst01/PRIM11A-eng.htm> (accessed 27 September 2010).

MODES D'EXPLOITATION, CONTRAINTES CLIMATIQUES : LES COMPORTEMENTS DES MÉLANGES D'ESPÈCES EN POLYCLTURE ÉLEVAGE ET LEUR CERTIFICATION

GRASSLAND MANAGEMENT AND CLIMATIC CONSTRAINTS: BEHAVIOR AND CERTIFICATION OF GRASS-LEGUMES MIXTURES IN MIXED FARMING SYSTEMS

Eric Mosimann¹, Marco Meisser¹, Claire Deléglise¹, Rainer Frick¹, Beat Bolliger²

eric.mosimann@agroscope.admin.ch

¹Agroscope, Institut des sciences en production animale IPA, 1260 Nyon, Suisse,

²Agroscope, Institut des sciences en durabilité agronomique IDU, 8046 Zürich, Suisse.

RÉSUMÉ

Bénéficiant de précipitations régulières et abondantes, la plupart des régions de polyculture élevage en Suisse sont favorables aux cultures herbagères. Les prairies semées occupent le deuxième rang des terres assolées et l'alimentation des herbivores est constituée de plus de 75 % d'herbe. Avec les changements climatiques, on s'attend à une augmentation des événements de sécheresse, en particulier dans l'ouest du pays. Les recherches en cours visent à adapter la composition et les modes d'exploitation des mélanges à cette contrainte. Ce travail s'appuie sur la connaissance des mécanismes de résistance au stress hydrique existant au sein des communautés végétales. Les prairies et les pâturages permanents du Jura, conditionnés par des sols karstiques et une mauvaise distribution des précipitations en été, offrent un terrain privilégié pour identifier les espèces et les écotypes susceptibles de convenir pour des conditions de sécheresse. Après des phases de sélection et d'assemblage d'espèces, les mélanges les plus performants sont distribués par les maisons de semences et bénéficient d'un label de qualité octroyé par l'Association pour le développement de la culture fourragère. Au sein d'un réseau de parcelles chez des agriculteurs, Agroscope réalise des mesures visant à adapter les modes d'exploitation et à optimiser la production des prairies semées, en particulier des fourrages stockés au printemps et de l'herbe pâturée en été.

ABSTRACT

With regular and abundant rainfall, most mixed farming regions in Switzerland are favorable to grassland. Sown meadows occupy the second largest arable land surface and herbivorous diet consists on more than 75 % grass. With climate change, we expect an increase in drought events, especially in the western part of the country. Ongoing research aims to adapt the composition and management of grass-legumes mixtures to this constraint. This work is based on knowledge of the mechanisms of resistance to water stress within the plant communities. Permanent meadows and pastures of the Jura, conditioned by karst soils and poor distribution of rainfall in summer, offer a privileged field to identify species and ecotypes that may be suitable for dry conditions. After breeding and assembling species, the most effective mixtures are distributed by seed firms and enjoy a quality label granted by the Swiss grassland federation. Within a network of plots among farmers, Agroscope makes measurements to adapt the management and optimize the production of leys, especially stored forage in spring and grazed grass in summer.

INTRODUCTION

Depuis 2014, le gouvernement Suisse soutient les élevages d'herbivores dont la ration est composée de plus de 80 % d'herbe. Les prairies et les pâturages couvrent environ 30 % du territoire et 74 % de la surface agricole utile (OFS 2014). Après les céréales, les prairies temporaires, 130 000 ha, occupent le deuxième rang dans les terres assolées. Leur mise en place est presque toujours réalisée avec des mélanges d'espèces fourragères expérimentés par Agroscope et labélisés par l'Association pour le développement de la culture fourragère (ADCF). La liste des mélanges standards (Mosimann *et al.*, 2012a) comporte près de 40 formules classées selon la durée de culture, le mode d'exploitation (pâturage vs fauche) et les conditions environnementales (favorables vs défavorables au ray-grass). Compte tenu des changements climatiques attendus, Agroscope participe à l'élaboration de mélanges adaptés aux conditions de sécheresse. L'assemblage des espèces s'inspire notamment des communautés végétales observées dans le contexte de stress hydrique fréquent caractéristique de l'ouest du pays. Des épreuves agronomiques sont réalisées, d'abord sur un grand nombre de petites parcelles avec répétitions pour discriminer les diverses formules empiriques. Les variantes les plus performantes sont ensuite semées et comparées en conditions réelles dans la pratique. Dans le meilleur des cas, cette procédure aboutit, après six ans, à l'inscription d'un nouveau mélange standard commercialisé par les maisons de semences. L'adaptation au changement climatique passe également par l'optimisation des modes d'exploitation des prairies semées. Dans un

réseau d'exploitations laitières situées dans les principales zones thermiques de l'ouest du pays, Agroscope explore des pistes pour améliorer la valorisation des prairies de fauche au printemps et des pâturages en été.

LA PLUVIOMÉTRIE ORIENTE LE CHOIX DES CULTURES FOURRAGÈRES

En Suisse, le Jura et les Alpes sont un ensemble montagneux complexe qui abrite une multitude de microclimats. L'air tempéré et humide en provenance de l'Atlantique fournit en tout temps et pour la plupart des régions des précipitations en suffisance. Dans les zones de plaine du centre du pays, cette influence est très favorable aux graminées, le ray-grass en particulier (*Lolium perenne* et *Lolium multiflorum*), et permet une croissance régulière de l'herbe. En été, par exemple, un hectare de pâturage couvre les besoins alimentaires de trois à quatre vaches laitières. Ainsi, une alimentation basée sur le pâturage intégral génère le meilleur revenu (Hofstetter *et al.*, 2011, Gazzarin *et al.*, 2011) et les systèmes 'tout herbe' sont les plus rentables. Ce constat doit cependant être nuancé dans l'ouest du pays où la répartition des précipitations est moins avantageuse. Les mesures réalisées depuis 15 ans dans les pâturages de cette région révèlent l'importance des effets de variation du climat sur la croissance de l'herbe (Calanca *et al.*, 2015), avec notamment une réduction d'environ 40 % du rendement annuel en année sèche (Mosimann *et al.*, 2012b). De plus, la disponibilité en eau durant la période de végétation devrait encore diminuer au cours des prochaines années (Fuhrer *et al.*, 2012). La sensibilité des systèmes herbagers au déficit hydrique (Lemaire et Pflimlin, 2007) a conduit progressivement à une extension des surfaces de maïs plantes entières. Durant cinq ans, une comparaison entre des cultures annuelles en rotation et des mélanges pérennes complexes a été réalisée avec deux variantes d'approvisionnement en eau sur les rives du Lac Léman (Mosimann *et al.*, 2013). Dans la variante correspondant à la pluviométrie locale, la rotation maïs-orge-dérobée a assuré des rendements en MS et un potentiel de production animale plus importants que les prairies. En revanche, dans la variante sans contrainte hydrique, les apports d'eau ont été les plus efficaces sur les prairies. Avec en moyenne 10 kg MS/ha par millimètre d'eau supplémentaire, la réponse des herbages a été deux fois plus importante que celle du maïs ou des céréales. Cependant, dès la quatrième année, la composition botanique des mélanges s'est fortement dégradée, indépendamment du niveau d'approvisionnement en eau. Une expansion du dactyle (*Dactylis glomerata*) et l'établissement de plantes spontanées de faible valeur fourragère ont été constatés. Ces résultats expliquent l'intérêt porté aux cultures annuelles et aux mélanges 'trois ans' dans les zones sèches de polyculture élevage.

EN ZONE SÈCHE, LES PRAIRIES SEMÉES DE FAUCHE ONT UNE DURÉE DE VIE LIMITÉE...

Les cultures dérobées valorisent bien les pluies de fin d'été et l'humidité résiduelle en sortie d'hiver. Les mélanges ray-grass d'Italie - trèfle violet (*Trifolium pratense*) placés entre la moisson de l'orge (fin juin) et le semis du maïs (début mai) sont récoltés jusqu'à trois fois durant cet intervalle et peuvent fournir 6 t MS/ha. Dans les zones les plus sèches, l'association luzerne (*Medicago sativa* L.) - ray-grass Westerwold (*Lolium multiflorum westerwoldicum*) gagne en importance. Un intérêt particulier est actuellement porté aux associations pois-céréales pour l'ensilage au stade grains pâteux (Arrigo *et al.*, 2015). Peu utilisés sous nos latitudes, les sorghos fourragers (*Sorghum bicolor*, *Sorghum sudanense*) ne réussissent qu'une année sur trois, en raison de leur sensibilité au froid et aux excès d'humidité.

Les mélanges pour une durée de trois ans (deux hivers) peuvent être classés en deux groupes selon les proportions de légumineuses et de graminées que l'on cherche à établir. Un bon équilibre entre ces deux groupes d'espèces garantit une production maximale de fourrage (Kirwan *et al.*, 2007 ; Nyfeler *et al.*, 2009 ; Finn *et al.*, 2013). Couvrant généralement plus de 50 % de la composition botanique, les grandes légumineuses fournissent un fourrage riche en protéines et complètent bien le maïs ensilage dans les crèches. Les formules à base de luzerne contiennent des graminées adaptées aux conditions sèches, le dactyle en premier lieu, mais également la fétuque des prés (*Festuca pratensis*) qui convient pour le fanage (4 coupes par année) et la fétuque élevée (*Festuca arundinacea*) pour l'ensilage (5 coupes par année). Diverses formules à base de sainfoin (*Onobrychis viciifolia*) sont examinées actuellement en conditions d'exploitation extensive, avec notamment l'avoine élevée (*Arrhenatherum elatius*) comme graminée thermophile. Riche en tanins condensés, le sainfoin a des vertus anti-parasitaires et devrait trouver sa place dans les élevages de petits ruminants (Håring *et al.*, 2008 ; Lüscher *et al.*, 2014). La récolte et la conservation des mélanges riches en légumineuses restent néanmoins délicates à réaliser (Wyss *et al.*, 2014). Pour la production de foin et de regains, des mélanges à base de trèfle blanc (*Trifolium repens*) riches en graminées, sont préconisés. Exploités intensivement, ils conviennent pour des utilisations fréquentes, y compris le pâturage, et valorisent bien les engrais de ferme.

... ET LES MÉLANGES DE LONGUE DURÉE ONT LA FAVEUR DU PÂTURAGE

Les mélanges standards utilisés pour une durée supérieure à trois ans contiennent du pâturin des prés (*Poa pratensis*), une graminée pérenne à large amplitude écologique

pouvant remplacer le ray-grass anglais dans les conditions extrêmes (Suter *et al.*, 2013). En zone sèche, les formules proposées pour la fauche souffrent du déséquilibre botanique provoqué par les graminées à touffes. De manière générale, le pâturage au printemps et en fin de saison, caractéristique des exploitations qui estivent le bétail, améliore leur composition botanique. Les surfaces de pâturage proches des stabulations ont, d'ailleurs, le plus souvent été semées et sont maintenues en herbe sur le long terme. A base de ray-grass anglais, de pâturin des prés et de trèfle blanc, les mélanges pour le pâturage sont complétés par d'autres espèces selon les spécificités du milieu. Les écotypes collectés dans les herbages permanents de l'ouest du pays fournissent un matériel précieux pour les sélectionneurs. Un nouveau cultivar de trèfle violet originaire des hauts plateaux du Jura devrait bientôt trouver sa place dans un mélange pour pâturage, en particulier pour les exploitations bio-organiques où la maîtrise du trèfle blanc en été est problématique (Boller *et al.*, 2012). De même, les variétés de fétuque élevée issues du pied du Jura (Badoux, 1993) ont conduit à une demande croissante de cette espèce dans les mélanges semés en zones sèches (Mosimann *et al.*, 2010). La sélection ciblée sur l'amélioration de la souplesse des feuilles a abouti à de nouvelles variétés, comme 'Otaria' (Suter *et al.*, 2009), qui contribuent à rendre la fétuque élevée plus populaire dans la pratique. En montagne et dans les conditions les plus rudes, la fétuque rouge (*Festuca rubra*) et la crételle des prés (*Cynosurus cristatus*) améliorent la densité de la végétation. Pour ces espèces également, des écotypes sont stockés par les sélectionneurs d'Agroscope. Les mélanges pâturés ont une bonne persistance, bien que leur flore s'enrichisse de plantes spontanées et que leur niveau de production diminue au gré du temps.

LA FLORE INDIGÈNE DU JURA COMME SOURCE D'ADAPTATION

Un travail important doit encore être réalisé dans l'assemblage d'espèces pour des utilisations en fauche dans les zones sèches. Des observations éparses indiquent que les variétés de dactyle, de fétuque des prés et d'avoine élevée peuvent dominer la végétation des prairies semées dans un premier temps, puis disparaître dans un délai de cinq à dix ans. Au sein des réseaux de promotion de la biodiversité, des prairies de fauche extensives sont mises en place en utilisant les prairies naturelles riches en espèces comme source de semences (FiBL 2014). Les parcelles établies il y a plus de dix ans avec cette technique, ont une composition équilibrée entre les graminées et les plantes dicotylédones.

Une meilleure compréhension des mécanismes de résistance et de résilience qui s'établissent au sein des herbages permanents lors d'une sécheresse, devrait permettre d'améliorer la pérennité des prairies semées. Divers essais de simulation de sécheresse

ont été réalisés sur les pâturages de montagne du Jura. Mariotte *et al.* (2015) ont notamment mis en évidence que les graminées subordonnées, telles que l'agrostide vulgaire (*Agrostis vulgaris*) ou la fétuque rouge, contribuaient à améliorer la résistance au stress hydrique. De plus, les pâturages boisés pourraient être moins touchés par les aléas du climat que les surfaces sans arbres, en gardant une production fourragère plus stable (Buttler *et al.*, 2012). Un effet de la fréquence des utilisations a été mis en évidence par Meisser *et al.* (2013) : comparativement à la fauche, la végétation pâturée fréquemment défoliée souffrait davantage du manque d'eau. D'autre part, si la diminution du rendement en MS était manifeste, la sécheresse sévère ponctuelle a eu un faible impact sur la composition botanique. Seul un recul temporaire de la part du trèfle blanc (*Trifolium repens*) a été mis en évidence (Meisser *et al.*, 2015). En revanche, des changements de valeurs des traits agrégés (hauteur végétative, surface spécifique foliaire SLA, teneur en MS des feuilles LDMC), reflétant un ralentissement général du métabolisme en réponse à la sécheresse, ont été observés. Ainsi, face à un stress de courte durée, les espèces tendaient à résister via un ajustement physiologique, reflété par les variations intraspécifiques vers une hauteur et SLA plus faibles et une LDMC plus forte. Cette variabilité intra-spécifique des traits fonctionnels des plantes témoignait de la forte capacité d'acclimatation des espèces (Deléglise *et al.*, 2015). La sélection naturelle prenant place dans les prairies permanentes exposées au changement climatique, justifie l'utilisation de nouvelles collections d'écotypes dans l'amélioration des plantes.

DES OUTILS AGRO-MÉTÉOROLOGIQUES POUR GUIDER LES MODES D'EXPLOITATION

Parallèlement au développement des mélanges d'espèces, les expérimentations actuelles concernent l'adaptation des modes d'exploitations au changement climatique selon des approches semblables à celles développées en France (Lorgeou *et al.*, 2007). L'extension de la zone climatique méditerranéenne vers le nord (Forel *et al.*, 2013) a également des répercussions dans nos régions. L'allongement de la période de végétation justifie dès lors une valorisation optimale de l'herbe en début et en fin de saison. La prise en compte de la somme des températures pour décider du moment de la mise à l'herbe ou de la première récolte au printemps offre une base intéressante de discussion avec les éleveurs (Seuret *et al.*, 2014). Récemment mis en place, un réseau de parcelles couvrant les diverses zones thermiques de l'arc jurassien vise à préciser ces relations et à les mettre en relation avec les pratiques locales. Les premiers résultats indiquent que la relation du rendement en MS à la somme des températures est la même quelle que soit la zone thermique. En revanche, elle différencie les prairies semées depuis moins de trois ans (et

riches en légumineuses) des prairies plus âgées ou permanentes. Il semble donc judicieux d'établir des références thermiques propres à chacun de ces deux groupes de prairies. Enfin, et faisant suite à une longue série, des mesures de la croissance de l'herbe se poursuivent dans divers pâturages. Couplées aux paramètres climatiques, elles devraient améliorer la précision des modèles, d'une part, et permettre un conseil actualisé sur la gestion du chargement et de l'affouragement complémentaire au pâturage. Pour conclure, de tout temps, les plantes se sont adaptées au climat passé. Demander, aujourd'hui, aux agriculteurs de s'adapter au climat du futur, représente un défi d'envergure. La conception de mélanges d'espèces aptes à répondre aux besoins de demain fait appel aux domaines de l'écologie, de la climatologie et de l'agronomie.

BIBLIOGRAPHIE

Arrigo Y., Henneberger S. et Wyss U 2015 Digestibilité et dégradabilité d'ensilages protéagineux-céréales immatures Recherche Agronomique Suisse 6(4): 144-151.

Badoux S., 1993 Elfina, première variété suisse de fétuque élevée. Revue suisse d'agriculture. 25(3) : 177-180.

Boller B., Tanner P., Schubiger F. 2012 Pastor, une nouvelle variété de trèfle violet pour la pâture. Recherche Agronomique Suisse 3(1): 20-27.

Buttler A., Gavazov A., Peringer A., Siehoff S., Mariotte P., Wettstein J.B., Chételat J., Huber R., Gillet F. et Spiegelberger T. 2012 Conservation des pâturages boisés du Jura : défis climatiques et agro-politiques. Recherche Agronomique Suisse 3(7-8): 346-353.

Calanca P., Deléglise C., Mosimann E., Martin R. et Carrère P., 2015 Simulating the effects of seasonal droughts on daily herbage growth in managed, productive grasslands. Texte soumis à la revue Field Crops Research.

