



HAL
open science

Evolution des flux d'eau dans des plantes herbacées prairiales lors de sécheresses

Pierrick Arnault

► **To cite this version:**

Pierrick Arnault. Evolution des flux d'eau dans des plantes herbacées prairiales lors de sécheresses. Sciences de l'environnement. 2021. hal-04067693

HAL Id: hal-04067693

<https://hal.inrae.fr/hal-04067693>

Submitted on 13 Apr 2023

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.

2020-2021

MASTER AETPF

Agrosciences, Environnement, Territoire, Paysage, Forêt

Parcours

Interactions Plante-Environnement

Evolution des flux d'eau dans des plantes herbacées prairiales
lors de sécheresses

Pierrick ARNAULT

Mémoire de stage, soutenu à Nancy le 31/08/2021

Catherine PICON-COCHARD, Directrice de Recherche, INRAE Clermont-Ferrand

Yves Jolivet, Enseignant Chercheur à l'Université de Lorraine

Unité Mixte de Recherche sur l'Ecosystème Prairial, 5 Chemin de Beaulieu, 63000
Clermont-Ferrand

REMERCIEMENTS :

Tout d'abord je voudrais remercier énormément Mme Catherine Picon-Cochard de m'avoir pris en stage de fin d'étude dans son laboratoire. Grâce à son enseignement, j'ai pu acquérir beaucoup de connaissances et de compétences dans son domaine et dans la recherche en générale. Je voudrais aussi lui exprimer m'a reconnaissance pour le temps qu'elle m'a consacré durant l'ensemble de mon stage et pour son aide pour la rédaction de mon mémoire et pour la préparation de ma candidature en doctorat.

Je voudrais aussi remercier Thibaud Chauvin pour son aide surtout pour la partie spectroscopie proche infrarouge de mon stage et pour la formation en statistiques réalisé avec Célia Pouget. Je remercie Magali Nuix, Juliette Bloor, David Colosse, Jean Baptiste Paroissien et Robert Falsimagne pour toute l'aide qu'ils m'ont apporté pendant la durée de mon stage. Je voudrais aussi dire merci à Pierre Poussard, Francesca Piseddu, Donald Luna et Célia Pouget pour les bons moments passés ensemble. Merci à Mr Jolivet pour son suivi pendant toute la durée de mon stage. Merci aux autres stagiaires Siriane, Maël, Lou, Lucie, Barnabé, Etienne, Solène et Benjamin pour les excellents moments passés tous ensemble.

Je remercie Tomas, Laurie, Anjara, Karine, Léonie, Océane, Camille et Fanny pour leurs aides inestimables et leurs immenses soutiens.

Merci à toute ma famille pour leur soutien qui est resté indéfectible pendant toute ma scolarité. Je voudrais remercier surtout mes deux parents qui m'ont toujours poussé à faire du mieux que je peux, je ne serais pas aller aussi loin sans eux.

SOMMAIRE :

Introduction

Matériel et méthode

Matériel végétal

- Conditions expérimentales
- Mesures écophysiological
- Spectroscopie infrarouge
- Analyses statistiques

Résultats

- Conditions environnementales de la chambre de culture
- Variations intra journalières
- Variations en fonction des périodes
- Relation entre les potentiels hydriques : fin de nuit et milieu de journée
- Réponse au niveau de la plante entière : transpiration et conductance hydraulique
- Densité stomatique et surface spécifique foliaire
- Calibration de la spectroscopie proche infrarouge

Discussion

Conclusion

Bibliographie

Résumés

LISTE DES FIGURES :

Figure 1 : Evolution de la température mondiale à la surface de la Terre depuis les années 1850

Figure 2 : Différentes stratégies de réponse au déficit hydrique chez les espèces végétales

Figure 3 : Variation du potentiel hydrique foliaire (ψ) et de la transpiration (E) au cours de la journée et lors d'un dessèchement du sol

Figure 4 : Suivi des conditions expérimentales journalières de la chambre de culture; humidité de l'air (points bleu, %) et température de l'air (points orange, °C); concentration en dioxyde de carbone (points gris, $\mu\text{mol mol}^{-1}$) et rayonnement photosynthétiquement actif (points rouge, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

Figure 5 : Variations intra-journalières de la conductance stomatique ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), du potentiel hydrique foliaire (MPa) et de l'humidité du sol ($\text{mm}^3 \text{mm}^{-3}$), pour les trois périodes expérimentales et les cinq espèces.

Figure 6 : Variations inter-journalières de la conductance stomatique en $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ et du potentiel hydrique foliaire (MPa) chez le dactyle, le plantain, le rumex, le trèfle blanc et le trèfle violet

Figure 7 : Variations inter journalières de l'humidité du sol ($\text{mm}^3 \text{mm}^{-3}$) pour chaque espèce

Figure 8 : Relation entre le potentiel hydrique foliaire mesuré en milieu de journée (le plus négatif, Midday) (MPa) et le potentiel hydrique foliaire mesuré en fin de nuit (Predawn) chez l'ensemble des espèces étudiées

Figure 9 : Suivi sur les trois périodes expérimentales chez l'ensemble des espèces végétales (sauf le rumex) de la transpiration (g d'eau h^{-1}), et de la conductance hydraulique ($\text{g d'eau h}^{-1} \text{MPa}^{-1}$)

Figure 10 : Spectres proche infrarouges obtenus lors de la calibration effectuée sur la forte densité racinaire pour le dactyle, de 1100 à 2500 nm

Figure 11 : Relation entre les valeurs prédites et les valeurs mesurées de teneur en eau des racines de dactyle pour la forte densité racinaire

LISTE DES TABLEAUX :

Tableau 1 : Espèces, nombre de rhizotrons, périodes pour les mesures de potentiel hydrique des feuilles, de conductance stomatique, d'humidité du sol et de spectroscopie proche infra-rouge.

Tableau 2 : Résultats de l'ANOVA explorant les variations intra journalières (heures), inter spécifiques et l'interaction espèces x heures pour les traits : conductance stomatique, potentiel hydrique foliaire et humidité du sol

Tableau 3 : Résultats de l'ANOVA explorant les variations inter spécifiques, entre périodes et les interactions espèces x périodes pour les traits : conductance stomatique, potentiel hydrique foliaire mesuré en milieu de journée et en fin de nuit (Predawn)

Tableau 4 : Valeurs des différentes variables inter journalière pour les trois périodes

Tableau 5 : Variables décrivant les stratégies de réponse des plantes à la sécheresse obtenues grâce à la relation entre les potentiels hydriques foliaires Predawn et Midday pour les différentes espèces végétales

Tableau 6 : Résultats de l'ANOVA réalisée sur les valeurs de transpiration et de conductance hydraulique

Tableau 7 : Densités stomatiques et surfaces spécifiques foliaires (SLA)

Tableau 8 : Résultats de validation des modèles de prédiction NIRS pour chaque espèce et densité racinaire (A : forte et B : faible), avec le coefficient de régression (R^2) et la P valeur.

INTRODUCTION :

Depuis la période préindustrielle, la température de l'air à la surface des terres a augmenté presque deux fois plus que la température moyenne mondiale avec un réchauffement moyen de 1,5°C (**Figure 1**). Le réchauffement récent a augmenté la demande en humidité de l'atmosphère et a probablement altéré les modèles de circulation atmosphérique, contribuant tous deux à une augmentation de l'aridité depuis les années 1970's dans plusieurs régions du monde. A l'échelle mondiale, le changement climatique, notamment l'augmentation de la fréquence et de l'intensité des phénomènes extrêmes, a eu un impact négatif sur la sécurité alimentaire et sur les écosystèmes terrestres et a contribué à la désertification et à la dégradation des terres dans de nombreuses régions (**IPCC 2019**). Tous les écosystèmes terrestres et les services rendus aux activités humaines dont les ressources alimentaires issues des productions agricoles se trouvent ainsi en danger. L'exemple de la canicule de l'été 2003 en Europe de l'ouest est un exemple marquant (**Ciais et al, 2005**).

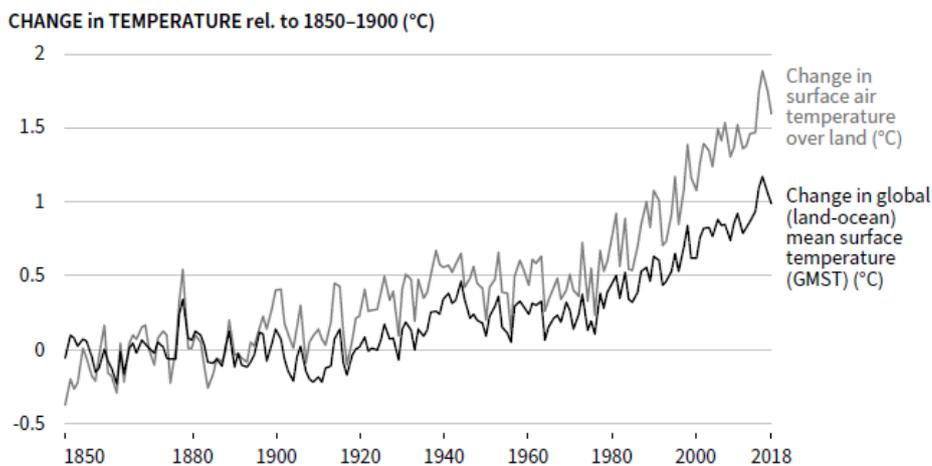


Figure 1 : Evolution de la température mondiale à la surface de la Terre depuis les années 1850.

Dans le cas des prairies, qui couvrent plus de 20% des surfaces terrestres et jusque 70% de la surface agricole utile du Massif Central (1^{ère} prairie d'Europe), la production de fourrage est un élément essentiel des systèmes d'élevage herbagers (**Huygues, 2014**). De plus, les autres services rendus (atténuation du changement climatique, qualité de l'air et de l'eau, pollinisation, esthétique paysage) ainsi que la diversité biologique sont en grand danger avec le changement climatique (**IPCC, 2019**). Mieux connaître les stratégies adaptatives des espèces présentes dans les communautés prairiales en réponse à des stress de plus en plus sévères est un prérequis pour proposer des solutions d'atténuation aux éleveurs, comme des mélanges d'espèces plus résistantes et résilientes (**Voltaire et al, 2014**).