Deléglise C., Meisser M., Mosimann E., Spiegelberger T., Signarbieux C., Jeangros B. et Buttler A., 2015 Drought-induced shifts in plants traits, yields and nutritive value under realistic grazing and mowing managements in a mountain grassland. Agriculture, Ecosystems and Environment 213 (2015) 94–104

FiBL 2014. Etablir une prairie par la méthode « fleur de foin » <https://www.youtube.com/watch?v=VOfhmqB82MI>.

Finn J.A., Kirwan L., Connolly J., Sebastià M.T., Helgadóttir Á., Baadshaug O.H., Bélanger G., Black A., Brophy C., Collins R.P., Čop J., Dalmanndóttir S., Delgado I., Elgersma A., Fothergill M., Frankow-Lindberg B.E., Ghesquire A., Golinska B., Golinski P., Grieu P., Gustavsson A.M., Höglind M., Huguenin-Elie O., Jorgensen M., Kadziulienė Ž., Kurski P., Llubra R., Lunnan T., Porqueddu C., Suter M., Thumm U. and Lüscher A., 2013 Ecosystem function enhanced by combining four functional types of plant species in intensively managed grassland mixtures: a 3-year continental-scale field experiment. Journal of Applied Ecology, 50, 365–375.

- Forel E. et Manteaux J.P. 2013 Témoignages d'adaptations aux évolutions climatiques. Intégrer des variétés méditerranéennes aux mélanges fourragers. *Fourrages* 214 : 135-138.
- Fuhrer J. and Jasper K. 2012 Demand and supply of water for agriculture: Influence of topography and climate in pre-alpine, mesoscale catchments. *Natural Resources* 3(3): 145-155.
- Gazzarin C., Frey H., Petermann R. et Höltzchi M., 2011 Comparaison de deux systèmes de production laitière : affouragement au pâturage ou à l'étable – qu'est-ce qui est plus rentable ? *Recherche Agronomique Suisse* 2 (9): 418-423.
- Häring D.A., Scharenberg A., Heckendorn F., Dohme F., Lüscher A., Maurer V., Suter D. and Hertzberg H. 2008 Tanniferous forage plants: Agronomic performance, palatability and efficacy against parasitic nematodes in sheep. *Renewable Agriculture and Food Systems*. 23(1) : 19-29.
- Hofstetter P., Frey H., Petermann R., Gut W., Herzog L. et Kunz P. 2011 Comparaison de deux systèmes de production laitière : garde à l'étable vs garde au pâturage – alimentation, performances et efficience. *Recherche Agronomique Suisse* 2 (9) : 402-411.
- Kirwan L., Lüscher A., Sebastià M.T., Finn J.A., Collins R.P., Porqueddu C., Helgadóttir Á., Baadshaug O.H., Brophy C., Coran C., Dalmannsdóttir S., Delgado I., Elgersma A., Fothergill M., Frankow-Lindberg B.E., Golinski P., Grieu P., Gustavsson A.M., Höglind M., Huguenin-Elie O., Jorgensen M., Kadziulienė Ž., Karyotis T., Lunnan T., Malengier M., Maltonis S., Meyer V., Nyffeler D., Nykanen-Kurki P., Parente J., Smit H.J., Thumm U. and Connolly J. 2007 Evenness drives consistent diversity effects in intensive grassland systems across 28 European sites. *Journal of Ecology*, 95, 530-539.
- Lemaire G. et Pflimlin A. 2007 Les sécheresses passées et à venir : quels impacts et quelles adaptations pour les systèmes fourragers ? *Fourrages* 190 : 163-180.
- Lorgeou J., Bategay S. et Pelletier P. 2007 Adaptations à la sécheresse par les choix techniques de conduite des cultures pour les prairies et le maïs. *Fourrages* 190 : 207-221.
- Lüscher A., Mueller-Harvey I., Soussana J.F., Rees R.M. and Peyraud J.L. 2014 Potential of legume-based grassland–livestock systems in Europe: a review. *Grass and Forage Science* 69: 206–228.
- Mariotte P., Robroek B., Jassey V.E.J and Buttler A. 2015 Subordinate plants mitigate drought effects on soil ecosystem processes by stimulating fungi. *Functional Ecology*, In Press.
- Meisser M., Deléglise C., Mosimann E., Jeangros B., Signarbieux C., Mills R., Schlegel P. et Buttler A. 2013 Effets d'une sécheresse estivale sévère sur une prairie permanente de montagne du Jura. *Recherche Agronomique Suisse*. 4(11) : 476-483.
- Meisser M., Deléglise C., Stévenin L. et Mosimann E. 2015 Evénements de sécheresse : caractérisation et effets sur les services agronomiques des prairies. *Recherche Agronomique Suisse* 6(9), 400-407
- Mosimann E., Schmied R., Thuillard C.P. et Thomet P. 2010 Production de viande sur prairies temporaires : intérêt de la fétuque élevée. *Recherche Agronomique Suisse*. 1(5) : 194-201.
- Mosimann E., Frick R., Suter D. et Rosenberg E. 2012a Mélanges standard pour la production fourragère. Révision 2013-2016. *Recherche Agronomique Suisse*. 3(10) : 1-12.

Mosimann E., Meisser M., Deléglise C. et Jeangros B. 2012b Potentiel fourrager des pâturages du Jura. Recherche Agronomique Suisse. 3(11-12): 516-523.

Mosimann E., Deléglise C., Demenga M., Frund D., Sinaj S. et Charles R. 2013 Disponibilité en eau et production fourragère en zone de grandes cultures. Recherche Agronomique Suisse. 4 (11-12): 468-475.

Nyfelner D., Huguenin-Elie O., Suter M., Frossard E., Connolly J. and Lüscher A. 2009 Strong mixture effects among four species in fertilized agricultural grassland led to persistent and consistent transgressive overyielding. Journal of Applied Ecology, 46, 683-691.

OFS Office fédéral des statistiques 2014 <http://www.bfs.admin.ch>.

Seuret J.M., Delaby L., Pelletier P., Piquet M., Pottier E. et Theau J.P. 2014 Des outils d'aide à la gestion du pâturage pour mieux valoriser les prairies et renforcer la confiance des éleveurs. Fourrages 218 : 191-201.

Suter D., Frick R., Hirschi H. et Chapuis S. 2009 Variétés de fétuque élevée et de fléole testées. Recherche Agronomique Suisse 16(7), 250-255.

Suter D., Hirschi H.U., Frick R. et Aebi P. 2013 Nouveaux essais sur le trèfle blanc et le pâturin des prés. Recherche Agronomique Suisse 4(10): 416-423.

Wyss U., Girard M., Grosse-Brinkhaus A., Arrigo Y., Dohme-Meier F. and Bee G. 2014 Effect of harvest and ensiling on different protein fractions in three different legumes. Proceedings of the 25th General Meeting of the European Grassland Federation, Aberystwyth, Wales. 593-596.

DES PRAIRIES ADAPTÉES AU CHANGEMENT CLIMATIQUE POUR UN SYSTÈME LAITIER ÉCONOME EN EAU ET EN ÉNERGIE : LE PROJET OASYS

GRASSLANDS ADAPTED TO CLIMATE CHANGE FOR A DAIRY SYSTEM SAVING WATER AND ENERGY: THE OASYS PROJECT

Sandra Novak et Jean-Claude Emile

sandra.novak@lusignan.inra.fr

Inra, UE1373, Ferlus, F-86600 Lusignan, France

RÉSUMÉ

L'élevage laitier doit faire face à de nouveaux défis : produire du lait dans un contexte de changement climatique, en économisant les ressources en voie de raréfaction (eau et énergie fossile), tout en contribuant à une agriculture durable. Dans ce cadre, un système laitier innovant basé sur une diversification des ressources fourragères, l'allongement du pâturage, le développement des légumineuses et une stratégie d'élevage adaptée, est mis en place à Lusignan (Poitou-Charentes). Nous faisons l'hypothèse que la résilience du système face aux aléas climatiques passe par une plus grande diversité de ses composantes et de leurs fonctions, cette diversité permettant également de concilier un niveau de production et des performances environnementales élevées. Les prairies temporaires sont au cœur de ce système bioclimatique baptisé OasYs. Elles sont diversifiées à la fois au niveau des espèces et des variétés et de leurs assemblages, mais également au niveau de leurs strates et de leurs modes d'exploitation.

ABSTRACT

Dairy farming has to face new challenges, *i.e.* to produce milk in a context of climate change while saving scarce resources (water, fossil energy) and contributing to a sustainable agriculture. In this frame, an innovative dairy system, based on the diversification of forage resources, the development of grazing, a larger use of legumes and on a consistent strategy for the livestock system, is implemented in Lusignan (Poitou-Charentes). The main research hypothesis tested is that the resilience of the system to climatic hazards goes through a greater diversity of its components and of their functions, which allows also to conciliate good production levels and high environmental performance. Temporary grasslands are in the heart of this bioclimatic system called

OasYs. They are diversified regarding their species, cultivars and their mixtures, but also regarding their three-dimensional space and their management.

RÉSULTATS-DISCUSSION

La diversification des prairies semées est testée à l'échelle de la ferme (90 ha, 72 vaches laitières) sur une unité expérimentale de l'Inra à Lusignan (Vienne), située dans une zone soumise à des sécheresses estivales et au sud du principal bassin laitier français (Bretagne, Pays-de-la-Loire, Normandie). Nous faisons l'hypothèse que les conditions climatiques actuelles de Lusignan permettent d'anticiper une partie des aléas et contraintes climatiques qui prévaudront dans ce bassin dans une vingtaine d'années.

Trois types de rotation de 7 ou 8 ans comportant des prairies temporaires en alternance avec des cultures annuelles sont mises en place sur OasYs (Novak *et al.*, 2014a). Deux de ces rotations comportent des prairies pâturées (5 ans) tandis que pour la troisième, les prairies (4 ans) sont exploitées exclusivement en fauche (foin ou enrubannage). Elles sont conduites sans irrigation et en limitant les apports d'engrais minéraux azotés.

Tous les termes des trois rotations étant présents chaque année sur l'assolement, ce sont trois nouvelles prairies qui sont semées chaque année (une par rotation). Leur composition est réfléchi de manière à disposer de ressources fourragères dans une gamme étendue de conditions et d'aléas climatiques. Ainsi, plutôt que de semer la prairie « idéale » adaptée à un certain type d'aléa climatique (ex : sécheresse estivale), nous implantons une diversité de prairies dont l'assemblage par l'éleveur permettra de composer un menu fourrager adapté aux conditions climatiques de l'année en cours.

Les prairies pâturées occupent une place centrale dans le système fourrager, le pâturage étant une pratique particulièrement économe en énergie et en eau. Elles sont composées d'associations multispécifiques de graminées, légumineuses, et d'autres dicotylédones en privilégiant à chaque fois certaines espèces ou idéotypes de manière à obtenir des mélanges différant par leur précocité, leur résistance au froid ou l'aptitude à pousser en hiver. Les prairies de fauche, également multispécifiques, sont constituées majoritairement de luzerne, afin de produire du foin de bonne qualité en condition de sécheresse estivale tout en limitant les intrants. La diversification des modes d'exploitation et de la fréquence des coupes, adaptée aux conditions climatiques, permet de disposer chaque année d'une diversité de stocks en termes de qualité et de nature (foin, enrubannage, ensilage) et de sécuriser le système fourrager.

Certaines parcelles de l'assolement sont implantées en agroforesterie principalement sous la forme de ligneux fourragers dans la zone pâturable, et dans une moindre mesure en arbres de haut jet pour la production de bois d'œuvre.

Vis-à-vis du changement climatique, ces ligneux (arbres, arbustes ou lianes) ont pour vocation de fournir une ressource fourragère en période délicate (été, automne) et de décaler dans le temps la production des prairies, ou de la prolonger en période de stress hydrique grâce à leur ombrage et leur effet brise vent. Ils devraient également limiter le stress thermique des animaux d'élevage en période estivale.

CONCLUSION

Nous faisons l'hypothèse que cette diversité des parcelles de prairies dans l'assolement, à la fois dans leur composition, leur dimension verticale et leur mode d'exploitation, permettra de sécuriser l'approvisionnement en fourrages dans le contexte du changement climatique, tout en limitant les intrants.

Afin de donner une cohérence d'ensemble au système laitier, nous avons par ailleurs élargi la réflexion au système d'élevage en imaginant un troupeau productif et rustique avec une stratégie de conduite en adéquation avec la disponibilité des ressources fourragères au cours de l'année (Novak *et al.*, 2014b).

BIBLIOGRAPHIE

Novak S., Audebert G., Delagarde R., Emile, J.C., Farruggia, A., Fiorelli, J.L., Guichard, L., Liagre, F., 2014a. Des prairies diversifiées pour du lait bioclimatique. AFPP, Versailles, pp. 144-145.

Novak, S., Chargelègue, F., Delagarde, R., Emile, J.C., Farruggia, A., Fiorelli, J.L., Guichard, L., Liagre, F., 2014b. Une stratégie d'élevage innovante pour un système laitier bioclimatique. 21èmes Rencontres Recherches Ruminants. Institut de l'Élevage, Paris, p. 357.

QUELLES INNOVATIONS TECHNOLOGIQUES ET SOCIALES POUR SEMER QUELLES PRAIRIES ?

Gestion de la diversité et progrès
pour l'adaptation au changement climatique

LA COLLECTE, LA CONSERVATION ET LA VALORISATION DES RESSOURCES GÉNÉTIQUES NATURELLES COMME LEVIERS DE L'ADAPTATION DES ESPÈCES FOURRAGÈRES AUX NOUVEAUX ENJEUX AGRO-ENVIRONNEMENTAUX

THE COLLECTION, CONSERVATION AND USE OF NATURAL GENETIC RESOURCES: AN ASSET TO ADAPT GRASSLAND SPECIES TO NEW AGRO-ENVIRONMENTAL CHALLENGES.

Jean-Paul Sompoux

jean-paul.sompoux@lusignan.inra.fr

Inra UR004 URP3F, F-86600 Lusignan, France

RÉSUMÉ

Les espèces fourragères font l'objet de programmes de sélection depuis plusieurs décennies afin d'offrir des semences de haute valeur agronomique pour la création de prairies temporaires. La diversité de ces espèces présente dans les prairies naturelles a fourni le matériel génétique qui a permis d'initier les premiers programmes d'amélioration puis d'enrichir régulièrement les pools de sélection. Pour cela, des campagnes de collecte de diversité naturelle ont été entreprises sur de vastes territoires. Nous esquissons la distribution spatiale de cette diversité à trois échelles géographiques (locale, régionale et continentale) et nous indiquons comment les collections des centres de ressources génétiques peuvent être exploitées pour contribuer aux nouveaux enjeux agro-environnementaux auxquels doivent faire face les prairies naturelles et semées.

ABSTRACT

Forage grasses have been bred for several decades to create high performance cultivars to seed temporary meadows. The natural diversity existing for these species in natural meadows has provided the genetic material to start the first breeding programs and afterwards to reintroduce original diversity in breeding pools. Collection campaigns have hence been carried out to sample the natural diversity of forage grasses over wide territories. The spatial distribution of this natural diversity is outlined at three spatial scales (local, regional and continental). We suggest ways to use genebank collections in order to contribute to the next agro-environmental challenges that grasslands will have to face.

INTRODUCTION

Il existe pour la plupart des espèces fourragères un vaste réservoir de diversité naturelle présent dans divers types de peuplements herbagers semi-naturels depuis des prairies permanentes fortement exploitées jusqu'à des parcours de pâturage exploités de façon plus occasionnelle (Boller et Greene, 2010). Ces surfaces herbagères semi-naturelles occupent une superficie bien plus importante que les prairies temporaires semées avec des variétés améliorées (3,5 Mha pour les prairies temporaires et 13,5 Mha pour les prairies naturelles en France). Au sein de ces peuplements spontanés, les espèces fourragères sont soumises à une grande diversité de conditions environnementales qui favorise le maintien d'une importante diversité adaptative. Des collectes ponctuelles de populations naturelles de graminées ont fourni le matériel génétique qui a permis d'initier les premiers programmes de sélection dans ces espèces au cours de la première moitié du vingtième siècle et dans les années 1960. Des campagnes de collecte de diversité naturelle plus systématiques ont ensuite été organisées à partir des années 1970 (Mansat, 1995). Celles-ci ont été complétées par des travaux d'évaluation de la diversité phénotypique et moléculaire du matériel collecté. La conservation de ce matériel génétique a été progressivement organisée (Prospéri et Sampoux, 2005). Elle est aujourd'hui assurée en France par un centre de ressources génétiques des espèces fourragères hébergé par l'Unité de Recherche Pluridisciplinaire Prairies et Plantes Fourragères du Centre Poitou-Charentes de l'INRA qui reçoit l'appui d'un réseau national auquel contribuent les obtenteurs actifs sur ces espèces et le GEVES. Nous esquissons la distribution spatiale de cette diversité à trois échelles géographiques (locale, régionale et continentale) et nous indiquons comment les collections des centres de ressources génétiques peuvent être exploitées pour contribuer aux nouveaux enjeux agro-environnementaux auxquels doivent faire face les prairies naturelles et semées.

LA DIVERSITÉ D'UNE GRAMINÉE FOURRAGÈRE À L'ÉCHELLE LOCALE

Nous rapportons ici des résultats obtenus à partir d'un échantillonnage de la diversité naturelle et semée du ray-grass anglais et de ses apparentés du genre *Lolium* dans un site de Charente limousine. Cet échantillonnage a été réalisé en 2008 sur un site d'environ un demi-kilomètre carré qui se composait d'une mosaïque de parcelles avec environ 55 % de sa surface en prairies naturelles, 35 % en prairies semées et 10 % en cultures annuelles. Les prairies semées avaient été ensemencées avec des mélanges variétaux incluant une variété de ray-grass anglais diploïde ou tétraploïde ou une variété de ray-grass hybride tétraploïde en mélange avec une ou plusieurs variétés de légumineuses fourragères et éventuellement une variété d'une autre graminée fourragère. Dans les prairies naturelles

du site d'étude, le ray-grass anglais naturel, diploïde, était la graminée la plus abondante. Par endroits, de petites surfaces de quelques centaines de mètres carrés de prairies naturelles ou semées avaient été réparées à la suite de travaux (drainage, arrachage d'arbres) avec du ray-grass d'Italie diploïde.

La figure 1 illustre les résultats d'une analyse canonique discriminante. Le premier axe canonique sépare nettement cinq classes de diversité naturelle de trois types variétaux et du ray-grass d'Italie. Ce premier axe canonique est associé à la date d'épiaison, ce qui révèle le fait que les variétés semées dans le site d'étude étaient nettement plus tardives que la diversité naturelle locale. Le premier axe canonique est également associé à des caractères liés à l'importance de la biomasse aérienne végétative, comme la longueur des limbes. Une forte différenciation entre diversité naturelle et variétés améliorées pour l'importance de la biomasse aérienne végétative est cohérente avec l'amélioration significative du rendement fourrager obtenue par les travaux de sélection chez le ray-grass anglais (Sampoux *et al.*, 2011). Le second axe canonique met en évidence une relation négative bien connue entre pérennité et taux de remontaison chez les graminées fourragères. Il est remarquable que l'ensemble des cinq classes de diversité naturelle distinguées sur le site d'étude couvre une gamme de variabilité le long du second axe canonique aussi importante que celle allant du ray-grass d'Italie aux variétés de ray-grass anglais diploïde et tétraploïde. La distribution de la diversité des différents types de matériel génétique le long des deux premiers axes de l'analyse canonique discriminante, montre donc que la diversité naturelle présente dans le site d'étude constitue une ressource génétique plus ou moins exhaustive de la diversité existant dans le complexe ray-grass anglais - ray-grass d'Italie selon le caractère considéré.

Il est attendu que les variations spatiales des pressions de sélection environnementale et la portée limitée des flux de gènes, engendrent une certaine structuration spatiale de la diversité phénotypique. Il n'a toutefois pas été possible de distinguer une organisation spatiale des cinq classes de diversité naturelle, sauf pour la date d'épiaison et le taux de remontaison. La carte interpolée des variations spatiales de la date d'épiaison de la diversité naturelle (figure 2), montre que les plantes les plus tardives se trouvent dans les zones basses et humides du site, ce qui suggère un rôle des variations spatiales des pressions de sélection locales dans la spatialisation observée de la date d'épiaison.

LA DIVERSITÉ NATURELLE D'UNE GRAMINÉE FOURRAGÈRE AUX ÉCHELLES RÉGIONALE ET CONTINENTALE

Une variabilité phénotypique importante est attendue dans la diversité naturelle des espèces fourragères à l'échelle de grands territoires comme le continent européen (Beierkuhnlein *et al.*, 2011 ; Kreyling *et al.*, 2012). A cette échelle, des variations environnementales, notamment climatiques, de grande amplitude sont susceptibles d'induire des réponses adaptatives contrastées conduisant à une variabilité phénotypique importante entre populations distantes. L'histoire phylogéographique et l'isolement par la distance, peuvent également induire des variations phénotypiques entre populations qui n'ont pas nécessairement de valeur adaptative, mais qui peuvent éventuellement avoir un intérêt agronomique.

La distribution de la diversité phénotypique d'une graminée fourragère à grande échelle géographique, peut être illustrée par les résultats d'une analyse de données réalisée en 2012 en collaboration entre le centre de ressources génétiques des espèces fourragères de l'Inra à Lusignan et le centre de ressources génétiques allemand homologue de l'IPK à Malchow. Cette analyse a porté sur des données phénotypiques recueillies sur une collection de 352 populations collectées par le centre de ressources génétiques allemand dans plusieurs régions d'Europe situées en Bulgarie, Croatie, Irlande et Espagne. Une large gamme de variations phénotypiques avait été observée pour ces populations dans un dispositif en station expérimentale. Deux analyses des corrélations canoniques (tableau 1) ont été réalisées entre les caractères phénotypiques observés (moyennes ajustées des populations) et les coordonnées spatiales des populations (latitude, longitude, altitude). La première analyse canonique des corrélations a été réalisée à l'échelle de l'Europe sans transformation des données. La seconde analyse a été réalisée à l'échelle des régions visitées en centrant par région les distributions des caractères phénotypiques ainsi que la latitude et la longitude. A l'échelle de l'Europe, l'analyse des corrélations canoniques montre que la diversité phénotypique des populations collectées est fortement structurée par la latitude et la longitude. La première direction canonique indique que les latitudes septentrionales et les longitudes occidentales sont associées à une faible alternativité, une date d'épiaison tardive, une bonne tolérance au froid en fin d'hiver, une faible résistance aux rouilles mais une bonne résistance aux autres maladies. La seconde direction canonique associe les latitudes septentrionales et les longitudes orientales avec une bonne résistance aux rouilles mais aussi avec une tolérance au froid médiocre en début d'hiver. L'analyse des corrélations canoniques réalisée à l'échelle des régions visitées, ne montre une corrélation canonique remarquable que pour la première direction canonique associée à l'altitude des sites de collecte. L'altitude des sites de collecte est associée positivement

avec la biomasse aérienne des plantes, la vigueur au printemps et la tolérance au froid en fin d'hiver. Notons toutefois que les gradients d'altitude explorés ne s'élevaient que jusqu'à des altitudes relativement modérées (700m maximum). Les corrélations entre caractères phénotypiques et coordonnées spatiales des populations qui ont été observées dans les deux analyses des corrélations canoniques, sont cohérentes avec des patrons d'adaptation le long de gradients climatiques majeurs.

SYNTHÈSE - CONCLUSION

Le type de ray-grass anglais adapté à l'installation de prairies destinées à être exploitées plusieurs années et soumises régulièrement au pâturage, comme cela est le cas dans le site de Charente limousine que nous avons étudié, est bien défini. Il doit commencer sa pousse tôt au printemps et présenter une date d'épiaison tardive afin d'offrir une grande souplesse d'exploitation. Il doit présenter une faible alternativité et un faible taux de remontaison, préjudiciables à la pérennité de la prairie et à la valeur alimentaire du fourrage (Sampoux *et al.*, 2011). Enfin, l'investissement dans la production de biomasse végétative (taille et nombre des organes végétatifs) doit être le plus élevé possible. La diversité naturelle du ray-grass anglais présente dans le site de Charente limousine étudié, n'est pas optimale du point de vue de ces critères de valeur agronomique. L'investissement dans la production de biomasse végétative est insuffisant et l'épiaison est trop précoce. La variabilité du taux de remontaison et de la pérennité est trop importante. L'analyse des corrélations canoniques des populations naturelles de ray-grass anglais réalisée à l'échelle de l'Europe indique que les populations naturelles les mieux adaptées à cet usage doivent être trouvées dans les régions du Nord-Ouest de l'Europe. En revanche, les populations les plus résistantes aux rouilles sont plutôt présentes en Europe orientale. Pour développer leurs programmes de sélection, les sélectionneurs de graminées fourragères ont donc collecté des populations naturelles de différentes origines géographiques présentant des caractéristiques agronomiques complémentaires puis les ont intercroisé pour créer des pools génétiques destinés à la sélection. La sélection d'allèles favorables et leur recombinaison au sein de ces pools génétiques ont permis la création de variétés telles que celles présentes dans le site de Charente limousine étudié. L'étude de la diversité présente dans ce site montre que les variétés de ray-grass anglais ainsi créées, bien que phénotypiquement différentes de la diversité naturelle locale, présentent une bonne valeur adaptative dans ce site, en termes de pérennité et de maintien d'un peuplement dense.

Les collections rassemblant des populations naturelles de graminées fourragères collectées sur de vastes territoires constituent donc une ressource génétique essentielle

pour les travaux d'amélioration. Le regroupement et le maintien de ces collections sous forme de lots de graines conservés au froid, dans un nombre limité de centres de ressources génétiques, est nécessaire pour procurer aux sélectionneurs un accès facile et rapide à une vaste gamme de diversité (Prospéri et Sampoux, 2005). D'autre part, la diversité naturelle présente à une échelle régionale ou nationale n'offre pas toujours toute la gamme de variation naturelle des caractères phénotypiques d'intérêt. La coopération et les échanges de matériel génétique entre les centres de ressources génétiques de pays différents sont donc indispensables (Boller et Greene, 2010).

Les collections de populations naturelles des centres de ressources génétiques constituent également un matériel très pertinent pour l'étude de la distribution environnementale de la diversité naturelle des espèces collectées. Pendant les campagnes de collecte de diversité naturelle, certaines données environnementales sont souvent consignées concernant par exemple l'utilisation des terres, la topographie, l'orientation et la nature du sol. De plus, les coordonnées spatiales des sites de prélèvement peuvent être utilisées pour interroger des bases de données environnementales géo-référencées à résolution fine couvrant de vastes territoires (Sampoux et Badeau, 2009). Des données climatiques, de rayonnement global ou de couverture du sol peuvent ainsi être obtenues. Il est alors possible de mettre en relation les données d'occurrence d'une espèce avec les données environnementales des sites de collecte afin d'établir un modèle de distribution environnementale de cette espèce ou modèle de niche écologique (Sampoux et Badeau, 2009 ; Sampoux et Huyghe, 2009). Il est également possible d'utiliser les données d'évaluation phénotypique et les données environnementales aux sites de collecte pour modéliser la distribution environnementale de la diversité phénotypique au sein d'une espèce (Sampoux et Badeau, 2009). Ces deux types de modèles et leur combinaison peuvent être très utiles pour prédire la localisation spatiale de populations présentant un phénotype particulier, ceci afin de répondre à un besoin de diversité particulier ou de rendre les collections plus exhaustives. De plus, la possibilité de disposer maintenant de marqueurs génomiques en très grand nombre (SNPs révélés par des puces de génotypage ou par génotypage par séquençage) et couvrant l'ensemble du génome des espèces, offre de nouvelles perspectives. Ces techniques de génotypage à haut débit appliquées à des collections géo-référencées, devraient conduire à une étude plus précise de la structuration spatiale de la diversité naturelle des espèces. Elles devraient également permettre d'identifier des marqueurs de la variabilité génomique soumise à sélection à l'aide des méthodes corrélatives et de signature de la sélection développées dans le cadre de la génomique du paysage (Manel *et al.*, 2010). De tels marqueurs de la diversité adaptative seraient d'une très grande utilité pour optimiser la gestion des collections de

ressources génétiques (définition de core-collections). Ils faciliteraient également la détection de populations naturelles présentant des allèles originaux d'adaptation environnementale ainsi que l'exploitation de cette diversité allélique adaptative dans des programmes d'amélioration. Un projet de recherche en réseau européen (FACCE-JPI ERA-NET+) coordonné par l'Inra a ainsi pour objectif d'utiliser les outils du cadre conceptuel de la génomique du paysage afin d'identifier des marqueurs génomiques de la diversité pour l'adaptation climatique chez le ray-grass anglais, ceci dans le but d'adapter cette espèce aux changements climatiques d'origine anthropique prévus pour les prochaines décennies.

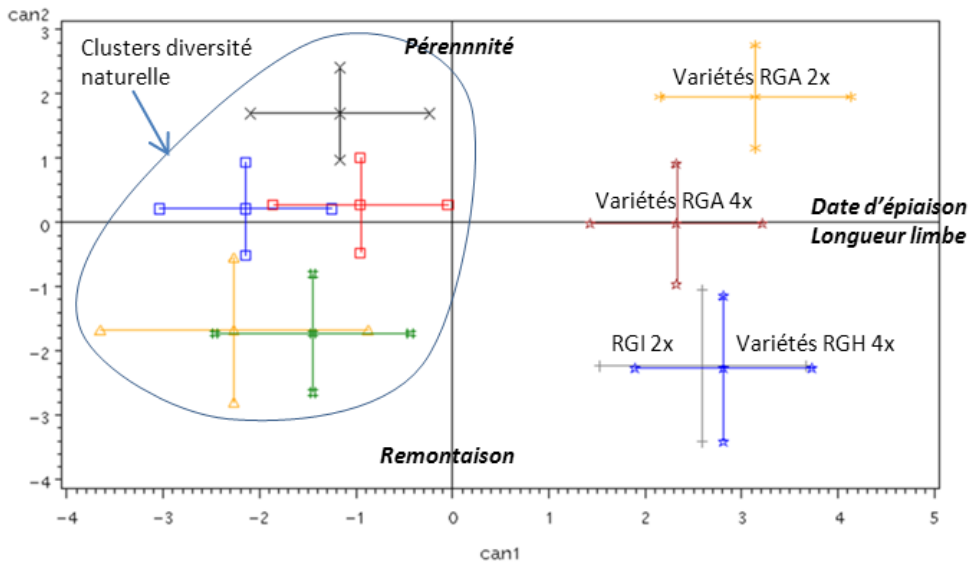


Figure 1: analyse canonique discriminante de la diversité phénotypique des plantes du complexe d'espèces ray-grass anglais - ray-grass d'Italie présentes dans les prairies naturelles et les prairies semées d'un site de Charente limousine (Genouillac).

RGA 2x : ray-grass anglais diploïde, RGA 4x : ray-grass anglais tétraploïde, RGI 2x : ray-grass d'Italie diploïde, RGH 4x : ray-grass hybride tétraploïde. La diversité au sein de chaque cluster de diversité naturelle ou type variétal est illustrée par le tracé de l'intervalle \pm un écart-type autour de sa position moyenne le long des deux premiers axes canoniques.

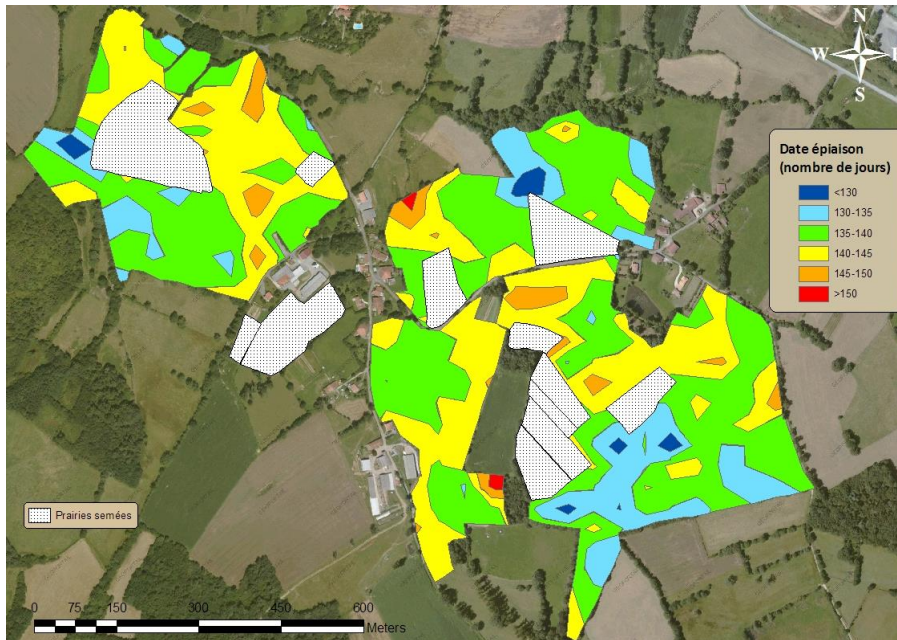


Figure 2: carte interpolée obtenue de la date d'épiaison (nombre de jours depuis le 1er janvier) du ray-grass anglais naturel présent dans les prairies naturelles d'un site de Charente limousine (Genouillac).

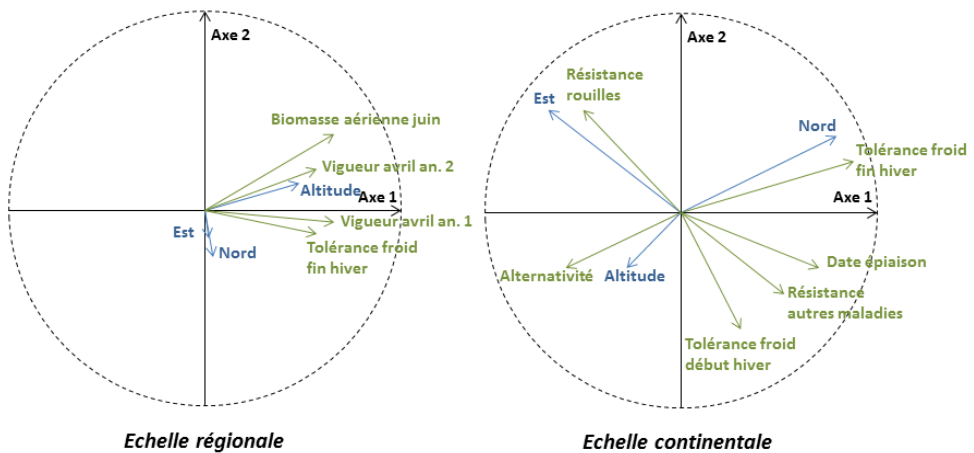


Figure 3: analyse des corrélations canoniques entre les caractères phénotypiques notés en station expérimentale et les coordonnées spatiales de 352 populations naturelles de ray-grass anglais collectées par le centre de ressources génétiques de l'IPK dans différentes régions d'Europe.