L'eau joue donc un rôle essentiel chez les plantes, ce qui leur permet d'assurer les fonctions physiologiques indispensables à leur développement. Le parcours de l'eau des racines aux feuilles se produit grâce au flux transpiratoire assuré au niveau des feuilles, car l'eau circule des potentiels hydriques les plus hauts (moins négatifs, dans le sol) au plus bas (valeurs plus négatives, au niveau de l'air) (**Jones, 2014**). Hors stress hydrique, la transpiration est compensée par la réhydratation des feuilles via le flux de sève brute qui transite par les vaisseaux du xylème. Ce flux dépend de l'ensemble des résistances impliquées, pour cela la conductance hydraulique (inverse de la résistance) définit la régulation des transferts d'eau des racines jusque dans les feuilles. Elle est souvent peu intégrée dans les études, au contraire des stomates, qui jouent un

rôle essentiel dans la régulation des flux gazeux de la plante via le contrôle de la pression du xylème et du statut hydrique des tissus (Jones, 2014). Les déterminants de l'ouverture stomatique sont multiples : teneur en eau du sol et des tissus, rayonnement, humidité de l'air, concentration en CO₂. Si la déshydratation des feuilles induite par la transpiration n'est pas compensée par l'absorption d'eau par les racines dans le sol, la plante va subir un stress. Conductance hydraulique et conductance stomatique sont donc deux traits majeurs des plantes impliquées dans les flux d'eau et qui sont régulées lors de stress hydrique.

La réduction des précipitations a des effets variés sur les plantes car leurs réponses dépendent de la durée et de l'intensité de la période sans eau. Afin de survivre et de se reproduire, les plantes s'adaptent aux événements de sécheresse par différents mécanismes, mis en place notamment au niveau des feuilles. En début de stress hydrique, la croissance est le premier processus biologique qui s'arrête (Hsiao, 1973), puis s'enchainent, en cascade, des modifications des processus physiologiques des feuilles aux racines lorsque la durée et l'intensité de la déshydratation augmentent (Figure 2, Volaire 2018). Lors de stress hydriques peu prononcés, les plantes diminuent les échanges gazeux foliaires en faisant varier le pourcentage de stomates ouverts et/ou la pression de turgescence des cellules en accumulant certains composés chimiques comme la proline et des sucres dans les vacuoles (Aparicio-Tejo et al., 1980; Bell et al., 2007; Blum, 2009; Staniak et al., 2019).

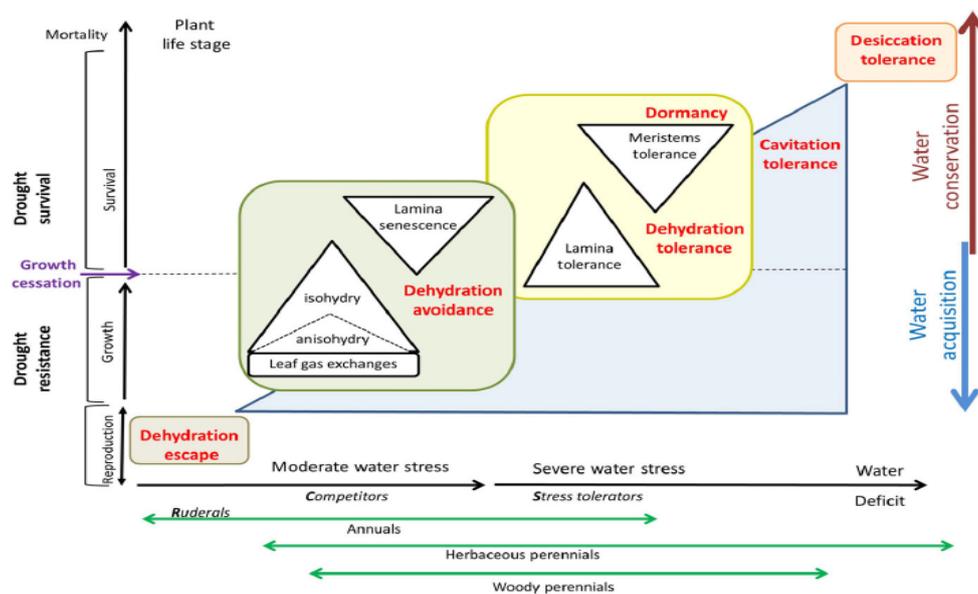


Figure 2 : Différentes stratégies de réponse au déficit hydrique chez les espèces végétales

La littérature décrit un certain nombre de stratégies de réponse des plantes au stress hydrique. Ludlow (1989) a proposé trois types de stratégies : l'échappement du stress, l'évitement et la tolérance. La stratégie d'échappement concerne des plantes de milieux très secs et qui raccourcissent leur cycle de vie pour se reproduire avant la sécheresse. Les plantes ayant une stratégie d'évitement ont des tissus très sensibles à la déshydratation et doivent donc éviter la sécheresse pour maintenir l'état hydrique des organes. La fermeture des stomates se produit précocement lors du stress et les plantes maximisent le prélèvement d'eau tout en minimisant la perte en eau. Les plantes tolérantes au stress ont des tissus capables de tolérer la déshydratation et maintenir leurs fonctions physiologiques à des potentiels hydriques plus négatifs. Les stomates restent ouverts plus longtemps. Plus récemment, Hochberg et al.

(2018) ont revisité les stratégies iso et anisohydrique basées sur la régulation du potentiel hydrique des feuilles en réponse au stress hydrique au cours de la journée (**Figure 3**). Les espèces isohydriques sont capables de maintenir leur potentiel hydrique en milieu de journée relativement stable grâce à une fermeture des stomates. A l'opposé les espèces anisohydriques sont capables de supporter des valeurs de potentiel hydrique plus négatives qui s'expliqueraient par une faible régulation des pertes en eau au niveau des feuilles. Cette stricte dichotomie est remise en question, en considérant que les espèces sont capables, selon les conditions environnementales ou le stade de développement, de développer les deux types de stratégies (**Martinez-Vilalta et Garcia-Former, 2017; Hochberg et al., 2018; Volaire 2018**).

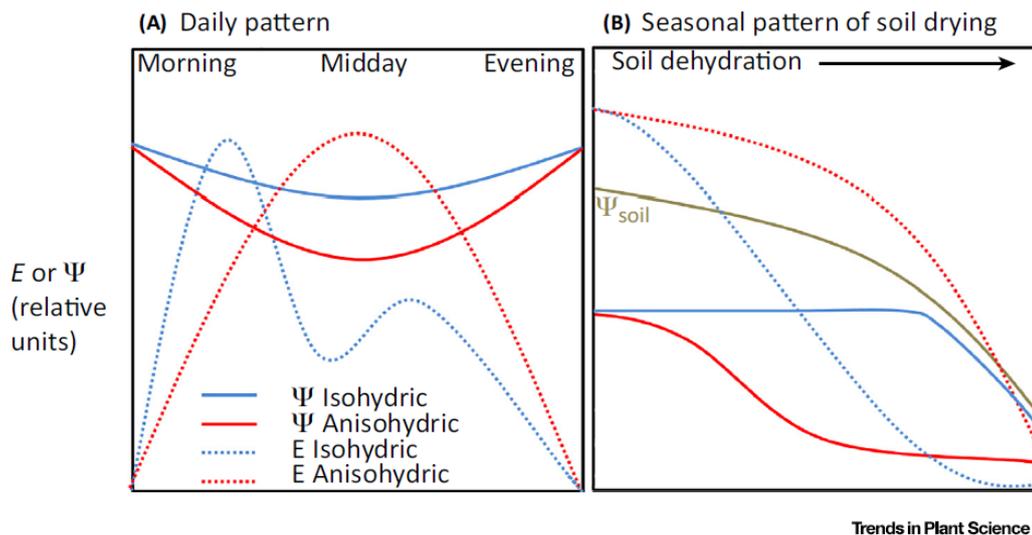


Figure 3 : Variation du potentiel hydrique foliaire (ψ) et de la transpiration (E) au cours de la journée (A) et au lors d'un dessèchement du sol (B).

En cas de stress hydrique plus intense, la tension de la sève augmente beaucoup pouvant aller jusqu'à la formation de bulles d'air qui arrête le flux de sève ascendant (**Holloway-Phillips and Brodrigg, 2011; Manzoni et al., 2013**). C'est le phénomène de cavitation et les bulles d'air bouchent les vaisseaux induisant l'embolie du xylème et une perte de la conductance hydraulique (**Martínez-Vilalta et al., 2014**). L'embolie provoque la dessiccation des tissus pouvant conduire à la mort de la plante. Il a été montré que l'embolie des vaisseaux pouvait se produire uniquement après la fermeture complète des stomates (**Creek et al., 2020**). Ce seuil de stress atteint, conduisant à la fermeture des stomates, est donc un trait important à caractériser dans la réponse adaptative des plantes à la sécheresse. De plus, les suivis conjoints des variations circadiennes de la conductance stomatique, de la conductance hydraulique et du potentiel hydrique en conditions de stress hydrique permettraient de mieux comprendre comment les espèces régulent leurs pertes en eau et résistent lors de la déshydratation des feuilles afin de limiter l'embolie des vaisseaux pouvant conduire à leur mortalité.

Les feuilles des plantes ont été beaucoup étudiées ce qui est moins le cas du compartiment racinaire alors qu'il joue un rôle clé dans les stratégies adaptatives de réponse à la sécheresse des plantes, puisque les racines assurent le prélèvement de l'eau permettant de maintenir les tissus et les cellules hydratés. **Lobet et al (2017)** expliquent que la morphologie du système racinaire joue un rôle déterminant dans la disponibilité en eau, le placement des racines dans le sol guide l'exploration du sol et fixe une limite à la quantité d'eau accessible à

la plante. **Huck et al (1970)** ont montré que le diamètre racinaire diminue lorsque la plante est soumise à un stress hydrique, ce qui serait lié à une perte de fonctionnalité du cortex. **Comas et al (2013)** ont identifié un certain nombre de traits racinaires qui sont clés dans la réponse au stress hydrique comme un diamètre racinaire plus petit, la longueur, la densité racinaire et la profondeur du système racinaire plus importantes. Les réponses du système racinaire au déficit hydrique sont interspécifiques et dépendant du génotype de la plante (**Comas et al., 2013 ; Zwicke et al., 2015**).

Certaines espèces résistantes à un déficit hydrique ont développé un système racinaire plus profond, c'est le cas de *Medicago sativa* et *Dactylis glomerata*. La croissance racinaire peut être aussi maintenue sous stress hydrique modéré afin de capter de l'eau plus en profondeur et ainsi éviter la déshydratation des racines, mais sous sécheresse sévère la croissance racinaire est fortement limitée voir arrêtée à cause de l'état de déshydratation du sol (**Bell et al., 2007; Lobet et al., 2017**). Les propriétés du sol et son état hydrique jouent un rôle essentiel dans le transport de l'eau des racines jusqu'aux parties aériennes des plantes. En effet, lors d'une forte sécheresse, le sol entourant les racines se décolle de celles-ci induisant une rupture du continuum sol-racines-atmosphère (**Nobel et al., 1992 ; York et al., 2016**).

Le système racinaire est un compartiment difficile à étudier dû à son manque d'accessibilité. La plupart des méthodes permettant d'étudier celui-ci sont destructives et il est nécessaire de trouver des méthodes d'analyses indirectes non destructives afin de mieux comprendre son fonctionnement plus particulièrement en condition de stress hydrique.