BIBLIOGRAPHIE

- Beierkuhnlein C., Thiel D., Jentsch A., Willner E., Kreyling J., 2011. Ecotypes of European grass species respond specifically to warming and extreme drought. *Journal of Ecology*, 99, 703-713.
- Boller B., Greene S.L., 2010. Genetic resources. In: Boller, B., Posselt, U., Veronesi, F. (Eds), *Fodder Crops and Amenity Grasses. Handbook of Plant Breeding*, Springer, Dordrecht, pp. 13-37.
- Kreyling J., Thiel D., Simmnacher K., Willner E., Jentsch A., Beierkuhnlein C., 2012. Geographic origin and past climatic experience influence the response to late spring frost in four common grass species of Central Europe. *Ecography*, 35, 268-275.
- Manel S., Joost S., Epperson B.K., Holderegger R., Storfer A., Rosenberg M.S., Scribner K.T., Bonin A., Fortin M.J., 2010. Perspectives on the use of landscape genetics to detect genetic adaptive variation in the field. *Molecular Ecology*, 19, 3760-3772.
- Mansat P., 1995. "Préface" : in *Ressources génétiques des plantes fourragères et à gazon*, (Prospéri JM, Guy P., Balfourier F. eds), BRG-INRA, 9-12. Mousset 2000
- Prospéri J.M., Sampoux J.P., 2005. Le réseau de conservation des ressources génétiques des plantes fourragères et à gazon : quelle diversité au sein des collections d'espèces pérennes ? *Fourrages*, 182, 245-262.
- Sampoux J.P., Huyghe C., 2009. Contribution of ploidy-level variation and adaptive trait diversity to the environmental distribution of taxa in the 'fine-leaved fescue' lineage (genus *Festuca* subg. *Festuca*). *Journal of Biogeography* 36: 1978-1993.
- Sampoux J.P., Badeau V., 2009. Modélisation de la niche écologique des fêtuques à feuilles fines : quels apports pour la conservation et la valorisation des ressources génétiques ? *Innovations agronomiques* (7) 79-91.
- Sampoux J.P., Baudouin P., Bayle B., Béguier V., Bourdon P., Chosson J.F., Deneufbourg F., Galbrun C., Ghesquière M., Noël D., Pietraszek W., Tharel B., Viguié A., 2011. Breeding perennial grasses for forage usage : an experimental assessment of trait changes in diploid perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) cultivars released in the last four decades. *Field Crops Research* 123: 117-129.

COMMENT ASSEMBLER LES ESPÈCES D'UNE PRAIRIE EN MÉLANGE POUR PLUS DE PÉRÉNNITÉ ET UN FOURRAGE DE QUALITÉ ? EXPERTISE RÉGIONALE POUR DES PRAIRIES MULTI-ESPÈCES À DOMINANTE FAUCHE POUR LA ZONE D'ÉLEVAGE ALLAITANT DU NORD DU MASSIF CENTRAL

HOW ASSOCIATE SPECIES IN A MULTISPECIES GRASSLAND FOR MORE PERENNIALITY AND QUALITY OF FORAGE? REGIONAL EXPERIENCE FOR CUTTING MULTISPECIES GRASSLANDS IN SUCKLING CATTLE BREEDING AREA OF NORTH MASSIF CENTRAL.

Pascale Pelletier

p.pelletier@arvalisinstitutduvegetal.fr

ARVALIS - Institut du végétal – Ferme Expérimentale des Bordes – 36120
JEU-LES-BOIS.

RÉSUMÉ

Les espèces fourragères à associer dans des prairies multi-espèces apportant à la fois productivité, pérennité et qualité aux éleveurs, se précisent dans les conditions variées de milieux du territoire français, grâce à l'expertise régionale acquise au travers d'essais. Pour la zone d'élevage allaitant du nord du Massif Central et pour la fauche, la présence d'espèces adaptées comme le dactyle, la luzerne et le trèfle violet, apparaît prépondérante au nombre d'espèces ou à la dose de semis.

ABSTRACT

Forage species to associate in multispecies grasslands, in order to both productivity, perennality and quality for farmers, are better known in the various conditions of soils and climate of French territory, based on regional experiences obtained by experiments fields. For the suckling cattle breeding area of north Massif Central and for cutting, the presence of adapted species as cocksfoot, lucerne and red clover is more important than number of species or seeds quantity.

INTRODUCTION

Le semis des prairies en mélanges de plusieurs espèces est une pratique relativement courante dans certaines régions françaises comme le Limousin, l’Auvergne ou la Franche-Comté (Capitaine *et al.*, 2008), de même qu’en agriculture biologique, ou dans un de nos pays voisins comme la Suisse, qui a toujours développé les mélanges prairiaux (Charles J.P., 1976 ; Frick *et al.*, 2008). En France, l’offre de semences en mélanges pour les prairies s’est développée relativement récemment : sa part dans le total des ventes de semences pour prairies a augmenté de 7 % sur la campagne 2004/05 à 21 % en 2012/13 (source : GNIS).

Dans des systèmes fourragers en évolution (Pierre, 2015), les agriculteurs ont des attentes fortes et des questionnements nombreux vis-à-vis des prairies multi-espèces, qui se définissent comme des prairies semées avec au moins trois espèces de deux familles différentes, le plus souvent des graminées et des légumineuses. Une enquête effectuée au cours de l’été 2014 auprès de 455 éleveurs laitiers et allaitants, par Agrinova pour le semencier Jouffray-Drillaud, l’illustre bien (Pasquier, 2015) : renforcer l’autonomie fourragère et protéique de leurs élevages avec des prairies multi-espèces riches en légumineuses, maintenir l’équilibre entre les espèces et réduire les apports d’azote, sont les principales attentes des utilisateurs. Les prairies multi-espèces apparaissent en effet de plus en plus comme un levier technique pour accroître l’autonomie dans l’alimentation des troupeaux, tout en préservant l’environnement (Protin *et al.*, 2014).

Des essais conduits dans plusieurs régions françaises permettent aujourd’hui de préciser les prairies multi-espèces adaptées dans un contexte pédoclimatique et pour un mode d’exploitation donnés de la prairie. C’est le cas pour la région d’élevage allaitant du nord du Massif Central et pour des prairies à dominante fauche.

CHOIX DES ESPÈCES ET RÈGLES D’ASSEMBLAGE : L’EXPERTISE FRANÇAISE RASSEMBLÉE DANS UN GUIDE TECHNIQUE

Les travaux de recherche sur les mélanges prairiaux sont relativement récents en France et remontent au début des années 2000 (Coutard et Pierre, 2012 ; Gastal *et al.*, 2012 ; Groupe régional Prairies des Pays-de-la-Loire, 2007 ; Pelletier, 2015 ; Pelletier *et al.*, 2014 ; 2011 ; 2008 ; Surault *et al.*, 2008). L’expertise technique française s’est donc considérablement accrue depuis 15 ans. La mise en commun des connaissances sur les règles d’assemblage des principales espèces fourragères a ainsi abouti à la publication par

l'AFPF¹ du premier guide technique national sur les préconisations agronomiques pour les mélanges de semences pour prairies en France, téléchargeable à : www.afpf-asso.org rubrique Outils (AFPF, 2013).

15 situations y sont décrites, croisant 5 types de sol – sain et profond, à alternance hydrique, hydromorphe, séchant acide et séchant calcaire – et 3 modes d'exploitation dominants de la prairie - fauche, mixte et pâturage. Pour les prairies d'une durée de trois ans et plus, les 15 espèces fourragères les plus couramment utilisées en France (16 réellement, le RGA ayant été subdivisé en deux selon sa précocité variétale), sont classées en 3 catégories selon leur intérêt fourrager et leur importance pour la production fourragère : 9 espèces dites « majeures », 3 espèces « mineures avec un intérêt fourrager », 3 espèces « mineures avec moins d'intérêt fourrager », mais remplissant d'autres fonctions au sein du mélange, notamment l'engazonnement. Les experts² membres du groupe de travail AFPF ont analysé la plus ou moins bonne adaptation de chacune des espèces dans les 15 situations précédentes, aboutissant à des préconisations agronomiques pour associer les espèces en mélanges dans les 240 cas de figure.

Première référence nationale, ce guide sera évolutif en proposant une amélioration continue des préconisations dans ses versions ultérieures, au fur et à mesure des nouvelles connaissances acquises, expériences locales et remontées d'informations.

LE CHOIX DES ESPÈCES INFLUENCE LA PRODUCTIVITÉ DE LA PRAIRIE

Des essais de prairies multi-espèces de fauche, associant graminées et légumineuses de longue durée, ont été conduits en vue d'améliorer l'autonomie fourragère et protéique des élevages bovins viande biologiques. Trois essais ont été réalisés entre 2000 et 2013 à la Ferme Expérimentale des Bordes à Jeu-les-Bois (Indre), par ARVALIS – Institut du végétal et l'OIER des Bordes³, sur des sols sablo-limoneux, peu profonds et drainés.

Le 3^e essai sur 5 ans (2009-2013) a en particulier pour objectifs de préciser les performances agronomiques et la valeur alimentaire de douze prairies multi-espèces, composées de 3 à 8 espèces, dont 7 contiennent de la luzerne et 5 n'en contiennent pas

¹ Association française pour la production fourragère

² Les experts appartiennent aux organismes suivants : ARVALIS - Institut du végétal, GNIS, INRA, Institut de l'Élevage, BTPL, Chambres d'agriculture Pays-de-la-Loire, Union française des semenciers, Fourrages-Mieux Belgique

³ Chambres d'agriculture de l'Indre, du Cher, de la Creuse et de la Haute-Vienne

(tableau 1). Les deux prairies T2 et T3 ne contiennent d'ailleurs ni dactyle, ni luzerne, ni trèfle violet.

La prairie T10 ayant précédemment montré sa bonne adaptation dans le contexte de la bordure de Brenne, zone herbagère d'élevage allaitant au nord du Massif Central, sur une durée plus courte de 3 ans (Pelletier *et al.*, 2008 ; 2011 ; 2014 ; Pelletier, 2015), est considérée comme témoin pour les mélanges avec luzerne.

Modalité	Nb	DA	FE	RGA	FP	FL	LU	TV	TH	LO	TB	MI	Total
		<i>T</i>	<i>TT</i>	$\frac{1}{2}$ <i>T</i>	<i>T</i>	$\frac{1}{2}$ <i>P</i>							
T10	5	4	5	5			10	5					29
T5	6	4	5	5			8	4		3			29
T6	5	4	5	5			10		5				29
T7	6	4	5	5			8		4	3			29
T8	7	5	7	3			4	2		4	1,5		26,5
T11	8	5		3	5	3	4	2		4	1,5		27,5
T12	4	8	6				11			3			28
T1	3	8	10					8					26
T2	4		15	4					4	4			27
T3	6		9	4	3	3			4	4			27
T4	6	5,5	7,5	4				2	2	4			25
T9	7	4	5	5				3		8	1,5	2	28,5

Nb : nombre d'espèces, DA : Dactyle, FE : Fétuque élevée, RGA : RGA diploïde, FP : Fétuque des prés, FL : Fléole des prés, LU : Luzerne, TV : Trèfle violet diploïde, TH : Trèfle hybride, LO : Lotier corniculé, TB : Trèfle blanc, MI : Minette, Total : dose totale au semis. *Précocité d'épiaison des variétés* : $\frac{1}{2}$ *P* $\frac{1}{2}$ précoce, $\frac{1}{2}$ *T* $\frac{1}{2}$ tardif, *T* tardif, *TT* très tardif.

Tableau 1 : Composition des prairies multi-espèces étudiées de 2009 à 2013 à Jeu-les-Bois (36) (espèces et doses de semis en kg/ha). (source : ARVALIS – Institut du végétal - OIER des Bordes).

L'essai est implanté selon un dispositif en 4 blocs en fin d'été 2008. Trois fauches sont réalisées chaque année, les dates moyennes d'exploitation sur 5 ans sont : le 3/06 pour le cycle 1 à 1152°Cj cumulés (base 0-18 à partir du 1/02) ; le 29 juillet pour le cycle 2 après 56 jours de repousse ; le 6 novembre pour le cycle 3 après 100 jours de repousse. 11 t/ha de fumier de bovins (49°U°P₂O₅ et 150°U°K₂O) sont apportés avant l'implantation, ainsi qu'un amendement calcique (540°U°CaO) à l'automne 2009. Aucune autre fertilisation NPK n'est apportée pendant l'essai.

Les mesures réalisées par cycle concernent la biomasse produite, les proportions de graminées/légumineuses/diverses dans la MS par tri manuel pondéral sur les 4 blocs, et au 2^e cycle correspondant au cycle d'été, les proportions par espèce au sein de chaque famille sur 2 des 4 blocs.

Productivité pluri-annuelle

Luzerne, dactyle et trèfle violet

Les résultats obtenus montrent l'importance de la présence de luzerne dans les prairies multi-espèces de fauche de plus de 3 ans. Ils confirment aussi l'intérêt de deux autres espèces que sont le dactyle et le trèfle violet (ARVALIS – Institut du végétal - OIER des Bordes, 2014) et corroborent les résultats de Coutard et Pierre (2012) obtenus dans le contexte plus séchant des Pays de la Loire.

Avec plusieurs périodes de sécheresse marquée pendant l'essai, au printemps 2011, ainsi que lors des étés 2009 et 2012, la luzerne sécurise nettement la production pluri-annuelle de matière sèche (MS) des prairies (figure 1), avec en moyenne sur les 5 ans + 13 % de biomasse produite pour les 7 prairies avec luzerne par rapport aux 5 prairies sans luzerne (7,46 t MS/ha vs 6,58 t MS/ha).

La composition des prairies en espèces influence leur productivité pluri-annuelle : entre la prairie la plus productive (T10, 7,90 t MS/ha) et la prairie la moins productive (T2, 5,95 t MS/ha), un écart significatif ($p < 0,001$) de + 1,95 t MS/ha, soit + 33 %, est observé (figure 1). Des écarts significatifs de production sont observés entre les prairies 4 années sur 5, sauf en 2013.

Dans les 5 prairies les plus productives (T10, T8, T7, T5 et T12), deux espèces contribuent fortement au rendement : la luzerne, semée entre 4 et 11 kg/ha et le dactyle, semé à 4, 5 ou 8 kg/ha. Le trèfle violet, également présent dans les 3 prairies T10, T8 et T5 et semé à raison de 2, 4 ou 5 kg/ha, assure une production de biomasse importante les deux premières années (T10 et T8 : figure 2). A l'inverse, l'absence cumulée de luzerne, dactyle et trèfle violet dans les prairies T2 et T3 pénalise fortement la biomasse produite.

Dans les conditions de cet essai réalisé en agriculture biologique, la luzerne permet de renforcer la part totale des légumineuses dans les prairies multi-espèces où elle est associée : les légumineuses représentent 43 % de la MS produite sur les 5 ans dans les 7 prairies avec luzerne (figure 1), contre 36 % de la MS dans les 5 prairies sans luzerne. Ceci confirme le rôle important de la luzerne dans la production de matière sèche pour des prairies de fauche.

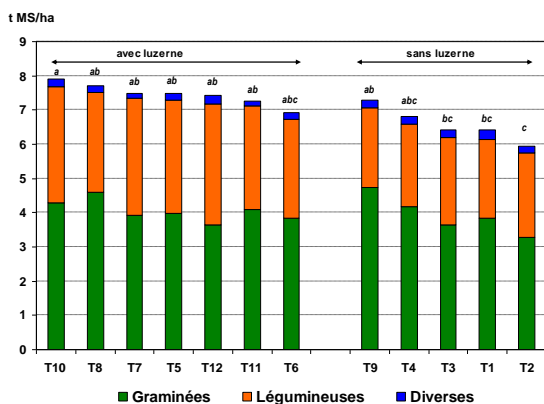


Figure 1: production pluri-annuelle de matière sèche/ha (MS) sur 5 ans et part des graminées, légumineuses et plantes diverses dans la biomasse produite. (source: ARVALIS – Institut du végétal – OIER des Bordes). a, b, c: des lettres différentes indiquent une différence significative à $p < 0,05$.

Fétuque élevée et trèfle hybride

Le remplacement du trèfle violet par le trèfle hybride à 5 kg/ha, associé à 10 kg/ha de luzerne, entraîne une baisse de 13 % de la MS produite sur 5 ans (T10, 7,90 t MS/ha vs T6, 6,91 t MS/ha, écart non significatif). Cette diminution n'est toutefois pas observée entre T5 et T7, avec une dose inférieure de 20 % au semis pour les trèfles violet ou hybride et la luzerne et l'ajout de 3 kg/ha de lotier corniculé.

Le remplacement de la fétuque élevée semée à 7 kg/ha par 5 kg/ha de fétuque des prés et 3 kg/ha de fléole des prés, entraîne une diminution de 6 % de la biomasse produite sur les 5 ans (T8, 7,70 t MS/ha vs T11, 7,27 t MS/ha, écart non significatif).

Répartition de la production entre années et pérennité

Le choix des espèces et leur pérennité intrinsèque influencent la durée de vie de la future prairie. Les conditions climatiques ont également un impact sur l'évolution de la productivité des prairies multi-espèces, de par l'évolution de leur composition qu'elles peuvent entraîner au cours du temps.

Ainsi, dans l'essai, après deux premières années assez favorables, le printemps très sec en 2011 a eu pour conséquence une baisse très importante de la production de MS par rapport à 2010 : - 49 % pour les 12 prairies confondues, et ce, malgré une arrière-saison bien arrosée. La figure 2 l'illustre pour 5 des 12 prairies testées. Certaines prairies ont, semble-t-il, une plus grande résilience face à la sécheresse, comme les prairies T10, T8 et

T12 qui contiennent à la fois du dactyle, de la fétuque élevée et de la luzerne. Dactyle et fétuque élevée sont les graminées en C3 les mieux adaptées à la sécheresse, même s'il existe une grande variabilité intraspécifique. Alors que la luzerne a un fort potentiel de production en conditions chaudes et irriguées, mais une faible résistance à la sécheresse sur sols peu profonds, car peu tolérante à la déshydratation (Volaire *et al.*, 2013), la présence de luzerne associée a permis de maintenir la productivité des prairies multi-espèces : entre 2010 et 2011, la baisse de production de MS est de - 45 % dans les 7 prairies avec luzerne (dont T10, T8 et T12, figure 2), contre - 54 % pour les 5 prairies sans luzerne (dont T1 et T2, figure 2).

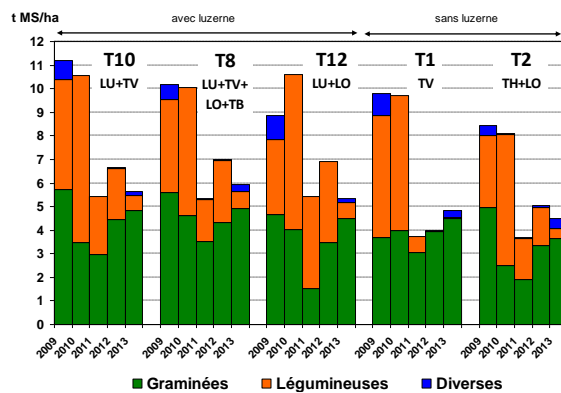


Figure 2 : répartition de la production de MS par année et part des graminées, légumineuses et plantes diverses dans la biomasse produite pour 5 des 12 prairies testées. (source : ARVALIS - Institut du végétal – OIER des Bordes).

LE CHOIX DES ESPÈCES INFLUENCE LA COMPOSITION DE LA PRAIRIE ET SON ÉVOLUTION AU COURS DU TEMPS

Comme des essais l'ont déjà montré, notamment à l'Inra de Lusignan (86) (Surault *et al.*, 2008 ; Gastal *et al.*, 2012) et à Thorigné d'Anjou (49) (Coutard et Pierre, 2012), la composition des prairies multi-espèces évolue au cours du temps, sous l'influence de nombreux paramètres liés :

- à la composition initiale de la prairie : choix des espèces associées, type variétal, dose de semis pour chaque espèce (en kg/ha ou en % du peuplement),
- aux caractéristiques intrinsèques des espèces : installation plus ou moins rapide, pérennité, profondeur d'enracinement, capacité plus ou moins grande à cohabiter avec des espèces voisines, phénomènes de complémentarité ou de facilitation

entre les espèces, ou au contraire, de compétition pour les ressources (Huyghe et Litrico, 2008),

- aux caractéristiques intrinsèques des variétés : démarrage plus ou moins rapide, précocité à l'épiaison des graminées, hauteur de végétation...
- aux conditions pédoclimatiques,
- à la conduite de la prairie : mode d'exploitation, fertilisation, intensité et rythme de défoliation.

L'évolution des espèces, suivie chaque année au 2^e cycle et pour la première fois dans l'essai 2009-2013 à Jeu-les-Bois, apporte des enseignements intéressants pour des prairies de 3 ans et plus prioritairement destinées à la fauche. Nous l'illustrons ci-dessous avec plusieurs exemples.

Complémentarité entre luzerne et trèfle violet, dominance du dactyle (T10, T5, T8 et T11)

La complémentarité entre luzerne et trèfle violet, observée dans l'essai et les précédents essais réalisés à Jeu-les-Bois, est un atout à plusieurs niveaux. Illustrée par la prairie T10, elle se retrouve également pour les prairies T5, T8 et T11 et se traduit par (figure 3a) :

- l'installation rapide du trèfle violet et du ray-grass anglais diploïde au semis et au cours de la 1^{re} année qui suit, limitant le développement des plantes diverses, qui ne représentent au 1^{er} cycle en 2009 que 11 % de la MS dans la prairie T10 contre 19 % MS dans la prairie T12 (figure 2) ; le ray-grass anglais, dont la fonction est de couvrir rapidement le sol à l'installation, disparaît au bout d'un an ;
- une production plus élevée de 26 % de MS la 1^{ère} année pour T10 (11,17 t MS/ha) par rapport à la prairie T12 sans trèfle violet (8,87 t MS/ha) ;
- la forte contribution à la biomasse produite du trèfle violet les 2 premières années, qui représente respectivement 57 et 47 % MS de la prairie T10 en 2009 et 2010 ;
- après la sécheresse du printemps 2011, la luzerne, moins abondante les deux premières années, se développe fortement ; de même que le dactyle qui devient la graminée dominante ;

- la pérennité de la luzerne permet de compenser le « faiblissement » du trèfle violet à partir de la 3^e année et assure le maintien de la production de MS jusqu'en 5^e année ;
- la fétuque élevée contribue globalement peu au rendement, mais reste présente et augmente même en 5^e et dernière année.

Dominance luzerne et dactyle (T12)

Avec 4 espèces au semis, la luzerne devient vite dominante dans la prairie T12 dès la 1^{re} et jusqu'en 4^e année, représentant 56 à 93 % de la MS produite entre 2009 et 2012 (figure 3b). Le dactyle redevient abondant en 5^e année. Le lotier n'est pas assez agressif face à la luzerne, il disparaît dès la 1^{re} année.

L'essai a par ailleurs montré un développement important de la luzerne et dans une moindre mesure, du dactyle, à partir de la 3^e année dans toutes les compositions qui en contiennent (figures 3a à 3c).

Faible pérennité du trèfle hybride en présence de luzerne (T6, T7) ou de trèfle violet (T4)

Associé à la luzerne semée à 8 kg/ha (T7) ou 10 kg/ha (T6), ou au trèfle violet semé à 2 kg/ha (T4), le trèfle hybride semé entre 2 et 5 kg/ha s'est avéré très peu pérenne dans ces trois prairies, présent uniquement pendant un an (T6 : 44 % MS en 2009 - figure 3c), soit un an de moins que le trèfle violet.

Peu d'incidence de la dose de semis de la luzerne, du trèfle violet et du trèfle hybride (T5 vs T10, T7 vs T6)

Au semis, la réduction de 20 % de la dose de luzerne (T10 et T6 : 10 kg/ha vs T5 et T7 : 8 kg/ha), celle de trèfle violet (T10 : 5 kg/ha vs T5 : 4 kg/ha) ou de trèfle hybride (T6 : 5 kg/ha vs T7 : 4 kg/ha), conjointement à l'ajout de 3 kg/ha de lotier corniculé (T5 et T7) (tableau 1), n'entraîne pas de modification dans la dynamique d'évolution des espèces, notamment pour les légumineuses. Le lotier est globalement peu présent, même s'il ne disparaît pas, en particulier dans la prairie T7.

Dans les prairies multi-espèces de fauche étudiées, semées avec entre 4 et 8 espèces, dont dactyle, fétuque élevée et luzerne, éventuellement trèfle violet ou trèfle hybride, il ressort que les dynamiques d'évolution des espèces aboutissent, après 5 ans, à une simplification

vers les 3 premières espèces, et surtout vers le dactyle et la luzerne. A noter qu'aucun salissement n'apparaît au cours du temps, les prairies restent propres jusqu'en 5^e année.

En situation de fertilité limitée, puisqu'aucun apport de NPK n'a été réalisé après l'implantation de l'essai, ces résultats vont dans le même sens que ceux rapportés par Gastal *et al.* (2012), qui montrent qu'en situation de mélange, le dactyle a une plus grande capacité à absorber l'azote du sol que la fétuque élevée et le ray-grass anglais. Dans la phase de stress hydrique prononcé du printemps 2011, le dactyle maintient une croissance, car il régule mieux ses pertes en eau par transpiration que la fétuque élevée et le ray-grass anglais. La diminution de la diversité spécifique a également été observée dans des mélanges prairiaux conduits de façon intensive à Lusignan après 5 années (Surault *et al.*, 2008) et 8 années de suivi (Gastal *et al.*, 2012).

Fétuque élevée, lotier et trèfle hybride en l'absence de dactyle, luzerne et trèfle violet (T2 et T3)

L'évolution des espèces dans les prairies T2 et T3 est identique, mais bien différente de celle des prairies décrites ci-dessus (figure 3d) : en l'absence de dactyle, luzerne et trèfle violet, le trèfle hybride devient dominant dès la 1^{ère} année (65 % MS produite) et, contrairement à la prairie T6 avec luzerne (figure 3c), il contribue encore fortement au rendement la 2^e année (51 % MS), pour disparaître la 3^e année. Parallèlement, le lotier se développe de manière importante, jusqu'à 58 % de la MS en 2011. La fétuque élevée, lente à installer, contribue davantage au rendement à partir de la 3^e année. Les 2 espèces restant présentes en 5^e année sont la fétuque élevée et le lotier. Les prairies « vieillissent » par contre moins bien que les autres, un salissement apparaît dès 2011 pour atteindre 11 à 13 % de la MS en 5^e année.

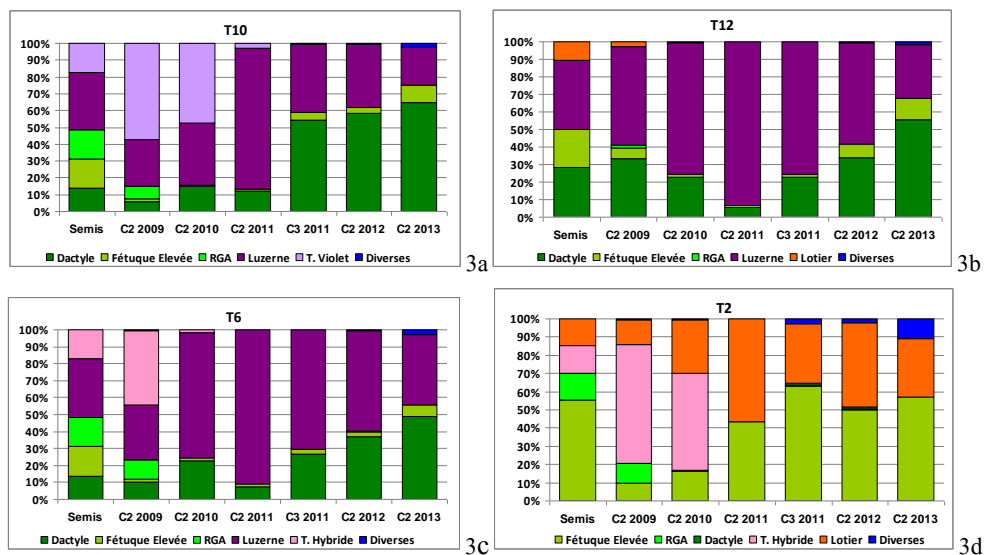


Figure 3 : évolution sur 5 ans des espèces semées en % de la MS produite (ou en % des kg/ha au semis) pour 4 des 12 prairies testées. (source : ARVALIS - Institut du végétal – OIER des Bordes).

En 2011, en raison du printemps sec et du peu de biomasse verte disponible au cycle 2 en juillet, le cycle 3 a également été trié fin septembre.

LE CHOIX DES ESPÈCES INFLUENCE LA QUALITÉ DE LA PRAIRIE

Les espèces qui composent les prairies et leur part dans la biomasse récoltée ont un impact sur la qualité du fourrage produit, alors qu'aucune relation n'a jusque-là été mise en évidence entre qualité et nombre d'espèces (Deak *et al.*, 2007 ; Baumont *et al.*, 2008 ; Gastal *et al.*, 2012).

Dans l'essai de Jeu-les-Bois 2009-2013, des analyses de composition chimique par SPIR⁴ sont réalisées à chaque cycle sur les prélèvements d'herbe ayant servi à estimer la biomasse. Elles sont effectuées par le Centre Wallon de Recherches Agronomiques de Gembloux – station de Haute Belgique à Libramont. La valeur alimentaire est ensuite calculée avec les équations des tables INRA pour le fourrage vert (Baumont *et al.*, 2007). La digestibilité de la matière organique (dMO) est estimée à partir de la digestibilité pepsine-cellulase⁵, en prenant l'hypothèse d'additivité des valeurs calculées pour les graminées et les légumineuses, pondérées par les proportions de chaque famille et en

⁴ Spectrométrie dans le Proche Infra-Rouge

⁵ Digestibilité à la pepsine-cellulase (méthode INRA - Aufrère, 2006, équation non publiée), elle-même estimée à partir de la DCs déterminée par SPIR (tableau 2)

considérant les plantes diverses comme des graminées. Les résultats sont présentés au tableau 2.

Teneur en MAT, valeur azotée et production de protéines par hectare

Dans cet essai conduit sans fertilisation azotée, la teneur en MAT moyenne sur 5 ans des prairies multi-espèces apparaît bien corrélée à la proportion de légumineuses. La présence de luzerne associée dans 7 des 12 prairies se traduit par une teneur en MAT supérieure de 13 % (+ 13 g/kg MS) par rapport aux 5 prairies qui n'en contiennent pas (117 vs 104 g/kg MS), pour une proportion de légumineuses dans la MS également supérieure de 6 points (43 vs 36 % MS). 6 des 7 prairies avec luzerne ont une teneur en MAT supérieure à 114 g/kg MS, avec la teneur la plus élevée pour la prairie T12 très riche en luzerne. Les valeurs azotées PDIN traduisent de manière identique l'influence de la composition de la prairie.

L'autonomie protéique d'une exploitation est d'autant plus élevée que les fourrages qu'elle produit sont riches en MAT/PDIN. Les prairies avec luzerne associée produisent en moyenne sur 5 ans 27 % de MAT et de PDIN par hectare de plus que celles qui n'en contiennent pas, avec un avantage pour les prairies T12 et T10. La composition de la prairie impacte encore davantage la production de MAT que celle de MS/ha : la prairie T12 produit 55 % de MAT de plus à l'hectare que la prairie T2 la moins productive (figure 4). L'absence cumulée de luzerne et de trèfle violet dans les prairies T2 et T3 les place respectivement aux dernier et avant-dernier rangs en termes de MAT/PDIN produits par hectare.

Par comparaison aux protéagineux, la production de MAT/ha des prairies multi-espèces T12 et T10 est supérieure à celle d'un hectare de féverole à fleurs colorées produisant 35 q/ha à 294 g MAT/kg MS, soit 890 kg/ha ou d'un hectare de pois protéagineux produisant 40 q/ha à 239 g MAT/kg MS, soit 826 kg/ha (*MAT : source INRA 2007*).

Modalité	Nb	Luz.	%	Composition chimique			Valeur alimentaire en vert					Production/ha			
				Légum.	MAT	CB	DCs	UFL	PDIN	PDIE	UEB	PDIN/UFL	MAT	UFL	PDIN
				% MS	g/kg MS	g/kg MS	% MS	/kg MS	g/kg MS	g/kg MS	/kg MS	g	kg		kg
T12	4	+	48	128	320	67,4	0,70	81	75	1,07	116	954	5238	606	
T10	5	+	43	118	311	68,8	0,73	75	75	1,08	102	930	5776	591	
Moy 7		+	43	117	316	68,4	0,73	74	75	1,08	103	873	5407	555	
T3	6	-	40	100	298	69,7	0,75	64	74	1,11	84	645	4844	409	
T2	4	-	41	103	293	70,2	0,76	81	74	1,10	87	615	4501	390	
Moy 5		-	37	104	302	69,7	0,75	66	75	1,10	88	686	4937	435	
Ecart %			+17	+13	+5	-2	-3	+13	0	-1	+17	+27	+10	+27	

Tableau 2 : proportion de légumineuses, composition chimique, valeur alimentaire et production de MAT, UFL et PDIN/ha moyennes sur 5 ans (2009-13) pour 4 des 12 prairies testées. Moyennes pour les 7 prairies avec luzerne et les 5 prairies sans luzerne, écart avec/sans luzerne en %. (source : ARVALIS - Institut du végétal – OIER des Bordes).

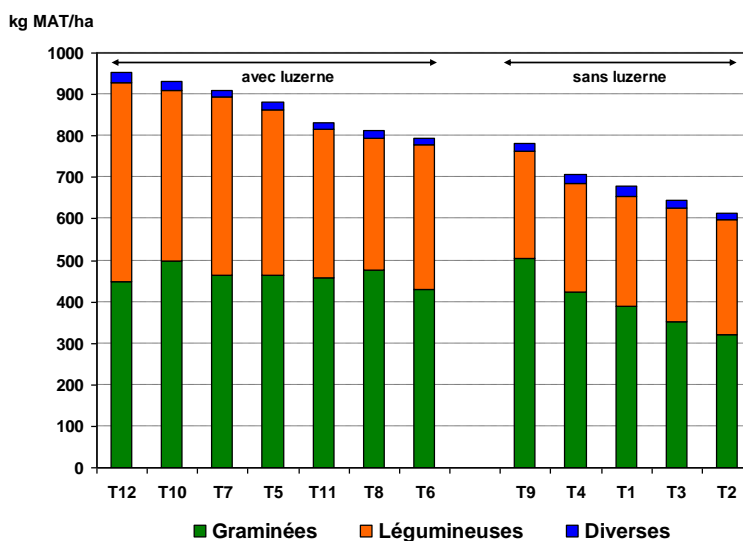


Figure 4 : production pluri-annuelle de MAT/ha sur 5 ans et part des graminées, légumineuses et plantes diverses dans la MAT produite. (source : ARVALIS - Institut du végétal – OIER des Bordes).

Valeur énergétique UFL et production d'UFL par hectare, valeur d'encombrement

La composition de la prairie a un impact plus faible sur sa valeur énergétique que sur sa valeur azotée. L'écart maximum est de +7 % entre les prairies T2 et T12 (0,76 vs 0,70 UFL/kg MS), au bénéfice de la prairie T2. La valeur énergétique UFL est peu

diminuée par la présence de luzerne (- 3 %) dans les 7 prairies par rapport aux 5 prairies sans luzerne. Le rapport PDIN/UFL augmente ainsi en conséquence de 17 %, supérieur à 100 g avec la luzerne.

La prairie T10 est intéressante et se révèle être un bon compromis entre production d'UFL et de MAT/PDIN par hectare sur 5 ans.

La valeur d'encombrement UEB est faible et peu différente entre les prairies, laissant présager une ingestibilité élevée des fourrages correspondants par les bovins.

CONCLUSION

Les connaissances acquises en France depuis le début des années 2000 sur les prairies multi-espèces incluant des graminées et des légumineuses, confirment l'intérêt technique de ces prairies pour produire des fourrages en quantité et de qualité, à condition de choisir des espèces adaptées aux conditions pédoclimatiques de l'exploitation et à l'utilisation de la prairie. Ces prairies permettent de sécuriser l'autonomie fourragère, protéique et énergétique des exploitations d'élevage et répondent ainsi aux attentes des éleveurs. Mais il faut rester humble quant à la définition des assemblages d'espèces, tant les possibilités de combinaisons entre espèces, variétés et doses au semis sont quasiment infinies (Duru, 2008) et cela, même si la démarche collective initiée par l'AFPF a permis de progresser.