Hunt et al. (1989) ont mesuré de façon indirecte les teneurs en eau relatives (RWC) de feuilles chez différentes espèces végétales à l'aide de la spectroscopie proche infrarouge. Lorsque la teneur en eau des tissus végétaux diminue, la réflectance des spectres augmente (**Hunt et al. ,1989; Baret et Fourty,1997**). **Baret et Fourty (1997)** ont montré que les teneurs en eau relatives et les matières sèches peuvent être estimées à partir d'un modèle statistique lorsque les réflectance et transmittance des spectres sont utilisées simultanément. Les pics de l'eau sont compris entre 1100 et 2500 nm.

Durant cette étude, plusieurs méthodes permettant de caractériser les flux d'eau dans la plante ont été utilisées. Des suivis du potentiel hydrique foliaire et de l'humidité du sol ont été réalisés en continu. Des mesures de conductance stomatique et des spectres proche infrarouges ont été prises plusieurs fois par jour. Les surfaces spécifiques foliaires (SLA) et les densités stomatiques de chaque espèce ont été mesurées. Les conditions environnementales de la chambre de culture comme la température et l'humidité de l'air, le rayonnement photosynthétiquement actif et la concentration en CO₂ ont été mesurées en continu.

Le premier objectif de mon stage est de caractériser les variations intra et inter journalières de différents traits écophysologiques liés aux flux d'eau chez différentes espèces herbacées prairiales soumises à un stress hydrique puis lors de leur réhydratation. Le second objectif est de caractériser les stratégies de réponse des espèces étudiées à un déficit hydrique et le dernier objectif est de tester et de mettre en place une méthode de quantification des teneurs en eau des racines grâce à la spectroscopie proche infrarouge.

Ces objectifs vont me permettre de répondre à la question suivante, comment les espèces herbacées prairiales étudiées réagissent à un déficit hydrique et comment celles-ci récupèrent-elles après ce stress.

MATERIELS ET METHODES :

- Matériel végétal :

Les espèces prairiales étudiées durant l'ensemble des expérimentations sont *Trifolium repens* (trèfle blanc variété Ladino, origine Civam), *Trifolium pratense* (trèfle violet var Dajana, origine Civam), *Rumex acetosa* (Rumex, origine Semences du Puy), *Plantago lanceolata* (Plantain variété Ceres, origine Civam) et *Dactylis glomerata* (variété Amba, origine Civam). Les plantes ont été semées puis plantées en pot en décembre 2020 et transplantées en rhizotron début février 2021. Un rhizotron est une boîte parallélépipédique (50 cm de haut, 30 cm de large et 2 cm en épaisseur) dans lequel on sépare les racines du sol avec une toile en polyamide de maille 30 μm et celles-ci sont observables à travers une plaque en plastique transparente (2 mm d'épaisseur). Les rhizotrons sont percés en bas afin de favoriser le drainage. Lors de la préparation des rhizotrons, chacun est rempli avec environ 1 Kg de terreau (mélange de tourbe blonde et brune de sphaigne, d'argile, et de perlite, Proveen, Soprimex, Pays Bas) mélangé avec 17 g d'engrais Multicote 12, NKP 14-7-14. Puis la toile est placée sur le terreau humidifié et les racines lavées sont positionnées sur la toile puis recouvertes d'une plaque transparente. Enfin pour fermer le rhizotron, des pinces bloquent la plaque qui est ensuite recouverte d'un sac plastique noir pour occulter les racines. Ce dispositif a permis de faciliter les mesures non destructives de spectroscopie proche infrarouge.

- Conditions expérimentales :

Les expériences ont été réalisées en chambre de culture entre la première semaine de mai et la dernière semaine de juillet 2021. Un cycle jour-nuit a été mis en place durant l'ensemble de l'expérimentation, les lumières de la chambre sont allumées à 08H00 et éteintes à 22H00.

Les valeurs moyennes de rayonnement photosynthétiquement actif (PAR) ont été de 421 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. La température moyenne de la chambre durant l'ensemble de la période avoisinait 20,6°C le jour et 15,8°C la nuit. L'humidité relative de l'air de la chambre a été suivie en continue et maintenue à environ 61% pour le jour et 69% la nuit. La concentration moyenne en CO_2 de la chambre de culture a été de 443,1 ppm en moyenne. Différents capteurs ont été mis en place :

- Une sonde pour mesurer l'état hydrique du sol, installée verticalement à 15 cm de profondeur
- Un psychromètre à point de rosée pour mesurer l'état hydrique des feuilles
- Un poromètre pour mesurer la conductance stomatique.

Les principes de ces capteurs sont précisés plus bas.

Les plantes ont été étudiées sur trois périodes successives, la première étant la phase de référence (état hydrique optimal : période de référence), la seconde la période de stress hydrique (déshydratation) et la dernière la période de réhydratation des plantes (récupération). Pour ces trois périodes, le fonctionnement écophysologique des plantes a été mesuré :

- Phase de référence : deux jours avant le début, le terreau des rhizotrons a été arrosé pour atteindre un niveau de capacité au champ grâce à un arrosage des rhizotrons. La capacité au champ correspond à la capacité maximale de rétention d'eau par le sol après 48h de drainage.
- Phase de stress hydrique : arrêt de l'arrosage jusqu'à la fermeture presque totale des stomates en cours de journée.

- Phase de récupération : arrosage deux à trois fois par jour avec 200mL d'eau jusqu'au retour aux valeurs de référence.

La durée de chacune des phases a été variable selon les espèces étudiées.

Tableau 1 : Espèces, nombre de rhizotrons, périodes pour les mesures de potentiel hydrique des feuilles, de conductance stomatique, d'humidité du sol et de spectroscopie proche infra-rouge.

Espèces	Nombre rhizotrons	Périodes	Nombre de jours sans arrosage	Nombre de jours de récupération
Trèfle violet (TV1 et TV2)	2	03-14 mai 2021	7	0
		14-19 mai 2021	3	2
Trèfle blanc (TB1, TB2, TB3)	3	18-28 mai 2021	2	4
		25 mai-03 juin 2021	3	1
		29 juin-19 juillet 2021	18	0
Plantain (PL1, PL2, PL3)	3	14-19 mai 2021	4	0
		19-25 mai 2021	2	3
		22 juin-06 juillet 2021	5	7
Rumex (RX)	1	28 mai-09 juin 2021	3	4
Dactyle (DT1 et DT2)	2	09-22 juin 2021	7	10
		07-26 juillet 2021		

- Mesures écophysiologicals :

Potentiel hydrique foliaire :

Les mesures de potentiel hydrique foliaire (MPa) ont été réalisées à l'aide de psychromètre à point de rosée (PS1 Stem Psychrometer, ICT international, Australie). Les prises de mesure ont été effectuées sur le côté adaxial des feuilles, pleinement développées et saines, toutes les 15 minutes pendant l'ensemble de l'expérimentation. Lors de la mise en place, les cuticules des feuilles étudiées ont été enlevées en frottant le limbe avec de la poudre de carbone afin de faciliter les échanges entre le limbe et la chambre de mesure, comme préconisé par le fournisseur.

Le principe du psychromètre est basé l'équilibrage des vapeurs d'eau issu d'une feuille et de la chambre de mesure. L'humidité de la chambre et de l'air sont mesurées grâce des thermocouples configurés pour mesurer la dépression de la goutte d'eau formée au point de rosée de l'air (Effet Peltier). Celle-ci est définie comme la température à laquelle le thermocouple est refroidi lorsque la goutte d'eau formée dans la chambre s'évapore. Une dépression psychrométrique est mesurée lorsqu'un courant de refroidissement Peltier condense l'eau de l'air de la chambre refroidissant la jonction du thermocouple. La dépression est corrigée pour la température ambiante grâce un algorithme empirique et est ensuite convertie en potentiel hydrique grâce à une pente d'étalonnage et une interception dérivées de l'échantillonnage. Une correction du gradient de température entre le tissu et la jonction de mesure est appliquée.

Conductance stomatique :

La conductance stomatique ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de chaque espèce végétale a été mesurée avec deux poromètres : type AP4 (DELTA-T Device Ltd, UK) et type poromètre fluoromètre Li-600 (Li-Cor, Lincoln, USA), pour des raisons de logistique.

Les prises de mesures ont été effectuées durant l'ensemble de l'expérimentation en chambre de culture 4 fois par jour, à 10H00 (H1), à 12H00 (H2), à 14H00 (H3) et à 16H00 (H4), sur trois feuilles, pleinement développées et saines, de chaque plante et sur leur côté abaxial. Ce côté a été choisi parce que la plupart des espèces ont une densité stomatique plus

importante du côté abaxial. Les feuilles choisies sont différentes des feuilles utilisées pour les mesures de potentiel hydrique foliaire.

Le principe de l'appareil est basé sur la mesure de la vitesse de diffusion de la vapeur d'eau à travers la surface des feuilles. La feuille est pincée au niveau de la tête de l'appareil, créant ainsi une interface entre le côté abaxial de la feuille et la chambre de mesure. Une calibration de l'appareil est effectuée en amont permettant de tracer une pente prédisant la résistance stomatique en fonction du temps de diffusion à travers la feuille. A partir de cette pente et des valeurs obtenues lors de la mesure, la conductance stomatique est déduite de la résistance stomatique qui est mesurée en calculant : conductance stomatique = $1/\text{résistance stomatique}$.

Transpiration par pesées (E)

Les rhizotrons sont pesés avec une balance (Ranger 7000, Ohaus France). Le calcul de transpiration se fait par différence des masses par unité de temps (g h^{-1}).

Conductance hydraulique (K) :

La conductance hydraulique décrit la capacité de transférer l'eau d'un point A à un point B. Elle se calcule ($\text{g h}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) en divisant la transpiration de la plante par la différence de potentiel hydrique mesuré en fin de nuit et le potentiel hydrique au temps t.

Humidité du sol :

L'humidité du sol (% v/v) a été suivie en continu grâce à une sonde (EC-5, Meter, USA) couplée à un enregistreur de données (EM50, Meter, USA). La sonde a été placée à environ 15 cm de profondeur. Les mesures ont été prises toutes les 15 minutes pour chaque rhizotron. Les sondes EC-5 sont des capteurs de type capacitif, il mesure la teneur en eau du sol via la constante diélectrique.

Densité stomatique :

La densité stomatique (nombre mm^{-2}) de chaque espèce a été mesurée en prenant des empreintes sur les deux faces des feuilles, avec trois feuilles différentes par espèce. Pour cela, un mélange de solutions de silicone Wirosil (Wirosil1 et Wirosil 2, en quantité égale) a été réalisé, puis appliqué sur les deux faces des feuilles. Une fois le mélange de silicone séché, il a été prélevé avec une pince puis mis sur un support plat. Une couche de vernis à ongle a été ensuite posée sur chaque empreinte et après séchage, l'empreinte a été prélevée avec du scotch, puis collée sur une lame de microscope. Les empreintes ont été observées avec un microscope (Zeiss Axio Scope A1, Zeiss, Suisse) avec deux grossissements différents tenant compte de la taille des stomates (x16 et x40). Des clichés des stomates ont été pris et analysés grâce au logiciel ZEN 2 Lite (Zeiss, Suisse).

Ces répétitions ont été moyennées afin d'obtenir une valeur de densité stomatique pour chaque côté de la feuille et pour chaque espèce.

Surface spécifique foliaire :

La surface spécifique foliaire (SLA, $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$) a été calculée à partir des mesures de surface foliaire et de masse sèche (étuve à 60°C pendant 48h). Trois feuilles matures et saines de chaque espèce ont été prélevées, puis leur surface mesurée grâce à un planimètre (Li-3100, Li-Cor, USA) et les masses sèches mesurées avec balance PL83-S (min : 0.002g et max : 81g, Mettler Toledo). La surface spécifique foliaire est quantifiée afin de pouvoir faire une comparaison entre les espèces et mettre en évidence des adaptations morphologiques des

feuilles à la sécheresse et comparer les espèces vis-à-vis de leurs stratégies de vitesse d'acquisition des ressources (Lavorel et Garnier 2002 ; Violle et al., 2007). Les espèces ayant des valeurs de SLA élevées ont des vitesses d'acquisition des ressources rapides et inversement pour les espèces ayant des valeurs de SLA plus faibles.

- Spectroscopie infrarouge :

Les mesures de spectroscopie proche infra-rouge ont été réalisées avec un spectromètre proche infra-rouge portable (NIRS) (LabSpec 5000, ASD, USA). Des spectres (350-2500 nm) ont été pris au niveau des racines de chaque rhizotron durant l'ensemble des expérimentations en chambre de culture, quatre fois dans le temps pour chaque jour : 10H00 (H1), à 12H00 (H2), 14H00 (H3) et 16H00 (H4). Pour le compartiment racinaire, deux fenêtres de mesure avec deux densités de racines ont été choisies : forte et faible densité. Les spectres obtenus doivent permettre de quantifier les teneurs en eau racinaires grâce à une courbe de prédiction tracée à l'aide d'une calibration.

La spectroscopie proche infrarouge est basée sur l'utilisation d'une source de lumière éclairant un échantillon, lorsque les longueurs d'onde de cette lumière traversent l'échantillon, une partie de celles-ci sont absorbées par les liaisons atomiques et l'autre partie est réfléchi vers un capteur de lumière donnant ainsi un spectre proche infrarouge (Hunt and Rock, 1989; Jin et al., 2017). Les signaux d'absorption des spectres dépendent de la composition biochimique des feuilles (Baret and Fourty, 1997) ou d'autres tissus. Les liaisons atomiques comportant des atomes d'oxygène, d'hydrogène, de carbone et d'azote sont excitées à chaque longueurs d'onde comprises entre 350 et 2500 nm ; les liaisons OH sont mesurables entre 900 et 2500 nm (Blaschek et al., 2019) et les pics de l'eau des feuilles sont situés vers 1550 et 1750 nm (Hunt and Rock, 1989). Cette méthode de mesure nécessite d'être couplé à une calibration mathématique.

Calibration nécessaire pour la quantification de la teneur en eau des racines :

Les racines des deux fenêtres de mesure de chaque rhizotron ont été prélevées après l'expérimentation en chambre de culture. La calibration est basée sur des prises de spectres sur les racines prélevées des carrés observés en simulant le rhizotron, soit la plaque de plexiglass, les racines, la toile et le terreau et en faisant varier la teneur en eau des racines par déshydratation. On fait l'hypothèse que la teneur en eau du terreau n'a pas d'effet sur les spectres des racines au cours de leur déshydratation. La teneur en eau des racines est calculée après pesées des masses fraîches au cours du temps avec une balance (PL83-S, Mettler Toledo) et masses sèches avec la même balance à la fin de la calibration (séchage en étuve à 60°C pendant 48h). Les spectres ont été pris toutes les 10 minutes après dessèchement des racines à l'air libre et pesée des racines.

La courbe de prédiction nécessaire à l'analyse des spectres proche infrarouges a été ensuite tracée à l'aide des spectres obtenus. Pour cela, un certain nombre d'étapes ont été réalisées : les spectres ont subi des prétraitements mathématiques, basés sur une série de dérivées premières et secondaires et sur un nettoyage des spectres. Après avoir prétraité les spectres, 75% de ceux-ci ont été utilisés pour réaliser la calibration (cross validation) et 25% pour tester la calibration (prédiction), grâce à la méthode Monte Carlo. 75% des spectres ont permis de tracer la courbe de prédiction à l'aide du modèle statistique Monte-Carlo Cross Validation (MCCV). Les 25% restant des spectres (jeu de validation) ont permis de tester la validation de la courbe de calibration. Les analyses ont été faites avec un script R (Sergent et al, 2020).

- Analyses statistiques :

Les données obtenues ont été traitées statistiquement avec le logiciel R (version 4.1.0) grâce à des analyses de variance (modèle linéaire), couplés à des tests de Tukey afin de mieux comprendre les variations des traits écophysologiques entre les espèces et les périodes. Les packages emmeans et lsmeans ont été installés.

RESULTATS :

- Conditions environnementales de la chambre de culture :

Les conditions environnementales de la chambre de culture ont été suivies en continu pendant l'ensemble des expérimentations. Les valeurs obtenues durant la semaine du 14 au 20 juin sont résumées dans la figure 4, à titre d'exemple.

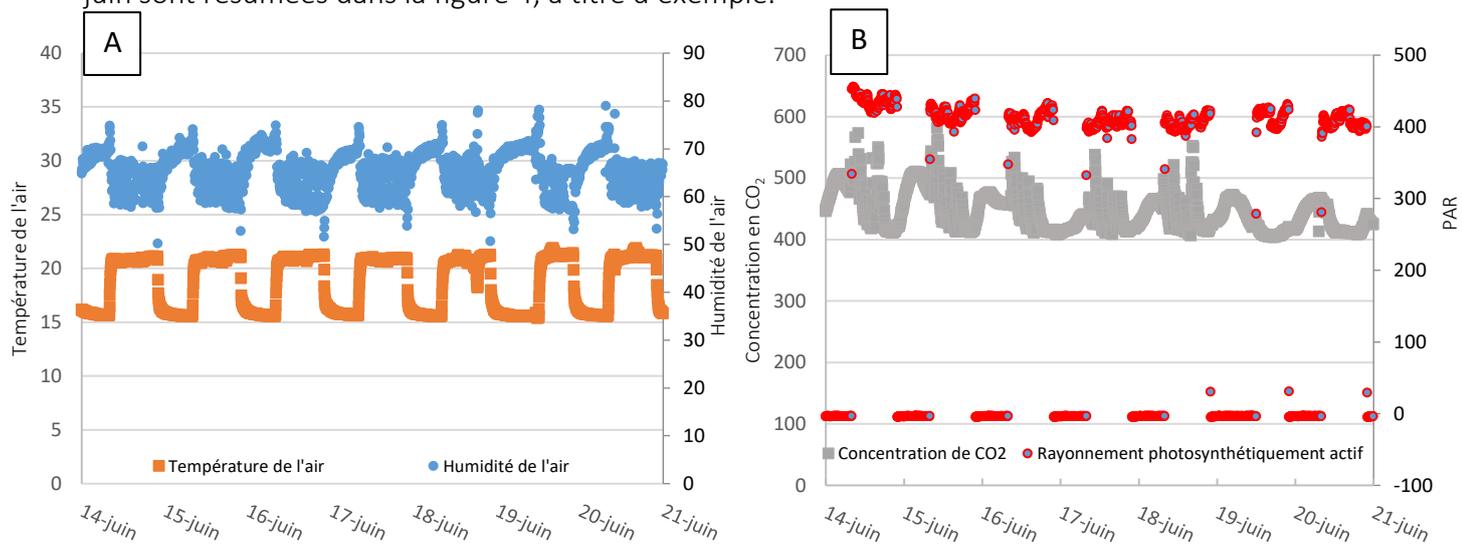


Figure 4 : Suivi des conditions expérimentales journalières de la chambre de culture; humidité de l'air (points bleu, %) et température de l'air (points orange, °C) (A); concentration en dioxyde de carbone (points gris, $\mu\text{mol mol}^{-1}$) et rayonnement photosynthétiquement actif (points rouge, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (B); Données du 14 au 20 juin 2021.

Les conditions environnementales de la chambre de culture ont varié quotidiennement mais sont restées constantes de façon hebdomadaire. Lorsque la chambre de culture s'allumait le rayonnement photosynthétiquement actif augmentait subitement jusqu'à atteindre une valeur avoisinant les $420 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. En journée la concentration en CO_2 de la chambre diminuait et augmentait. La température et l'humidité de l'air avoisinaient 21°C et 60% pendant la journée et les 16°C et 70% la nuit (**Figure 4**).

- Variations intra-journalières :

Des analyses intra-journalières de la conductance stomatique (**Figure 5A**), du potentiel hydrique foliaire (**Figure 5B**) et de l'humidité du sol (**Figure 5C**) ont été effectuées afin de mieux comprendre les variations de l'état hydrique des plantes dans la journée.