Des préconisations en matière d'assemblage des espèces, de type variétal et de doses au semis peuvent aujourd'hui être données à l'échelle régionale. Dans le contexte de la région herbagère séchante d'élevage allaitant du nord du Massif Central, la prairie T10 se montre bien adaptée à la fauche, résistante à la sécheresse, productive en quantité et en qualité sur 5 ans, avec une conduite sans intrant en agriculture biologique. Sur des sols sains ou assainis, deux espèces sont particulièrement incontournables pour ces prairies multi-espèces de fauche : **le dactyle et la luzerne**. Tous deux confèrent aux prairies une meilleure résistance à la sécheresse, comme cela a pu être mis en évidence suite au printemps 2011, ils accroissent la durée de vie et la productivité de la prairie. D'autres travaux ont par ailleurs précédemment montré la résistance accrue des prairies multi-espèces face à la sécheresse par rapport à des associations (Lorgeou *et al.*, 2007), ou par rapport à des prairies monospécifiques (Litrico, 2015).

Conjointement au dactyle et à la luzerne, la présence du **trèfle violet** s'avère intéressante pour assurer un bon démarrage de la prairie et sécuriser la production des deux premières années. Celle de la fétuque élevée assure la longévité de la prairie, même si celle-ci n'a pas pu être mesurée au-delà de cinq ans. Le ray-grass anglais sécurise aussi une installation rapide de la prairie et limite le salissement du cycle 1 de l'année suivant le

semis. A l'inverse, l'intérêt d'autres espèces comme le trèfle hybride, peu pérenne dans ces conditions, ou le lotier corniculé, trop peu agressif, semble moins évident, en particulier à des doses supérieures à 4 kg/ha au semis.

Reste toutefois posée la question de la transposition d'une prairie multi-espèces bien adaptée dans un contexte pédoclimatique donné à d'autres contextes pédoclimatiques, même peu différents. Le logiciel Capflor[®] en cours de développement par l'INRA de Toulouse dans le cadre du projet Mélibio⁶, devrait à terme apporter des réponses à cette question. Outil d'aide à la conception de prairies à flore variée, il propose une liste d'espèces adaptées aux conditions pédoclimatiques de la parcelle à semer et à la valeur d'usage attendue par l'utilisateur (fauche, mixte, pâture, précoce, tardif...) et aboutit à trois possibilités de mélanges prairiaux adaptés localement (Goutiers *et al.*, 2013).

De même, l'influence du choix variétal et plus globalement, de la diversité variétale intraspécifique, sur les performances des mélanges prairiaux, est une question de recherche en cours. Les premiers résultats obtenus sur trois ans (2012-2014) sur des mélanges mono- ou plurivariétaux, contenant entre 2 et 6 variétés par espèce, montrent que la diversité variétale permet un plus grand équilibre entre espèces, un meilleur maintien de la luzerne et une plus grande stabilité spatiale et temporelle de la production de biomasse (Litrico, 2015).

Autre démarche innovante, le lancement en 2015 de mélanges de semences pour prairies labellisés « France prairie » (www.franceprairie.fr). Cette nouvelle marque, déposée par l'AFPF, est la garantie pour les éleveurs d'avoir accès à des mélanges de semences de qualité, adaptés à l'échelle du territoire sur la base du guide national et incluant des variétés « haut de gamme ». Les variétés incorporables dans un mélange labellisé représentent en effet seulement 45 % des variétés du Herbe-book en 2015 (www.herbe-book.org) pour les espèces majeures (Pelletier et Straëbler, 2015).

⁶ *Projet coordonné par le Pôle AB Massif Central avec de nombreux partenaires et financé par l'État (FNADT), les régions Auvergne et Bourgogne, les Agences de l'Eau Adour Garonne, Loire-Bretagne et Rhône Méditerranée Corse, dans le cadre de la Convention Massif Central*

BIBLIOGRAPHIE

Afpf (Lacan X., Deraëdt M., Estrade O., Gastal F., Huyghe C., Knoden D., Pelletier P., Pierre P., Protin P.V., Straëbler M.) (2013) : « Préconisations Agronomiques Pour Les Mélanges De Semences Pour Prairies En France - 2014 », Guide Technique Afpf, 6 P, Téléchargeable À : [Http://Www.Afpf-Asso.Org/Files/Outils/Plaquette_Afpf-Melanges.Pdf](http://www.afpf-asso.org/files/outils/plaquette_afpf-melanges.pdf).

Arvalis – Institut Du Végétal, Oier Des Bordes (2014) : « Dactyle, Luzerne Et Trèfle Violet : Le Trio De Base Pour Les Prairies Multi-Espèces À Dominante Fauche Du Nord Du Massif Central », Plaquette, 6 P, Téléchargeable À : [Http://Www.Ferme-Experimentale-Des-Bordes.Fr/Fileadmin/Documents_Oier/Paturage/Plaquette_Prairies_Multi_Especies_Fauche_Vtelechargement.Pdf](http://www.ferme-experimentale-des-bordes.fr/fileadmin/Documents_Oier/Paturage/Plaquette_Prairies_Multi_Especies_Fauche_Vtelechargement.Pdf).

Baumont R., Dulphy J.P., Sauvant D., Meschy F., Aufrere J., Peyraud J.L. (2007) « Chapitre 8, Valeur Alimentaire Des Fourrages Et Des Matières Premières : Tables Et Prévision », Alimentation Des Bovins, Ovins, Et Caprins. Tables Inra 2007, Editions Quae, 149-179.

Baumont R., Aufrere J., Niderkorn V., Andueza D., Surault F., Pecatte J.-R., Delaby L., Pelletier P. (2008) : « La Diversité Spécifique Dans Le Fourrage : Conséquences Sur La Valeur Alimentaire ». Fourrages, 194, 189-206.

Capitaine M., Pelletier P., Hubert F. (2008) : « Les Prairies Multispécifiques En France : Histoire, Réalités Et Valeurs Attendues ». Fourrages, 194, 123-136.

Charles J.P. (1976) : « Expériences Acquises En Suisse Dans Le Domaine Des Associations Et Des Mélanges Graminées-Légumineuses En Comparaison Avec Les Cultures Pures ». Fourrages, 66, 72-92.

Coutard J.P., Pierre P. (2012) : « Des Prairies À Flore Variée Pour L'autonomie Des Élevages De Ruminants », Rencontres Recherches Ruminants, 19, 257-260.

Deak A., Hall M.H., Sanderson M.A., Archibald D.D. (2007) : « Production And Nutritive Value Of Grazed Simple And Complex Forage Mixtures ». Agronomy J., 99, 814-821.

Duru M. (2008) : « Les Prairies Multispécifiques : Vers La 3ème Révolution Fourragère ? Bilan Des Journées Et Pistes De Travail ». Fourrages, 195, 331-342.

Frick R., Mosimann E., Suter D. (2008) : « Expérience Sur La Mise En Œuvre De Prairies Multispécifiques. Histoire Et Rôles Des Mélanges Semés En Suisse ». Fourrages, 194, 221-231.

Goutiers V., Deo M., Hazard L., Vallas M., Experton C. (2013) : « Capflor, Un Outil Pour Concevoir Des Prairies À Flore Variée : Première Production Du Projet Melibio », In Recueil Des Résumés Des Présentations, Colloque Dinabio Inra-Itab, Tours, 13-14/11/13, 133-134.

Gastal F., Julier B., Surault F., Litrico I., Durand J.-L., Denoue D., Ghesquiere M., Sampoux J.-P. (2012) : « Intérêt Des Prairies Cultivées Multi-espèces Dans Le Contexte Des Systèmes De Polyculture-Élevage », Innovations Agronomiques, 22, 169-183.

Groupe Régional Prairies Des Pays De La Loire, 2007 : « La Prairie Multi-Espèces », Guide Pratique, 20 P.

Huyghe C., Litrico I. (2008) : « Analyse De La Relation Entre La Diversité Spécifique Des Prairies Et Leur Valeur Agronomique (Bibliographie) ». Fourrages, 194, 147-160.

Litrico I. (2015) : « Amélioration Génétique Des Mélanges D'espèces », Exposé In « Les Mélanges Fourragers Multi-Espèces », Conférence Organisée Par Jouffray-Drillaud Auprès Des Distributeurs, Riom, 30/04/15.

Lorgeou J., Battégay S., Pelletier P. (2007) : « Adaptations À La Sécheresse Par Les Choix Techniques De Conduite Des Cultures Pour Les Prairies Et Le Maïs ». Fourrages, 190, 207-221.

Pasquier C. (2015) : « Enquête Éleveurs 2014 Sur Le Marché Des Mélanges Fourragers Multi-Espèces », Exposé In « Les Mélanges Fourragers Multi-Espèces », Conférence Organisée Par Jouffray-Drillaud Auprès Des Distributeurs, Riom, 30/04/15.

Pelletier P. (2015) : « Performances Des Mélanges Fourragers Multi-Espèces », In Conférence « Les Mélanges Fourragers Multi-Espèces » Organisée Par Jouffray-Drillaud Auprès Des Distributeurs, Riom, 30/04/15, Exposé.

Pelletier P., Straëbler M. (2015) : « Les Mélanges De Semences Pour Prairies Et Le Label France Prairie » Exposé In Conférence Organisée Par L'AFPF Au Salon De L'herbe, Nouvoitou, 3/06/15.

Pelletier P., Foussier T., Maugrion P. (2014) : « Des Prairies Multi-Espèces De Fauche Riches En Légumineuses, Productives, Économiques Et Durables, Pour Conforter L'autonomie Fourragère Des Systèmes Bovins Viande Biologiques ». Renc. Rech. Ruminants, 21, 114.

Pelletier P., Brandon G., Foussier T. (2011) : « Autonomie Alimentaire En Élevage Bovin Viande Biologique : 10 Années D'observations ». Renc. Rech. Ruminants, 18, 69-72.

Pelletier P., Brandon G., Aussems E., Foussier T. (2008) : « Prairies D'associations Et Multi-Espèces Pour La Fauche En Agriculture Biologique. Influence De La Dose De Légumineuses ». Actes Des Journées AFPF, 184-185, Paris, 26-27/03/08.

Pierre P. (2015) : « Enjeux Et Place Des Mélanges Dans Les Systèmes Fourragers », Exposé In « Les Mélanges Fourragers Multi-Espèces », Conférence Organisée Par Jouffray-Drillaud Auprès Des Distributeurs, Riom, 30/04/15.

Protin P.-V., Pelletier P., Gastal F., Surault F., Julier B., Pierre P., Straëbler M. (2014) : « Les Prairies Multi-Espèces, Un Levier Pour Des Systèmes Fourragers Performants ». Fourrages, 218, 167-176.

Surault F., Veron R., Huyghe C. (2008) : « Production Fourragère De Mélanges Prairiaux Et D'associations À Diversité Spécifique Initiale Variée », Fourrages, 194, 161-174.

Voltaire F., Barre P., Beguier V., Bourgoïn T., Durand J.-L., Ghesquiere M., Jaubertie J.-P., Litrico I., Noël D. (2013) : « Quels Idéotypes De Plantes Fourragères Pour Des Prairies Adaptées Au Changement Climatique ? ». Fourrages, 214, 119-126.

CONCEVOIR DES ASSOCIATIONS VARIÉTALES DE BLÉ PAR L'IDÉOTYPAGE PARTICIPATIF

DESIGNING CULTIVAR MIXTURES FOR WHEAT THROUGH PARTICIPATIVE IDEOTYPING

Julie Borg¹, Jérôme Enjalbert¹, Arnaud Gauffreteau²

¹UMR Génétique Quantitative et Evolutive, Le Moulon, 91190 Gif s/ Yvette,

²UMR Agronomie, 78850 Thiverval-Grignon

RÉSUMÉ

Une approche par idéotypage a été développée dans le cadre du projet Wheatamix, pour évaluer la pertinence d'associations variétales de blé dans une diversité de contextes de production. L'exercice implique 30 agriculteurs de 6 départements du bassin parisien sur 3 ans. Les échanges interdisciplinaires entre acteurs variés (chercheurs, conseillers de chambre d'agriculture, agriculteurs) ont permis de préciser les attentes des agriculteurs dans toute leur diversité, d'identifier des verrous de connaissance et de proposer des règles d'association variétales. Ces règles ont été mobilisées pour formuler des associations en cours d'évaluation.

ABSTRACT

An ideotyping approach was implemented in the Wheatamix project to assess the relevance of variety blends in various context of production. The exercise involves 30 farmers from 6 departments in the Paris basin for 3 years. Interdisciplinary exchanges between different actors (researchers, advisors, farmers) helped specify the expectations of farmers in all their diversity, identify lack of knowledge and propose rules for variety association. Those rules were used to build variety blends currently assessed.

L'agriculture rencontre une nouvelle révolution, où les objectifs de productivité sont bousculés par la nécessité de mieux intégrer la protection de l'environnement et la durabilité des systèmes de production. De nouvelles pratiques agricoles, moins consommatrices d'énergies fossiles et intrants chimiques, se développent. Cependant, en diminuant les capacités de contrôle direct de l'environnement, les contraintes biotiques et abiotiques locales redeviennent prégnantes. Pour faire face à ces environnements de culture moins favorables et plus instables, une stratégie au cœur de l'agroécologie repose sur la mobilisation de la biodiversité cultivée. L'utilisation d'associations variétales offre

une voie de diversification dans la parcelle, permettant de mieux valoriser les ressources, et tamponner certains accidents climatiques ou attaques de bioagresseurs (Cf. C. Lecarpentier *et al.* dans ce numéro). L'assemblage de variétés peut également permettre une adaptation fine à des pratiques et terroirs particuliers, à partir d'un catalogue variétal plutôt orienté vers une performance à l'échelle de grandes régions et des conduites relativement intensives.

Pour évaluer à la fois i) l'intérêt des associations variétales et ii) la faisabilité de leur optimisation à un terroir et des objectifs de production donnés, une approche expérimentale a été développée dans le cadre du projet Wheatamix (<http://www6.inra.fr/wheatamix>). Cet exercice se déroule depuis janvier 2014 dans 6 départements du bassin parisien (figure 1). Nous y développons une démarche d'idéotypage (Debaeke *et al.*, 2014) en collaboration avec 5 chambres d'agricultures (CA), une fédération départementale des groupes d'étude et de développement agricole (FDGEDA) et près de 30 agriculteurs.

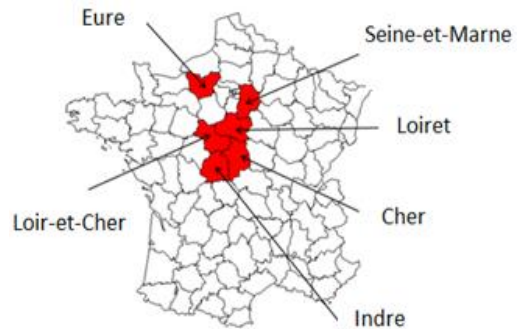


Figure 1 : terrain d'étude

L'IDÉOTYPAGE, UNE DÉMARCHE POUR LA CONCEPTION DES MÉLANGES

Initialement proposé pour des couverts homogènes (variétés pures), le concept d'idéotype peut être élargi aux couverts hétérogènes et notamment aux mélanges variétaux. Le travail d'idéotypage consiste alors à identifier les profils variétaux (ensembles de caractéristiques physiologiques et morphologiques d'une variété) qui, associés au sein d'un mélange variétal, lui confèreraient une bonne adaptation à un contexte de production et d'utilisation particulier. Durel et Gauffreteau (2014) ont proposé une démarche pour concevoir des idéotypes de plantes que nous avons adaptée au cas des mélanges variétaux (figure 2). Trois étapes structurent la démarche : (i) la définition de cahiers des charges listant les objectifs affectés au mélange dans un contexte de production et d'utilisation donné ; (ii) la conception d'idéotypes de mélanges qui consiste à imaginer des stratégies permettant à un mélange de répondre aux différents objectifs des cahiers des charges (représentation conceptuelle) et à identifier les caractéristiques et les profils variétaux qui, associés au sein d'un mélange, permettent de mettre en œuvre ces stratégies ; enfin, (iii)

l'évaluation des idéotypes proposés pour laquelle des mélanges construits à partir des règles d'association établies à l'étape précédente sont mis en essai et évalués selon des critères établis à partir des cahiers des charges. Ce travail doit permettre d'identifier les synergies et antagonismes existants entre profils variétaux et de proposer des règles d'association adaptées à des contextes particuliers.

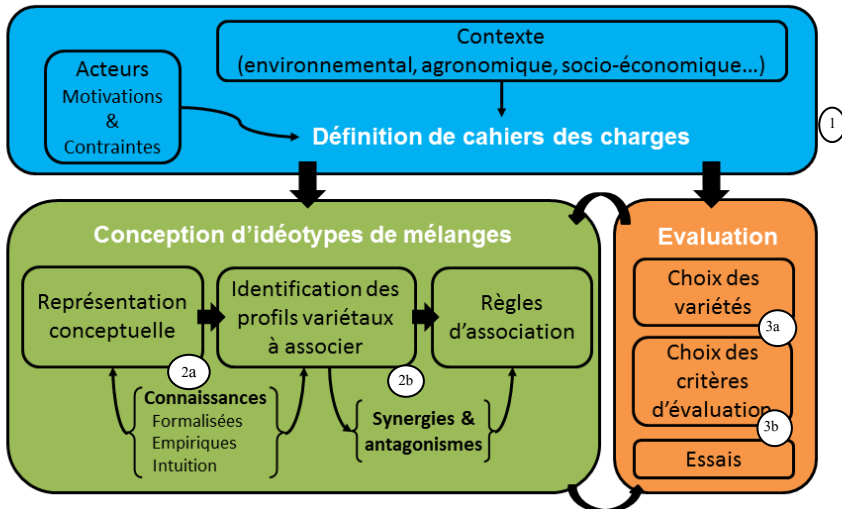


Figure 2 : démarche de conception d'idéotypes de mélanges (adaptée de Durel et Gauffreteau, 2014).

L'IDÉOTYPAGE DANS LA PRATIQUE

(déroulé chronologique des actions réalisées depuis janvier 2014)

Définition des cahiers des charges (figure 2-1)

La diffusion d'un questionnaire et une réunion collective avec les CA/FDGEDA ont permis d'appréhender la diversité des contextes et des objectifs de production pour le blé dans les différents départements. 80 à 90 % du blé produit est destiné à la meunerie et implique des critères de qualité du grain particuliers (taux de protéine supérieur à 11 %, poids spécifique supérieur à 76 kg/hl, indice de chute (Hagberg) supérieur à 220). Ces critères de qualité sont moins stricts pour l'Eure qui exporte 90 % de son blé du fait de la proximité du port de Rouen. Les principaux stress pouvant impacter la culture sont décrits en figure 2. Leur hiérarchisation a permis d'identifier 4 objectifs prioritaires pour l'exercice d'idéotypage : la tolérance au stress hydrique, au stress azoté, aux rouilles et à la septoriose.