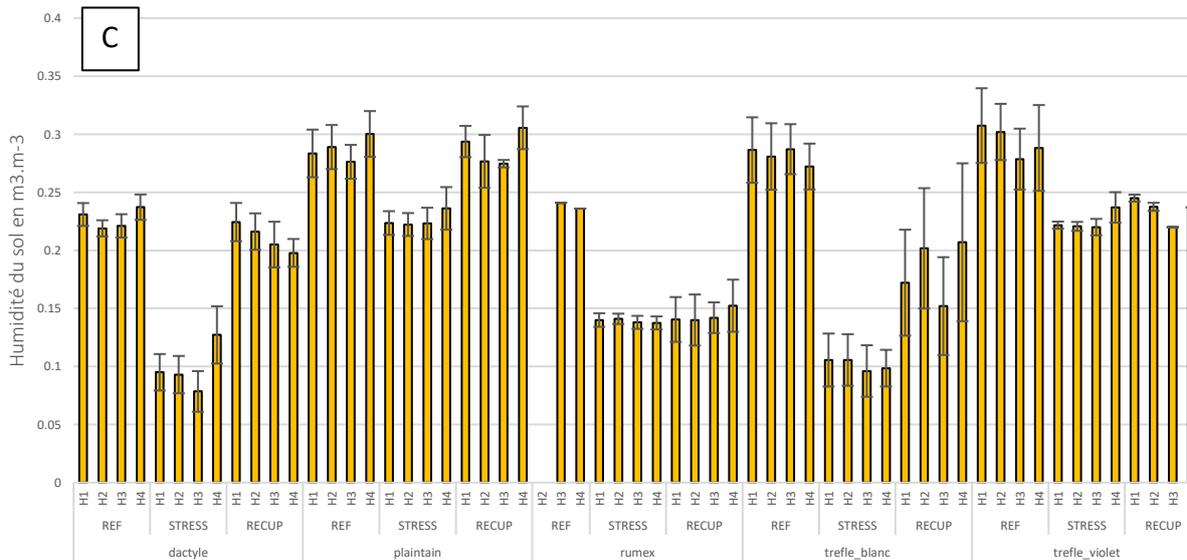
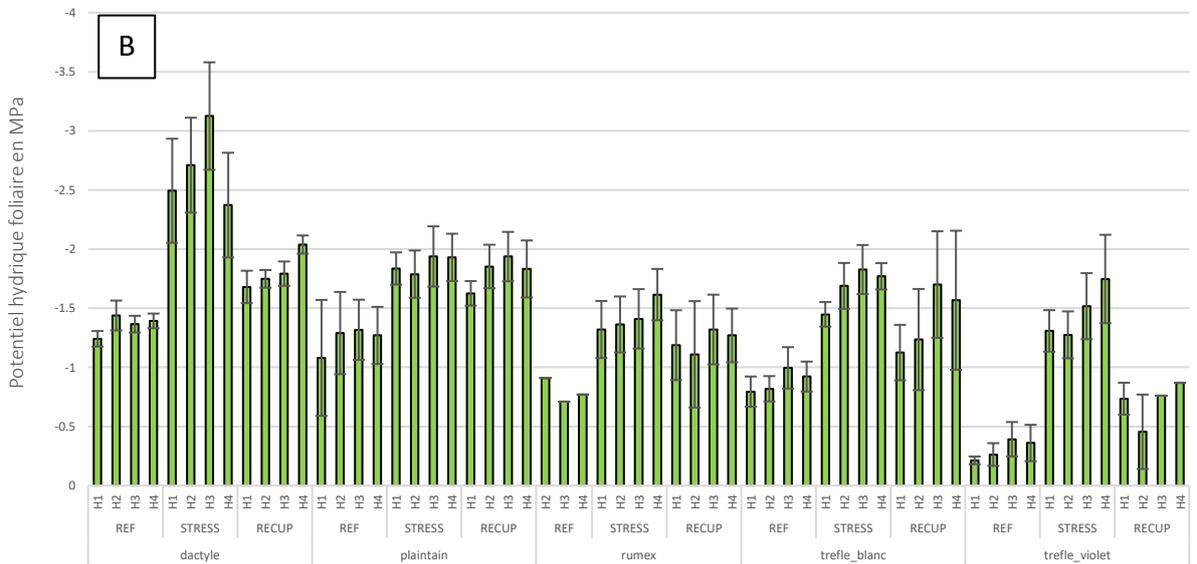
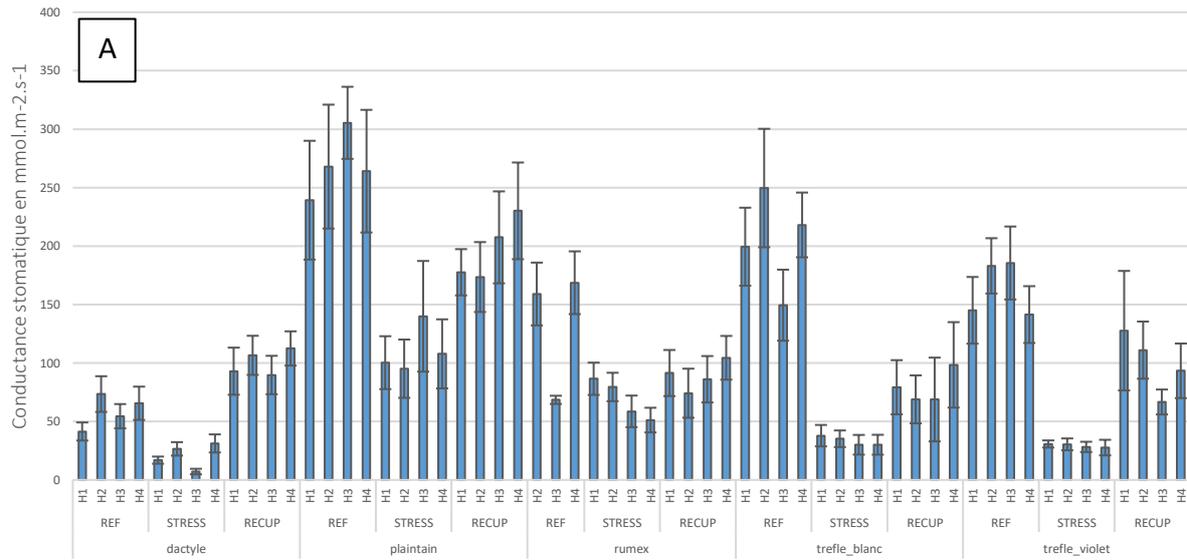


Figure 5 : Variations intra-journalières de la conductance stomatique ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (A), du potentiel hydrique foliaire (MPa) (B) et de l'humidité du sol ($\text{mm}^3 \text{mm}^{-3}$) (C), pour les trois périodes expérimentales et les cinq espèces. Les valeurs moyennes +/- l'erreur standard sont présentées.

Tableau 2 : Résultats de l'ANOVA explorant les variations intra-journalières (heures), inter-spécifiques et l'interaction espèces x heures pour les traits : conductance stomatique, potentiel hydrique foliaire et humidité du sol. Les valeurs en gras ont des niveaux de signification < 0.05 .

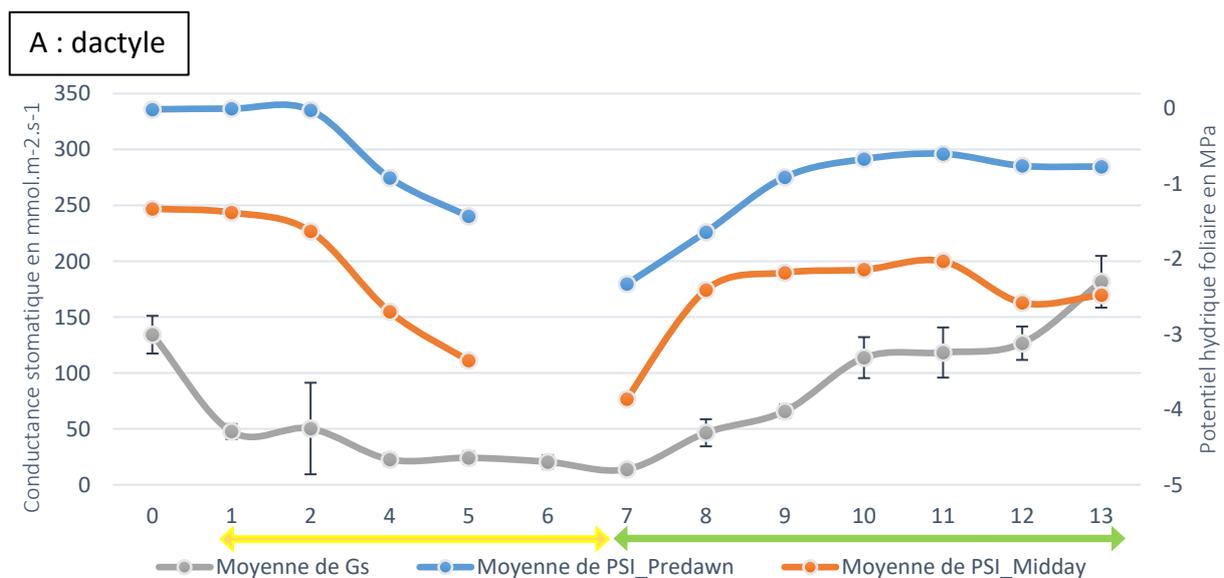
Facteurs fixes testés	Pvaleurs		
	Conductance stomatique	Potentiel hydrique foliaire	Humidité du sol
Heures	0.3200	0.23	0.9688
Espèces	$< 2.2\text{e-}16$	$2\text{e-}16$	$< 2.2\text{e-}16$
Espèces x Heures	0.2852	0.9969	1.000

L'heure de mesure n'a pas affecté les valeurs de potentiel hydrique, de conductance stomatique et d'humidité du sol. (**Tableau 2**).

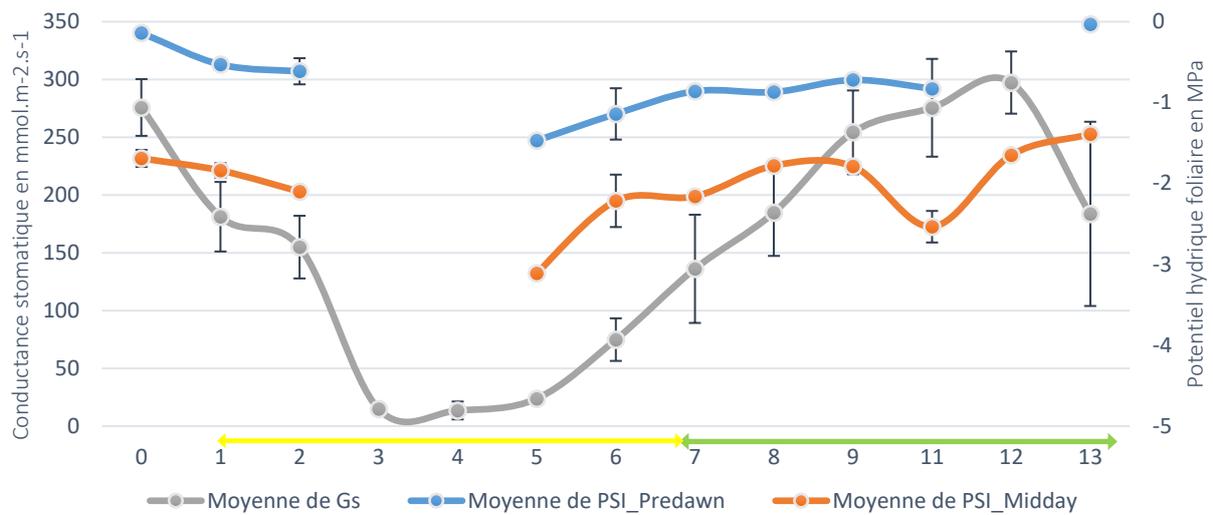
Un test de Tukey a été réalisé afin de mettre en avant les différences de potentiel hydrique entre les différentes heures de mesure, celui-ci a mis en avant aucune différence entre les heures de mesure. Le test de Tukey a montré que le plantain a la conductance stomatique la plus forte suivie des deux trèfles et du rumex et pour finir le dactyle a la conductance la plus faible. Comme aucune interaction espèces x heures a été observée, la comparaison inter spécifique sera faite dans la partie suivante.

- Variations en fonction des périodes :

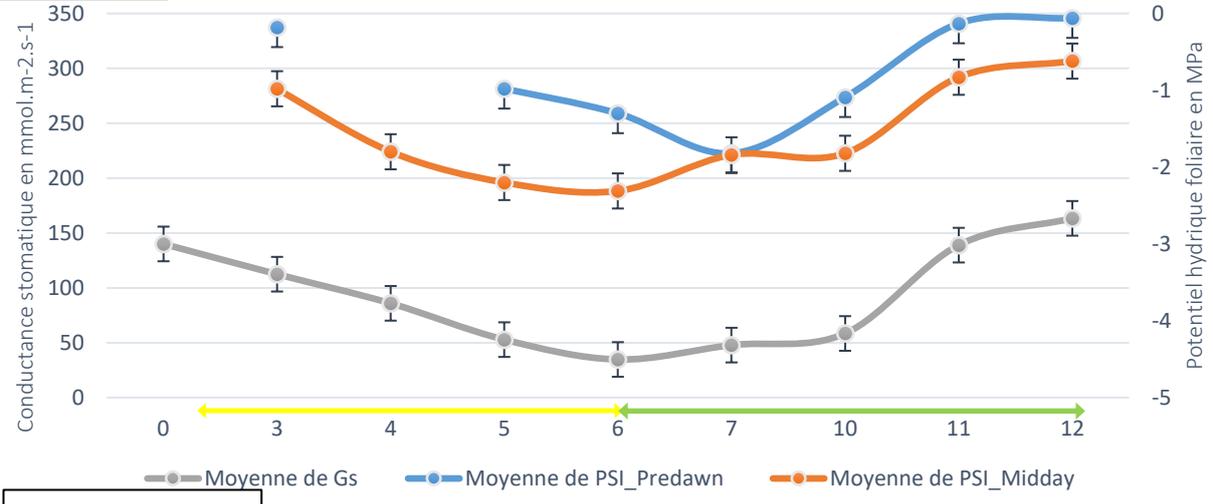
La réponse de la conductance stomatique et du potentiel hydrique foliaire selon les trois périodes a été analysée pour chaque espèce. Les données obtenues sont présentées dans la **Figure 6** et les résultats des tests statistiques (ANOVA) effectués sont présentés dans le **Tableau 3**.



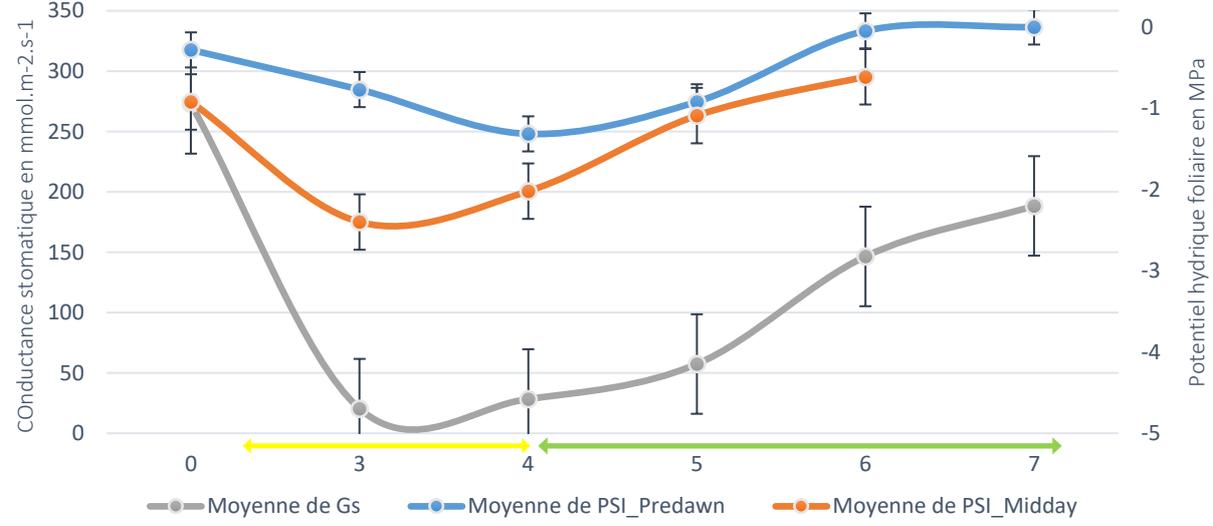
B : Plantain



C : Rumex



D : trèfle blanc



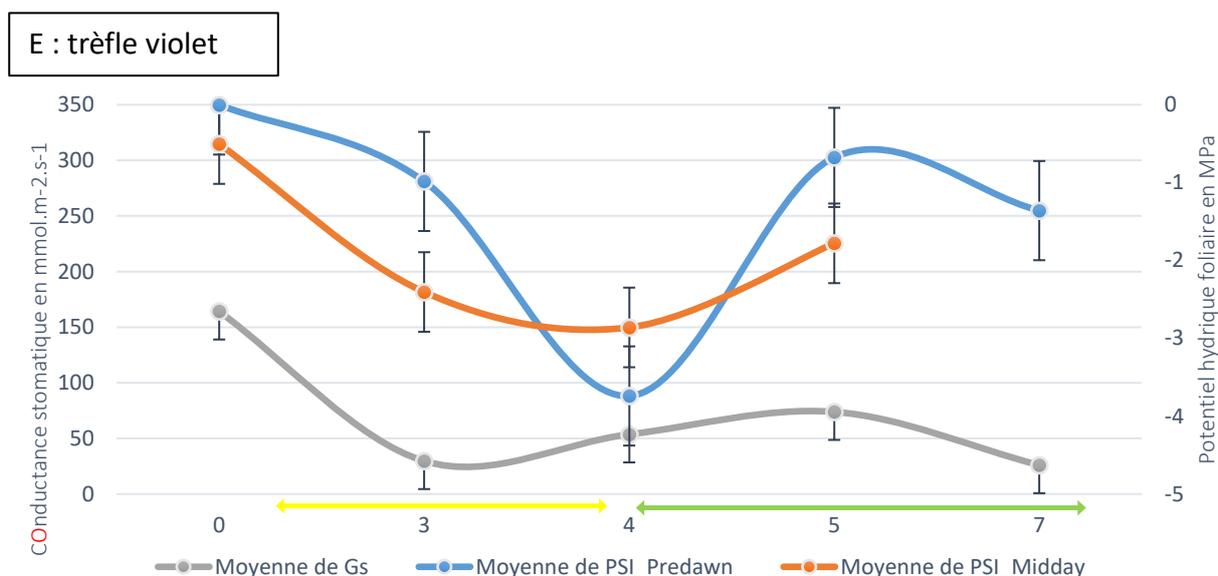


Figure 6 : Variations inter-journalières de la conductance stomatique en $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ et du potentiel hydrique foliaire (MPa) chez le dactyle (A), le plantain (B), le rumex (C), le trèfle blanc (D) et le trèfle violet (E) ; t=0 : moyenne des valeurs de référence, flèche jaune : stress hydrique et flèche verte : réhydratation. Les chiffres de l'axe des abscisses correspondent au nombre de jours depuis la période de référence. Chaque point correspond à la moyenne +/- l'erreur standard.

Tableau 3 : Résultats de l'ANOVA explorant les variations inter-spécifiques, entre périodes et les interactions espèces x périodes pour les traits : conductance stomatique, potentiel hydrique foliaire mesuré en milieu de journée et en fin de nuit (Predawn). Les valeurs en gras ont des niveaux de signification < 0.05 .

Facteurs fixes testés	P-Valeurs		
	Conductance stomatique	Potentiel hydrique de milieu de journée Midday	Potentiel hydrique foliaire Predawn
Espèces	2.2e-16	< 2.2e-16	0.003325
Périodes	2.2e-16	< 2.2e-16	< 2.2e-16
Espèces x Périodes	1.428e-14	< 2.2e-16	1.57e-10

L'ANOVA réalisée sur les données a permis de mettre en évidence des effets espèces, périodes et combinaison espèces x périodes pour les trois variables. Des tests de Tukey réalisés en aval de l'ANOVA ont permis de mettre en avant les différences significatives entre espèces, période et entre les espèces selon la période d'étude (**Tableau 3 et Figure 6**).

Pour le potentiel hydrique de fin de nuit, le trèfle violet a les valeurs les plus négatives comparé aux autres espèces, les potentiels hydriques de fin de nuit des autres espèces ne varient pas entre eux. Le manque de données pour le rumex n'a pas permis de comparer les valeurs de potentiels hydriques de fin de nuit avec les autres espèces. Pour la mesure en milieu de journée, des différences significatives sont observables entre l'ensemble des espèces, le trèfle blanc possède des valeurs de potentiel hydrique de milieu de journée les plus négatives suivi du dactyle puis du plantain et pour finir le rumex, tandis que le trèfle violet diffère du trèfle blanc. (**Figure 6**).

La conductance stomatique diminue significativement lorsque la plante est soumise à un déficit hydrique et remonte lorsque la plante est réhydratée. La diminution de conductance stomatique la plus forte est observée chez le trèfle blanc (91,2%) puis chez le trèfle violet (82,1%) suivie du plantain (60,8%) et du dactyle (60,2%) et la plus faible chez le rumex (50,3%)

(Figure 6). Pour les mesures de potentiel hydrique de fin de nuit, des variations significatives entre les périodes de stress et de récupération sont mises en avant par les tests statistiques. Le potentiel de fin de nuit augmente lors de la récupération. Les autres comparaisons des périodes n'ont pas pu se faire pour l'effet période par manque de données. Pour les mesures de potentiel hydrique de milieu de journée, le test de Tukey a mis en avant aucune différence significative entre les périodes de stress et de récupération. Comme pour l'autre potentiel, les comparaisons entre les autres périodes n'ont pas pu se faire par manque de données.