Stade	Préparation du sol et semis	Levée	Tallage			Epi 1 cm	2 noeuds	Gonflement	Eplaison	Maturité, récolte	
Calendrier	Octobre	Novembre	Décembre	Janvier	Février	Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet	Août
Gel			Rare, une année sur 5								
Carence azotée						Cher, Loir-et-Cher, Loiret, Seine-et-Marne					
Stress hydrique						Cher, Indre, Loir-et-Cher, Loiret, Seine-et-Marne					
Septoriose						Cher, Indre, Eure, Loir-et-Cher, Loiret, Seine-et-Marne					
Rouilles						Eure, Loir-et-Cher, Loiret, Seine-et-Marne					
Fusariose								Cher, Eure, Loir-et-Cher, Loiret			
Piétin						Indre, Loir-et-Cher					
Adventices			Indre, Eure								

Figure 3 : principaux stress impactant la production de blé pour les différents départements.

Recueil des connaissances existantes sur les mélanges (figure 2-2a)

Une étude bibliographique a été réalisée sur les mélanges variétaux dans la littérature scientifique et technique. Parmi les 60 références trouvées sur blé tendre, comprenant 43 articles scientifiques et 17 documents techniques, les auteurs se penchent principalement sur la résistance aux maladies et la performance des mélanges en termes de rendement et de qualité (taux de protéines et poids spécifique). Les résultats montrent globalement des effets mélanges positifs même s'ils ne sont pas significatifs dans la plupart des études. Différentes règles d'association variétale ont pu être identifiées principalement en termes de résistance, hauteur et précocité. En complément, une analyse des forums d'agriculteurs abordant la thématique des mélanges (ACE, Agricoool et Agriavis) ainsi que des enquêtes diffusées auprès d'agriculteurs pratiquant les mélanges, ont permis de collecter des connaissances de terrain sur les mélanges. On observe que les principales motivations des agriculteurs à faire les mélanges sont la réduction des fongicides, et donc le contrôle des épidémies, et la sécurisation du rendement. Certaines règles telles que mélanger des variétés de précocités homogènes ou intégrer dans le mélange des variétés résistantes aux maladies présentes dans leur zone de production sont souvent évoquées. Au final, on constate que le contrôle des maladies par les mélanges est un objectif majeur dans la littérature comme dans la pratique (de Vallavieille-Pope *et al.*, 2004). En revanche, alors que la littérature scientifique s'intéresse principalement au gain de rendement d'un mélange par rapport à la moyenne des variétés pures (Sarandon, 1995 ; Jackson, 1997, Lopez, 2000), les agriculteurs recherchent plutôt par les mélanges une stabilité de production interannuelle.

Organisation d'ateliers de conception

Un premier atelier (figure 2-2b) a été organisé avec des chercheurs de disciplines variées (génétique, agronomie, phytopathologie et écophysiologie). Alimenté par l'analyse bibliographique préalable, il a permis de proposer des stratégies et des règles

d'association, d'abord pour chaque stress et ensuite pour des situations intégrant plusieurs stress. Ce travail en multi-stress a permis d'identifier des synergies et antagonismes possibles entre des stratégies et/ou règles d'association individuelles (Association de variétés de hauteurs et de port différents → meilleure aération du couvert → Effet positif sur le contrôle des maladies et négatif sur le contrôle du stress hydrique). De plus, le croisement des regards disciplinaires a permis de proposer de nouvelles stratégies basées sur la combinaison de plusieurs traits. Par exemple, il est apparu intéressant d'assembler des variétés hautes résistantes à la rouille et des variétés courtes résistantes à la septoriose (adaptation au mode de propagation des maladies : aérienne pour la rouille et par splashing pour la septoriose).

Un second atelier (figure 2-2b et 3a) a ensuite été organisé avec les conseillers de CA et FDGEDA pour rendre compte de l'état des connaissances sur les mélanges variétaux, pour évaluer la faisabilité technique des règles d'association proposées par les chercheurs et le cas échéant pour les adapter à leurs contextes de production particuliers. Le travail a tenu compte des spécificités locales. Par exemple le critère 'différence de hauteur' a été écarté pour le Cher, du fait de terrains très caillouteux qui rendent difficile l'ajustement de la hauteur de coupe de la moissonneuse batteuse. Les échanges ont permis de générer de nouvelles règles d'association. Ainsi la capacité d'une association variétale à mieux gérer conjointement stress précoces et stress tardifs pourrait se construire sur la combinaison de variétés à petit grains moins sensibles aux stress tardifs et de variétés à gros grain plus tolérantes aux stress précoces (compensation par un remplissage plus important). A l'issue de cet atelier, un panel de règles d'association pour chaque stress a été établi par département (figure 3) et a servi de base à la discussion avec les agriculteurs évaluateurs des mélanges.

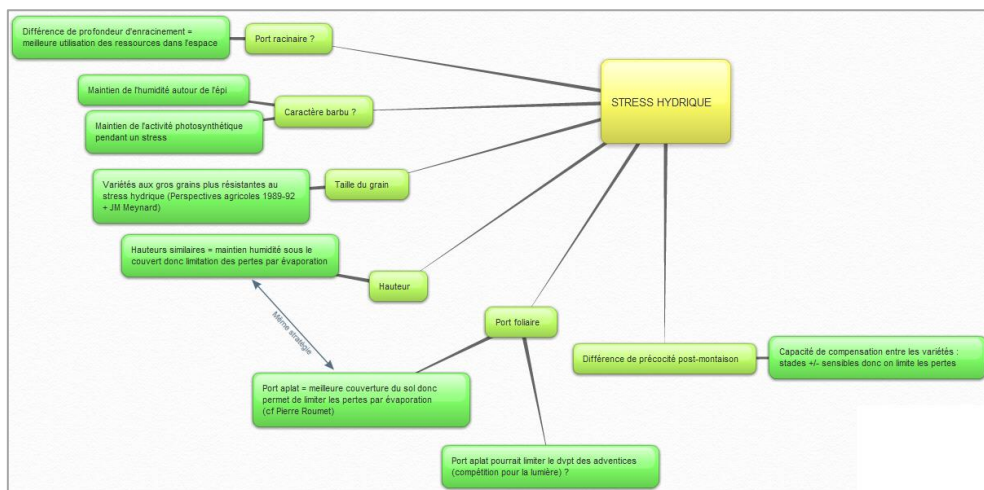


Figure 4 : carte heuristique formalisant les règles pour l'objectif de tolérance au stress hydrique.

Mise en place des essais (figure 2-3b)

Les conseillers ont rencontré les agriculteurs volontaires pour définir avec eux et à partir des règles d'association préalablement définies, le/les mélanges à tester dans leurs parcelles. La majorité des agriculteurs pratiquaient déjà les mélanges et avaient donc leurs propres règles d'association adaptées à leurs enjeux particuliers. Aussi, l'échange avec les conseillers a parfois conduit à modifier des mélanges déjà pratiqués et dans d'autre cas à conserver les mélanges habituellement cultivés (environ 70 % des cas). A l'issue de cette première année, 39 mélanges différents ont été semés dont certains sur plusieurs sites (49 combinaisons mélange x site en tout). Le réseau d'essais implique 24 agriculteurs ayant semé les mélanges ainsi que les variétés pures qui les constituent sur des bandes de tailles compatibles avec le passage d'outils agricoles (généralement 6m x 100m) et 6 essais en microparcelles pilotés par les conseillers des CA et FDGEDA.

LES ENSEIGNEMENTS QUE L'ON TIRE DU TRAVAIL

Une réflexion enrichie par la diversité des acteurs impliqués

Au-delà de l'aspect interdisciplinaire de l'exercice, les échanges entre chercheurs et praticiens nous semblent avoir été particulièrement fructueux. D'un côté, les praticiens ont évalué la faisabilité technique des propositions faites par les chercheurs : la compatibilité de ces propositions avec les pratiques de l'agriculteur (« de trop grosses différences de hauteurs peuvent poser des problèmes à la récolte ») mais aussi la disponibilité des informations permettant de les mettre en œuvre (« Il faudrait connaître la structure racinaire des variétés »). Ce faisant, ils posent aussi des questions aux

chercheurs et identifient des verrous de connaissance (« Quel effet des mélanges sur la cécidomyie et la mosaïque ? »). D'un autre côté, les connaissances et concepts produits par les chercheurs ont interpellé les praticiens. Par exemple, pour éviter des accidents dus à des stress climatiques peu prédictible dans le temps, les chercheurs ont proposé de mettre en mélange des variétés présentant des précocités variées et ainsi limiter le risque que toutes les variétés du mélange subissent ce stress à un stade sensible. Cet étalement des précocités au sein d'un mélange, peu recommandé dans la littérature technique, est apparu totalement pertinente dans le cas du Cher où des stress hydriques très forts, localisés dans le temps et imprédictibles, peuvent impacter lourdement les rendements variétaux. Des essais testant spécifiquement cette stratégie seront semés par la FDGEDA au prochain semis. Au-delà d'évaluer et de mettre en œuvre les propositions de la recherche, les praticiens ont parfois fait évoluer ces propositions à partir des outils dont ils disposent pour évaluer les variétés. Par exemple, partant de la stratégie sous-jacente d'étalement dans le temps des phases sensibles des différentes variétés au sein d'un mélange, les praticiens des chambres d'agriculture ont proposé de ne pas jouer seulement sur la précocité mais aussi sur les composantes de rendements des variétés (mélanges gros grains – petits grains).

Des objectifs variés qui impactent les critères d'évaluation

Nous avons choisi dans un premier temps de fonder notre cahier des charges sur les objectifs généraux affectés à un blé cultivé en mélange ou non dans les zones d'étude (niveau de production élevé, qualité et résistances aux principaux stress affectant le blé). Si ces objectifs sont cohérents avec ceux évoqués par les agriculteurs enquêtés pratiquant les mélanges, ils apparaissent aussi trop réducteurs. Ainsi l'objectif de sécurisation du rendement évoqué par une majorité d'agriculteurs, révèle plus une volonté d'éviter les accidents (rendements très bas) que d'atteindre de hauts niveaux de productions. Juger les mélanges en fonction seulement de leur niveau de production n'apparaît alors pas pertinent. De plus, ces agriculteurs évoquent aussi souvent une volonté de simplification du travail derrière l'adoption de ces mélanges : le semis est simplifié (moins de variétés à isoler et de manutention au moment du semis) et les traitements également (traitements moins nombreux, moins urgents et sur de plus grandes surfaces). Dans ce cas, le fait de semer un mélange est considéré comme avantageux pour l'agriculteur. L'objectif n'est donc plus de démontrer qu'il fait mieux que la moyenne des variétés pures qui le constituent, mais bien qu'il ne fait pas moins bien. Nous retrouvons peu ce type d'analyse dans la littérature où l'objectif est généralement de tester l'intérêt des mélanges et donc leur supériorité par rapport à la moyenne des variétés pures. Une autre motivation

fréquemment évoquée est de pouvoir en mélange valoriser des variétés qu'ils ne pourraient pas cultiver en pure (variété couvrante mais sensible à la verse en monoculture par exemple). Dans ce cas, encore une fois le fait de comparer un mélange à la moyenne des variétés pures qui le constituent ne paraît pas pertinent puisque qu'un agriculteur ne pratiquera pas forcément en mélange les mêmes variétés qu'en pure. Ce constat nous a emmené à collecter, dans des conditions de cultures proches de celles de nos essais, des résultats obtenus avec des variétés pures. Un enjeu fort pour la suite du travail est donc d'établir des critères d'évaluation en rapport avec les attentes des praticiens des mélanges et adaptés à leur contexte particulier.

L'exercice d'idéotypage s'est donc révélé comme un moment particulièrement riche et rare d'échanges transdisciplinaires et multi-acteurs. De nouvelles questions de recherche ont émergé, à explorer par les scientifiques concernés, alors que des règles d'association ont été affinées et peuvent être testées au champ. Les mélanges représentent un intérêt d'autant plus grand qu'ils peuvent évoluer annuellement et ainsi permettre une réactivité que n'assurent pas les variétés pures. La suite des essais nous dira si cet exercice fructueux produit les résultats escomptés : des associations variétales qui égalent ou dépassent les variétés pures (présentes ou non dans les mélanges), ce sur des critères établis avec les praticiens.

REMERCIEMENTS

Nous remercions les représentants des Chambres d'agriculture de l'Eure, l'Indre, le Loiret, le Loir-et-Cher, la Seine-et-Marne et de la Fédération départementale des groupes d'étude et de développement agricole du Cher ainsi que les agriculteurs participants pour leur implication dans les ateliers d'idéotypage. Nous remercions également les chercheurs C. Pope, M.H Jeuffroy, I. Goldringer, P. Saulas, et L. Prost pour leur partage de connaissances, permettant ainsi d'enrichir les échanges et affiner la démarche d'idéotypage. Enfin, nous remercions l'ANR Agrobiosphère qui finance ces travaux s'inscrivant dans le projet Wheatamix.

BIBLIOGRAPHIE

Debaeke P., Gauffreteau A., Durel C.E., Jeuffroy M.H. 2014. Conception d'idéotypes variétaux en réponse aux nouveaux contextes agricoles et environnementaux. *Agronomie Environnement & Sociétés*.

Durel C.E., Gauffreteau A. 2014. Une démarche théorique de conception d'idéotypes. In Debaeke P. & Quilot-Turion (eds). *Conception d'idéotypes de plantes pour une agriculture durable*. Collection Ecole-chercheurs INRA, FormaSciences, FPN, INRA-CIRAD, pp 73-79.

Sarandon S.J. and Sarandon R., 1995, Mixture of Cultivars: Pilot Field Trial of an Ecological Alternative to Improve Production or Quality of Wheat (*Triticum aestivum*), *Journal of Applied Ecology* Vol. 32, pp. 288-294

Jackson L.F and Wennig R.W, 1997, Use of wheat cultivar blends to improve grain yield and quality and reduce disease and lodging, *Field Crops Research*, Volume 52, Issue 3, June 1997, Pages 261–269

Lopez C.G and Mundt C.C, 2000, Using mixing ability analysis from two-way cultivar mixtures to predict the performance of cultivars in complex mixtures, *Field Crops Research* 68 (2000) 121±13

De Vallavieille-Pope C., BelhajFraj M., Mille B. and Meynard J.M, 2004, Les associations de variétés : accroître la biodiversité pour mieux maîtriser les maladies, *Dossier de l'environnement de l'INRA* n° 30, pp 101-1019

OUTILLER LA BIO-DIVERSIFICATION DES SYSTÈMES FOURRAGERS POUR LES ADAPTER AU CHANGEMENT CLIMATIQUE

TOOLS FOR BIO-DIVERSIFICATION OF LIVESTOCK FARMING SYSTEMS TO FOSTER THEIR ADAPTABILITY TO CLIMATE CHANGE

Laurent Hazard, Vladimir Goutiers, Marie-Hélène Charron,
Matthew Deo & Guillaume Martin

laurent.hazard@toulouse.inra.fr

Inra, UMR1248 Agir, Equipe Magellan, 31326 Castanet-Tolosan Cedex

RÉSUMÉ

La biodiversification des systèmes fourragers permettrait d'améliorer la capacité d'adaptation au changement climatique des systèmes d'élevage. Trois outils sont présentés pour gérer la diversité à l'échelle du système, de la parcelle et des plantes (resp. le Rami Fourrager®, Capflor® et la Maison de la Semence®). Ce travail montre que l'opérationnalisation, qui engage des apprentissages chez les éleveurs et les chercheurs, ne va pas de soi. Elle doit être internalisée à la démarche de recherche car elle est un moyen d'exploration du réel.

ABSTRACT

Biodiversification of forage systems is seen by researchers as a way to improve the adaptability to climate change of animal farming systems. Three tools are presented to operationalize this principle for managing diversity at the system, the plot and the plant levels (Rami Fourrager®, Capflor® and Maison de la Semence®, resp.). This work shows that operationalization commits both farmers and researchers in a learning process is not that easy to implement. It has to be part of the research process as it is a mean to investigate the real world.

INTRODUCTION

Le changement climatique met à l'épreuve la capacité d'adaptation des systèmes d'élevage. La diversification des assolements et des rotations, l'utilisation de mélanges de variétés ou d'espèces, le recours à l'agroforesterie... sont vus comme des moyens d'améliorer leur capacité d'adaptation (Altieri, 1999 ; Malezieux *et al.*, 2009). Pour

mettre en œuvre ce principe de «biodiversification», nous avons développé trois outils : un jeu pour raisonner l'assolement en fonction des besoins du troupeau, le Rami Fourrager®, un outil d'aide à la décision pour créer des mélanges de prairies à flore variée, Capflor®, et un dispositif d'action collective pour gérer localement les semences, la Maison de la Semence®. Ces outils permettent de travailler l'adaptation des systèmes fourragers au changement climatique et de renforcer la capacité d'adaptation des éleveurs. Ils sont issus d'une logique de conception orientée par l'acteur, en rupture avec l'innovation envisagée comme le transfert vers et l'adoption par le monde économique d'une invention scientifique.

PRÉSENTATION DES OUTILS DE BIODIVERSIFICATION

Issus d'un travail de recherche participative avec des éleveurs en quête de solutions suite aux aléas climatiques des 15 dernières années, ces outils reposent sur la valorisation de la diversité. Qu'elle soit interparcellaire, intraparcellaire inter et/ou intraspécifique, elle permet d'augmenter la flexibilité de gestion et la résilience des ressources fourragères face à des événements imprévisibles (Martin *et al.*, 2009, Gastal *et al.*, 2012, Litrico *et al.*, 2015, Prieto *et al.*, 2015).

Agencer une diversité de ressources fourragères : le Rami Fourrager®

Le Rami Fourrager® est un jeu plateau qui place les agriculteurs en situation de concevoir et gérer un système fourrager (Martin *et al.*, 2011). Les agriculteurs sélectionnent et combinent des baguettes et des cartes représentant au fil d'une année la production de cultures et de prairies et les besoins alimentaires d'animaux selon leur production et leur reproduction. Une évaluation des options explorées est réalisée instantanément grâce à un tableur informant entre autres choses sur la couverture des besoins alimentaires des animaux ou le coût alimentaire du système conçu. Les références de production fourragère inscrites sur les baguettes correspondent à une année climatique. Ainsi, en utilisant des projections climatiques, les éleveurs peuvent explorer le comportement de leur système et de le modifier pour l'adapter à la contrainte climatique.

Créer des mélanges d'espèces : Capflor®

Capflor est un outil d'aide à la décision (OAD) conçu pour produire des mélanges de semences de prairies semées complexes. Il répond aux besoins des agriculteurs souhaitant développer des prairies semées pérennes et productives à faibles intrants et résilientes au changement climatique. L'étude des interactions entre la composition des prairies naturelles, leur milieu et de leur gestion, nous a permis d'identifier les règles

d'assemblage d'espèces pour composer des communautés prairiales adaptées aux besoins de l'agriculteur. Capflor® est basé sur le modèle conceptuel de Keddy (1989) : filtrer un pool d'espèces consommables par des animaux en fonction de leur capacité à croître dans des conditions pédologiques, climatiques, et agricoles spécifiques. Cette sélection est suivie d'un tri et d'un arrangement des espèces les plus à même à coexister dans l'espace ou dans le temps (figure 1). Cette approche fonctionnelle permet de prendre en compte non seulement la productivité et la qualité, mais aussi la persistance et le changement au fil du temps de la composition des prairies. Une fois le modèle stabilisé, l'OAD a été développé de manière participative avec des collectifs d'éleveurs. Ce choix visait à créer un OAD utilisable et utilisé : trop d'OAD conçus dans les laboratoires restent inutilisés faute d'être adaptés à leurs utilisateurs cibles (McCown, 2002).

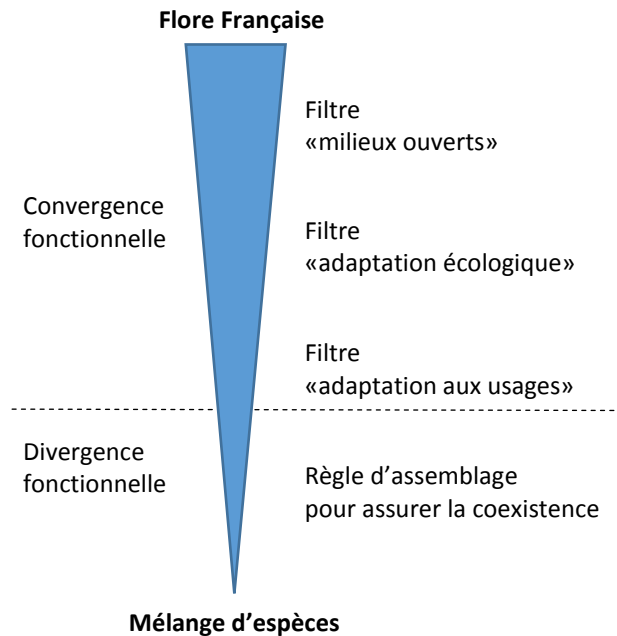


Figure 1 : schéma conceptuel de Capflor®

Gérer collectivement les ressources génétiques locales : La Maison de la Semence®

Le marché local des semences est très peu diversifié. Il est souvent impossible pour les éleveurs d'acquérir les semences des espèces ou variétés plus tolérantes à la sécheresse ou nécessaires à la constitution de prairies à flore variée. Lorsqu'ils ont imaginé un dispositif de gestion locale de ces semences, nous les avons accompagnés. Ils ont créé une Maison

de la Semence® des espèces fourragères pour produire localement des semences (Ouvrage collectif, 2015). Il nous est alors apparu qu'il était possible de coupler ce travail à un travail de sélection en s'inspirant des principes d'une sélection végétale évolutive (Suneson, 1956). Le collectif a donc conçu et mis en œuvre un schéma de sélection très différent de ceux communément utilisés pour créer des variétés distinctes, homogènes et stables (DHS). Développée sur le sainfoin, le but de cette méthode était de créer une population bien adaptée aux besoins des agriculteurs locaux gardant une forte diversité génétique élevée pour une meilleure adaptabilité (figure 2). Ce programme de sélection est i) évolutif car les plantes retenues sont celles qui persistent en situation de production, ii) participatif car la sélection est réalisée par les agriculteurs et son produit partagé, et iii) récurrente car toutes les plantes sélectionnées sont recroisées à chaque cycle de sélection.

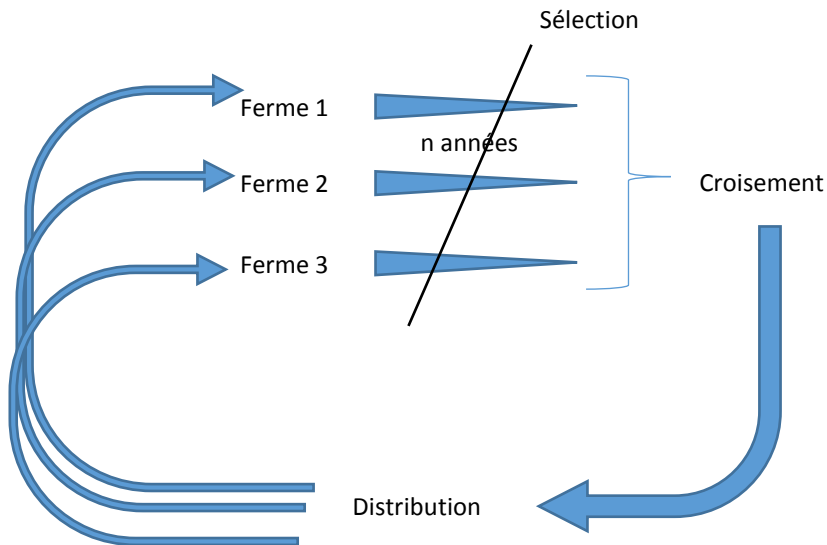


Figure 2 : Schéma de sélection du Sainfoin

DISCUSSION

Nous avons conçu des dispositifs et des outils qui permettent aux éleveurs de valoriser la diversité biologique dans leur mode de production pour s'adapter au changement climatique. Ce travail montre l'intérêt des approches participatives pour implémenter un principe comme celui de «biodiversification» issu de la science. Si les approches participatives assurent une meilleure adoption des outils par un travail sur leur ergonomie, ils permettent surtout de concevoir des outils qui hybrident connaissances scientifiques et connaissances gestionnaires pour aider à la production de solutions localement adaptées.

Ces outils intègrent une vision holiste des systèmes visant à transformer et renforcer durablement la capacité d'adaptation des éleveurs.

Travailler avec les gestionnaires des systèmes à transformer (ici les éleveurs) permet de créer une représentation partagée du système entre scientifiques et gestionnaires, à commencer par l'identification de ces composantes. En effet, les objets de connaissances des chercheurs sont souvent différents des objets de gestion des agriculteurs. Par exemple, les éleveurs gèrent des semences et non des génotypes, l'aspect central d'un schéma de sélection participative devient la circulation de la semence. Le travail réalisé sur la qualité des semences montre que là où les scientifiques voient la qualité sanitaire et le pouvoir germinatif d'une graine, entité biologique, les éleveurs voient la qualité de l'information associée à cette graine. Dans cette interaction, la semence se redéfinit comme une graine associée à des connaissances sur son usage.

Les éleveurs tissent des liens entre différents éléments du système dans lesquels ils se trouvent : les ressources végétales, leurs animaux, leurs objectifs de production, la gestion collective de leurs ressources (collectif de sélection de leur race, gestion collective des parcours...). Les outils de biodiversification sont conçus pour prendre en compte ces interrelations par nature très contextuelles. Par exemple, le sainfoin est apparu comme une plante très intéressante à réintroduire dans les cultures du Sud-Aveyron car bien qu'ayant une production modeste elle résiste à la sécheresse, elle limite les risques de météorisation des animaux pâturant des mélanges à base de luzerne, elle contribue à limiter la charge parasitaire des animaux grâce à son activité antihelminthique, elle permet d'engager un travail de sélection délaissé par les privés, etc.

Ces outils permettent également une redéfinition en local de la performance car ils écartent toute logique d'optimisation pensée indépendamment de la situation. Dans le cas de Capflor®, cela passe par la volonté des éleveurs d'intégrer d'autres modes de qualification des plantes que la seule productivité des plantes : production de sucres, pollinisation, richesse en composés secondaires, etc. Dans le cas du Rami, les éleveurs ont fait évoluer le module d'évaluation des systèmes fourragers en demandant par exemple de faire apparaître le coût de l'alimentation.

Notre travail illustre que les outils, ainsi que le principe même de biodiversification, ne sont adoptés que s'ils font sens aux yeux des éleveurs et qu'ils peuvent s'inscrire dans leur projet. La requête des éleveurs sur le module économique du Rami s'inscrivait dans leur quête de la double performance, agroécologique et économique. Nos outils demeurent hautement configurables pour servir le projet des éleveurs. Le Rami, en ne modélisant pas la décision de l'éleveur, permet aux éleveurs d'explicitier leur stratégie et

de la tester. Le développement participatif de Capflor® a permis de créer une interface pour capitaliser ce qui marche localement, notamment les doses de semis. Par suite, des animateurs locaux ont la possibilité de paramétrer l'OAD pour intégrer ces retours d'expériences et diverses autres connaissances contextuelles.

Dans notre démarche, l'identité et le mode d'utilisation de l'objet de la conception ne sont stabilisés que tardivement. Cette stratégie a pour but de créer un outil utile et utilisé mais également un outil favorisant les apprentissages et l'autonomisation des agriculteurs. En effet, la capacité d'adaptation au changement climatique ne repose pas simplement sur les caractéristiques des objets biologiques et leur agencement mais aussi sur les capacités des gestionnaires à innover. Le Rami fourrager® favorise les apprentissages dans l'exploration des possibles. Bien que ce soit un jeu, certains collectifs l'adoptent pour travailler la transition agroécologique de leurs systèmes. Capflor® est également utilisé comme un outil d'animation collective par des groupes d'éleveurs bios, induisant diverses actions comme par exemple l'achat groupé de semences. Ces deux outils permettent aussi à des conseillers agricoles de se forger une expertise en capitalisant sur ce que ces outils révèlent comme connaissances et débats dans des animations collectives. Enfin, les Maisons de la Semence® favorisent les échanges des connaissances dans les réseaux que créent les échanges de semences. Inévitablement la façon d'utiliser les semences est questionnée, ce qui peut amener à une refonte assez profonde des pratiques agricoles.

CONCLUSION

Notre travail sur la biodiversification des systèmes fourragers participe à définir une autre logique que celle qui prévaut dans les stratégies d'adaptation et de mitigation au changement climatique. D'une part, elle rompt avec le «tout cognitif» selon lequel la seule démarche scientifique consisterait à produire les connaissances valides et nécessaires à l'action : agir est un mode d'investigation du réel pour produire des connaissances. Dans notre travail sur la biodiversification, nos outils sont utilisés en situation d'action et contribuent à réduire l'incomplétude des connaissances : sur les logiques d'action des éleveurs, sur les dynamiques végétales dans les prairies à flore variées, sur le comportement d'une population végétale hétérogène...

Cette logique de recherche-action engage également un autre modèle d'innovation que celui du transfert de technologie. Le transfert de technologie conçoit l'innovation comme le transfert et l'adoption par les acteurs économiques des connaissances produites par les scientifiques. Ce modèle fonctionne lorsque l'objectif est de maîtriser la Nature comme ce fut le cas lors de la Modernisation Agricole : implémenter des solutions génériques

devient possible grâce à l'artificialisation et la standardisation des milieux de production (fertilisation minérale, irrigation, mécanisation, homogénéisation des ressources biologiques...). Passer de cette logique de maîtrise à celle actuellement souhaitée d'un pilotage de la Nature remet en cause ce modèle puisque les agriculteurs en devenant les pilotes doivent prendre place dans le processus d'innovation. Le transfert de technologie est d'autant moins bien adapté que le monde change rapidement et que les agriculteurs doivent s'adapter à des situations inconnues malgré le déficit de connaissances (Bredillet, 2008). Notre expérience montre que l'opérationnalisation d'un principe d'agroécologie comme «biodiversifier» est un processus qu'il convient d'intégrer à la démarche d'une recherche qui se veut «appliquée». L'enjeu est ici pour les chercheurs de produire avec les gestionnaires des systèmes à transformer une intelligibilité de la situation dans lesquels ils sont pris. Cette compréhension «en situation» vise à intégrer i) leur complexité, trop grande pour être totalement objectivée et modélisée, ii) leur contexte et ses évolutions, iii) les incertitudes auxquelles ils sont soumis renforcées ici par leur transformation qui produit inmanquablement des effets inattendus. C'est alors dans une série d'itérations entre immersion sur le terrain et conceptualisation en laboratoire que le chercheur produit les connaissances scientifiques et les outils génériques utiles à la transformation des systèmes étudiés, favorisant l'apprentissage, l'action collective et l'autonomisation des agriculteurs.

BIBLIOGRAPHIE

- Altieri, M. A. (1999). The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 74(1), 19-31.
- Bredillet, C. N. (2008). Learning and acting in project situations through a meta-method (MAP) a case study: Contextual and situational approach for project management governance in management education. *International Journal of Project Management*, 26(3), 238-250.
- McCown, R. L. (2002). Changing systems for supporting farmers' decisions: problems, paradigms, and prospects. *Agricultural Systems*, 74(1), 179-220.
- Gastal, F., Julier, B., Surault, F., Litrico, I., Durand, J. L., Dénoue, D., Ghesquière, M., Sampoux, J. P. (2012). Intérêt des prairies cultivées multi-espèces dans le contexte des systèmes de polyculture-élevage. *Innovations Agronomiques*, 22, 169-183.
- Keddy, P.A. 1989. *Competition*. (Population and Community Biology Series). Chapman & Hall, 202 p.
- Litrico I., Goldringer I., Enjalbert J., 2015 Plus-value de la diversité génétique intra-parcelle pour la stabilité de la production et autres services écosystémiques. *Innovations Agronomiques* 43, 7-18
- Malézieux, E., Crozat, Y., Dupraz, C., Laurans, M., Makowski, D., Ozier-Lafontaine, H., ... & Valantin-Morison, M. (2009). Mixing plant species in cropping systems: concepts, tools and models. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 29(1), 43-62.
- Martin, G., Hossard, L., Theau, J. P., Therond, O., Josien, E., Cruz, P., ... & Duru, M. (2009). Characterizing potential flexibility in grassland use. Application to the French Aubrac area. *Agronomy for sustainable development*, 29(2), 381-389.
- Martin, G., Felten, B., & Duru, M. (2011). Forage rummy: A game to support the participatory design of adapted livestock systems. *Environmental Modelling & Software*, 26(12), 1442-1453.
- Ouvrage Collectif (2015) *Gérer collectivement la biodiversité cultivée*. Editions Educagri.
- Prieto I, Violle C, Barre P, Durand JL, Ghesquiere M, Litrico I. (2015) Complementary effects of species and genetic diversity on productivity and stability of sown grasslands. *Nature Plants*, DOI: 10.1038/NPLANTS.2015.3.3
- Suneson, C. A. (1956). An evolutionary plant breeding method. *Agronomy Journal*, 48(4), 188-191.

Index des auteurs

Ahmed Lina Qadir	42, 48	Goutiers Vladimir	215
Andrieu Bruno	137	Hainaut Pierre	80
Bariac Thierry	62	Hazard Laurent	31, 215
Barillot Romain	137	Hernandez Pauline	93
Barkaoui Karim	84	Huard Frédéric	31
Barradas A.	113	Huyghe Christian	13
Barre Philippe	56, 100, 149	Jégo Guillaume	158
Béguier Vincent	107	Julier Bernadette	56, 113
Bélanger Gilles	158	Kallida Rajae	56
Bertrand Annick	158	Lambert Richard	80
Birouste Marine	84	Lecarpentier Christophe	137
Boller Beat	167	Litrico Isabelle	31, 100, 107, 149
Borg Julie	206	Louarn Gaëtan	48, 113, 124, 132, 149
Bourgouin Thierry	62	Martin Guillaume	215
Bristiel Pauline	84	Meisser Marco	167
Charbonneau Edith	158	Migault Vincent	124, 132
Charron Marie-Hélène	215	Morvan-Bertrand Annette	72
Combes Didier	124, 132, 149	Mosimann Eric	167
Crespo D.	113	Novak Sandra	176
Decamps Christian	80	Peeters Alain	13
Deléglise Claire	167	Pelletier Pascale	189
Déo Matthew	215	Picon-Cochard Catherine	31, 72, 93
Déqué Michel	24	Prieto Iván	100
De Vlieghe Alex	13	Prud'homme Marie-Pascale	31, 72
Durand Jean-Louis	3, 31, 42, 48, 62, 100	Remacle Thibaut	80
Emile Jean-Claude	176	Roumet Catherine	84
Enjalbert Jérôme	31, 137, 206	Sadok Walid	80
Escobar-Gutiérrez A.J.	42, 48, 124, 132, 149	Sampoux Jean-Paul	180
Fakiri Malika	56	Sanchez Leopoldo	149
Faverjon Lucas	132	Shaimi Naima	56
Fernandez Laura	113	Soussana Jean-François	8
Frick Rainer	167	Violle Cyrille	100
Gastal François	113	Voltaire Florence	31, 56, 62, 72, 84
Gauffreteau Arnaud	206	Zaka Serge	48
Ghesquière Marc	62, 100	Zhoury Latifa	56
Godinho B.	113	Zwicke Marine	72
Goldringer Isabelle	137		



PARIS2015
CONFÉRENCE INTERNATIONALE
COP21-CMP11



INRA
SCIENCE & IMPACT