Tableau 4 : Valeurs des différentes variables inter journalières pour les trois périodes ; flèche = changement de période

espèces	Potentiel hydrique fin de nuit	Potentiel hydrique milieu de journée	Variation de potentiel hydrique
dactyle	0 → -2.33 → -0.03	-1.33 → -3.36 → -2.03	1.33 → 1.03 → 2
plantain	-0.14 → -1.47 → -0.83	-1.69 → -3.11 → -1.39	1.55 → 1.64 → 0.56
rumex	-0.18 → -1.84 → -0.03	? → -2.31 → -0.62	? → 0.47 → 0.59
trèfle blanc	-0.23 → -1.32 → 0	-0.92 → -2.4 → -0.62	0.69 → 1.08 → 0.62
trèfle violet	-0.03 → -3.14 → -0.67	-0.5 → -2.86	0.47 → 0

Les potentiels hydriques de fin de nuit et de milieu de journée sont respectivement égaux à 0 et à -1.33MPa en période référence, lorsque le dactyle est soumis à un manque en eau, les potentiels diminuent jusqu'à -2.33 et -3.36MPa puis remontent -0.03 et -2.03MPa lors de la réhydratation. Pour le plantain, les potentiels predawn et midday valent en phase de référence -0.14 et -1.69MPa , en phase de stress ils diminuent jusqu'à -1.47 et -3.11MPa puis réaugmentent jusqu'à -0.83 et -1.39MPa en période réhydratation. Les potentiels de fin de nuit et de milieu de journée du rumex sont égaux à -0.18 et une valeur inconnue pour la période de référence, ces valeurs diminuent sous sécheresse (-1.84 et -2.31MPa) puis remontent lorsque le plant est arrosé de nouveau (-0.03 et -0.62MPa). Les potentiels hydriques de fin de nuit et de milieu de journée du trèfle blanc passent de -0.23 et -0.92MPa en phase de référence à -1.32 et -2.4MPa en phase de stress puis remontent à 0 et -0.62MPa en phase de récupération. Pour le trèfle blanc, les deux potentiels sont égaux à -0.03 et -0.5MPa en période de référence et à -3.14 et -2.86 en phase de stress. Les tests post hoc montrent que le dactyle possède le potentiel hydrique le plus négatif par rapport aux autres espèces en phase de stress sauf pour le trèfle violet, les potentiels des autres espèces ne varient pas entre eux. Pour la phase de récupération le trèfle violet possède un potentiel predawn plus négatif que le dactyle, le trèfle blanc et rumex mais moins négatif que le plantain. Les tests du Tukey ont montré que seul le potentiel midday du dactyle varie des potentiels des autres espèces, il est plus négatif en phase de stress et pour la phase récupération, l'ordre des espèces est le suivant : rumex, trèfle blanc suivis du plantain et du dactyle et le trèfle violet est plus négatif (**Tableau 4**)

Un test ANOVA a été réalisé sur les données de l'humidité du sol, celui-ci a mis en avant des effets espèces (p-valeur : $2.2\text{e-}16$), période (p-valeur : $2.2\text{e-}16$) et combinaison espèce x période (p-valeur : $7.545\text{e-}10$) très significatifs. Des tests de Tukey réalisés en aval de l'ANOVA ont permis de mettre en avant les différences significatives entre espèces, période et entre les espèces selon la période d'étude. Les valeurs d'humidité du sol du plantain et du trèfle violet sont supérieures à celles des trois autres espèces (**Figure 7**). Le test réalisé pour l'effet période montre que l'humidité du sol varie entre les périodes, l'humidité du sol de référence est supérieure à celle de la phase de récupération suivie de celle de la phase de stress (**Figure 7**).

Pour l'effet d'interaction espèces x périodes, en période de référence, l'humidité du sol du dactyle est significativement inférieure à celles des deux trèfles. Pour la phase de stress, les tests ont montré que les humidités du sol du trèfle violet et du plantain sont supérieures à celle du rumex qui est elle-même supérieure aux humidités du sol du dactyle et du trèfle blanc. Pour la période de récupération, l'humidité du sol du plantain est supérieure aux humidités du sol des autres espèces (Figure 7).

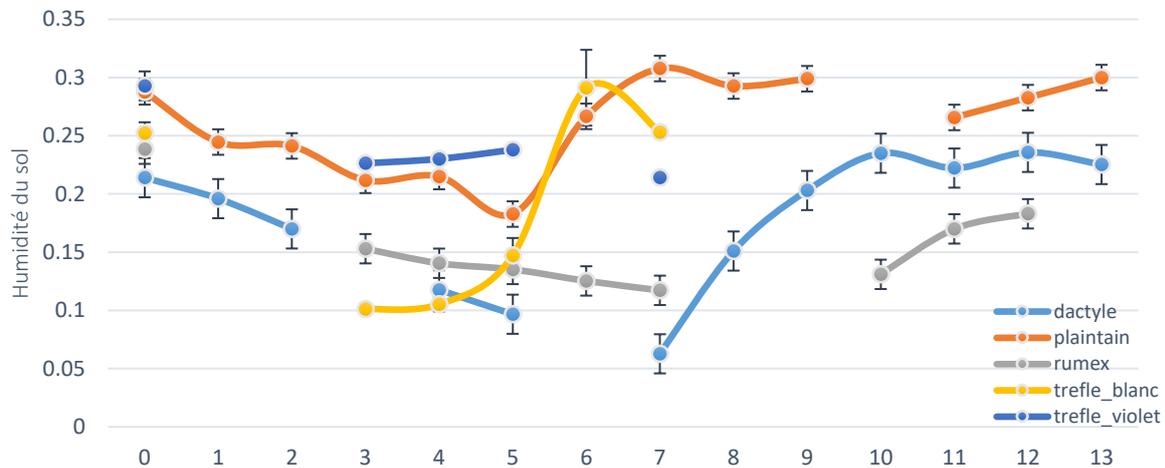


Figure 7 : Variations inter journalières de l'humidité du sol ($\text{mm}^3 \text{mm}^{-3}$) pour chaque espèce ; Chaque point correspond à la moyenne +/- l'erreur standard

- Relation entre les potentiels hydriques : fin de nuit et milieu de journée :

Pour mieux comprendre la réponse des espèces étudiées à un déficit hydrique et évaluer vers quelle stratégie celles-ci tendent, la relation entre le potentiel hydrique de fin de nuit (Predawn) et celui de milieu de journée le plus négatif (Midday) a été étudiée. La Figure 8 décrit cette relation pour chaque espèce. Le Tableau 5 contient les principales informations nécessaires à l'analyse du type de réponse.

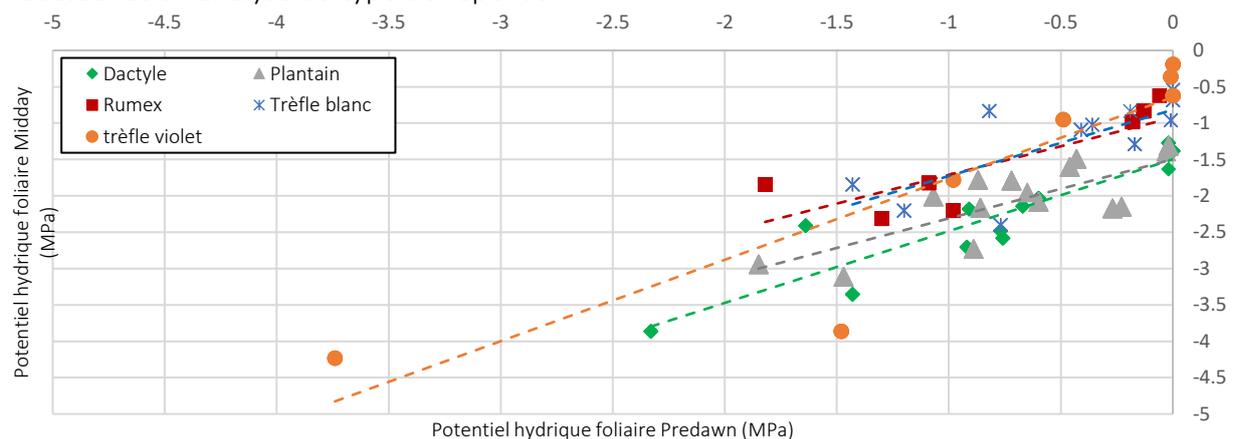


Figure 8 : Relation entre le potentiel hydrique foliaire mesuré en milieu de journée (le plus négatif, Midday) (MPa) et le potentiel hydrique foliaire mesuré en fin de nuit (Predawn) chez l'ensemble des espèces étudiées. Les traits en tirets correspondent aux relations linéaires obtenues pour chaque espèce.

Les pentes des droites tracées à l'aide des relations entre les deux potentiels hydriques présentées dans la Figure 8 permettent de savoir si les espèces tendent plus vers une stratégie dite isohydrique ou anisohydrique.

Tableau 5 : Variables décrivant les stratégies de réponse des plantes à la sécheresse obtenues grâce à la relation entre les potentiels hydriques foliaires Predawn et Midday pour les différentes espèces végétales (calculs d'après Martinez-Vilalta et al 2014).

Espèces	Pente	Interception à l'origine	R ²
dactyle	0.9871	-1.4981	0.8164
plaintain	0.8127	-0.9246	0.6639
rumex	0.7882	-1.4977	0.5698
trèfle blanc	0.9104	-0.817	0.5278
trèfle violet	1.119	-0.618	0.8136

Trois espèces (rumex, plantain, trèfle blanc) sur cinq tendent vers une stratégie isohydrique partielle puisque les valeurs des pentes sont comprises entre 0 et 1. Le dactyle tend vers une stratégie anisohydrique avec une pente quasi égale à 1 et le trèfle violet possédant une pente supérieure à 1, tend vers une stratégie anisohydrique extrême (**Tableau 5**).

L'intersection entre la droite de régression et l'axe des ordonnées est importante à considérer puisque cette valeur décrit l'amplitude de réponse du potentiel hydrique en milieu de journée lorsque que le potentiel hydrique de fin de nuit est nul (sans stress). Si la valeur de l'intersection est élevée en valeur absolue, la plante supporte une déshydratation importante. C'est le cas du dactyle et du rumex qui ont des valeurs d'environ -1.499. Tandis que le plantain et le trèfle blanc qui ont des valeurs d'intersection de -0.925 et -0.817 et le trèfle violet quant à lui possède une valeur d'intersection plus faible que les deux premières espèces, on peut donc supposer qu'il est le plus sensible de toutes les espèces étudiées (**Figure 8 et Tableau 5**).

- Réponse au niveau de la plante entière : transpiration et conductance hydraulique :

Pour compléter l'analyse menée au niveau des feuilles, la transpiration a été mesurée à l'échelle de la plante entière et la conductance hydraulique calculée avec la différence de potentiel hydrique predawn et celui mesuré aux heures H1, H2, H3 et H4 (**Tableau 5, Figure 9**).

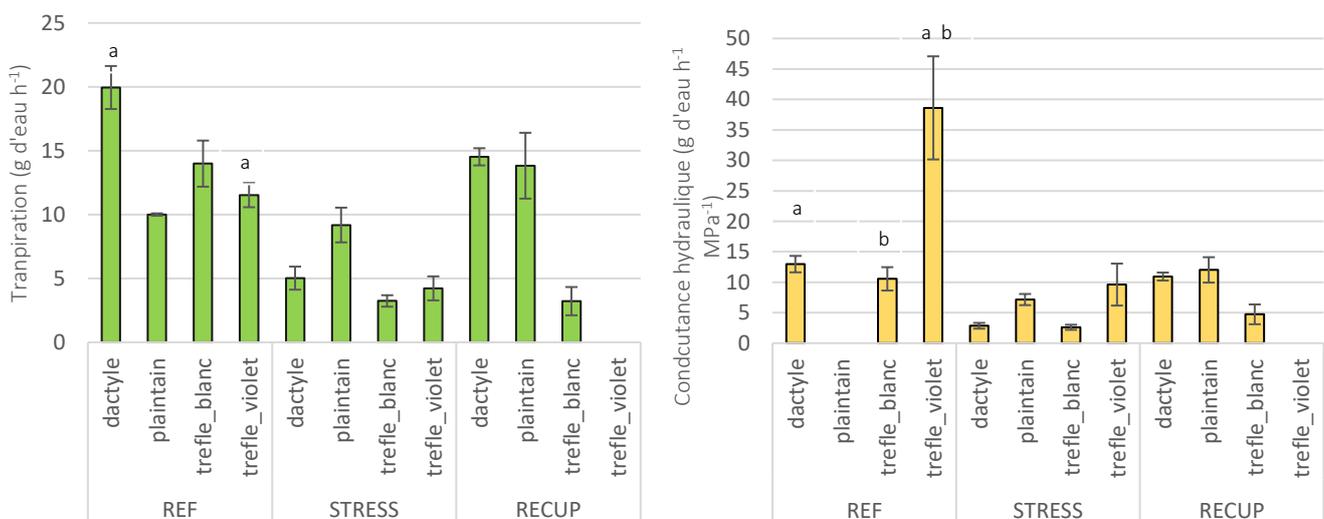


Figure 9 : Suivi sur les trois périodes expérimentales chez l'ensemble des espèces végétales (sauf le rumex) de la transpiration (g d'eau h⁻¹) (A), et de la conductance hydraulique (g d'eau h⁻¹ MPa⁻¹) (B) ; a et b montrent des différences significatives

Les tests statistiques (**Tableau 5**) réalisés sur les valeurs de transpiration et de conductance hydraulique ont mis en évidence des effets espèces, périodes et interaction périodes x espèces pour l'ensemble des traits étudiés. Afin de mieux comprendre les différences entre les espèces et les périodes, des tests de Tukey ont été réalisés (**Figure 9**).

Tableau 6: Résultats de l'ANOVA réalisée sur les valeurs de transpiration et de conductance hydraulique. Les valeurs en gras ont des niveaux de signification < 0.05 .

Facteurs fixes testés	Transpiration	Conductance hydraulique
Espèces	5.988e-08	4.504e-08
Périodes	1.731e-07	2.356e-07
Espèce x Périodes	0.008574	0.008574

Pour la période de référence, la transpiration du trèfle blanc est significativement inférieure à celle du dactyle, les autres espèces ayant des valeurs similaires. Le test PostHoc effectués pour l'effet période a mis en avant une diminution de la transpiration de 57% lors du stress par rapport à la période de référence. Le manque de données empêche la comparaison entre les autres combinaisons (**Figure 9**).

La transpiration du dactyle diminue lors du stress hydrique de 74% et remonte pendant la récupération jusqu'à atteindre 76% de la valeur de référence. La transpiration du plantain ne varie pas entre les périodes. La transpiration du trèfle blanc diminue de 76% entre la période de référence et la période de stress et ne remonte pas pendant la phase de récupération. La transpiration de trèfle violet diminue lors du stress de 63%, le manque de donnée n'a pas permis l'analyse la transpiration du trèfle violet lors de la récupération (**Figure 9**).

Le manque de donnée chez le rumex n'a pas permis de faire une analyse générale des effets espèce et période à l'aide des tests de Tukey fait pour la conductance hydraulique. La conductance hydraulique du dactyle diminue de 78% entre la phase de référence et de stress et remonte jusqu'à son niveau référence. Les conductances du plantain et du trèfle blanc ne varient pas dans le temps. La conductance hydraulique du trèfle violet diminue 75% lors du stress hydrique.

- Densité stomatique et surface spécifique foliaire (SLA) :

Afin de mieux comprendre les échanges de gaz et stratégies d'utilisation des ressources (SLA) entre les plantes étudiées et l'environnement de culture, les densités stomatiques et les SLA ont été calculées pour l'ensemble des espèces. Les données obtenues sont présentées dans le **Tableau 6**.

Tableau 7 : Densités stomatiques et surfaces spécifiques foliaires (SLA). Les moyennes \pm l'erreur standard sont présentées, $n=3$.

Espèces	Coté feuille	Densité stomatique (nombre mm^{-2})	SLA ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$)
dactyle	adaxial	107 \pm 2	60 \pm 0.2
	abaxial	88 \pm 8	
plantain	adaxial	184 \pm 33	144 \pm 12
	abaxial	178 \pm 15	
rumex	adaxial	23 \pm 4	61 \pm 20

	abaxial	103 ± 10	
trèfle blanc	adaxial	332 ± 16	145 ± 21
	abaxial	156 ± 18	
trèfle violet	adaxial	223 ± 9	191 ± 19
	abaxial	295 ± 46	

Les densités stomatiques des deux trèfles sont significativement plus élevées que les autres espèces, suivis du plantain. Les densités stomatiques du dactyle et du rumex sont les plus faibles de l'ensemble des espèces (**Tableau 7**).

Afin de caractériser le type de plante en fonction de la disposition des stomates sur les faces de la feuille, un test de Tukey a été réalisé, celui-ci montre que le dactyle et le rumex ont le même nombre de stomates des deux côtés de la feuille et les autres espèces ont plus de stomates sur le côté abaxial de la feuille que sur le côté adaxial.

Les trèfles ont les surfaces spécifiques foliaires les plus grandes suivies du plantain puis du rumex et pour finir le dactyle (**Tableau 7**). De plus les espèces qui ont des SLA élevées ont des densités stomatiques élevées (trèfles, plantain). Ces espèces ont donc une stratégie d'acquisition des ressources plus élevées que le rumex et le dactyle.

- Calibration de la spectroscopie proche infrarouge :

Cette partie traite des résultats des calibrations de spectroscopie proche infrarouge réalisées au niveaux des racines. Des calibrations mathématiques ont été effectuées pour chaque espèce et chaque densité racinaire (forte et faible densités). Les résultats obtenus sont présentés dans les **Figures 10 et 11** et dans le **Tableau 8**.

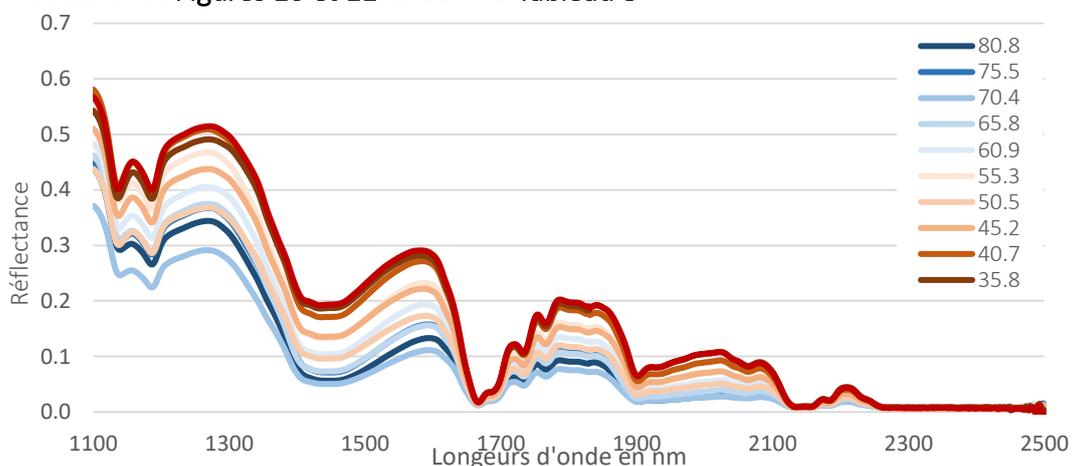


Figure 10 : Spectres proche infrarouges obtenus lors de la calibration effectuée sur la forte densité racinaire pour le dactyle, de 1100 à 2500 nm ; Les teneurs en eau des racines varient entre 30 et 80%.

La déshydratation des racines à l'air libre est mise en évidence dans la **Figure 10**. Lorsque la teneur en eau des tissus racinaires diminue, la réflectance des spectres augmente. En effet, à 80% de teneur en eau la réflectance des spectres à 1800 nm avoisine 0.07 et à 30% de teneur en eau celle-ci avoisine 0.2.

La **Figure 11** montre que les points obtenus présentent une répartition large et assez homogène de teneur en eau des racines, entre 21% et 77%. De plus le R^2 obtenu lors du traitement

mathématique est égal à 0.96, c'est une valeur permettant de valider la fiabilité de la prédiction (**Figure 11**). Afin de valider cette prédiction, une partie des données (25%), dont on connaît les teneurs en eau, ont servi à tester cette prédiction sans être utilisés pour la calibration. Les résultats de cette validation sont présentés dans le **Tableau 8**. Une courbe de prédiction (relation prédit vs mesuré) et les critères statistiques de validation de celle-ci ont été reportés pour chaque espèce et densité racinaire.

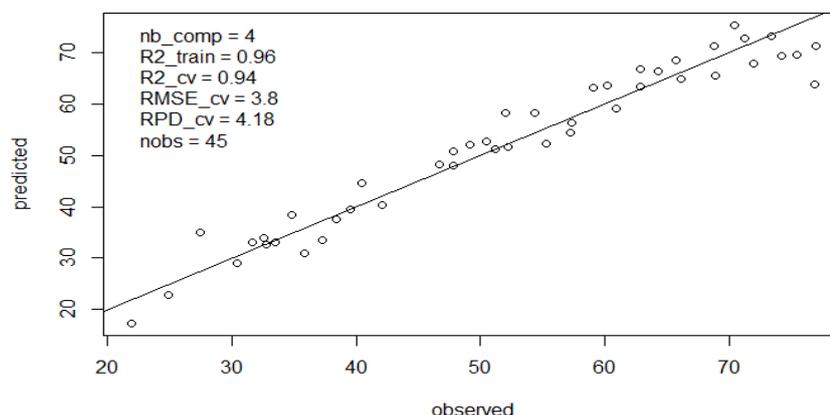


Figure 11 : Relation entre les valeurs prédites et les valeurs mesurées de teneur en eau des racines de dactyle pour la forte densité racinaire ; à partir de la calibration basée sur le modèle statistique Monte Carlo Cross Validation ; 75% des données spectrales ont été utilisés pour la réalisation de cette relation.

Tableau 8 : Résultats de validation des modèles de prédiction NIRS pour chaque espèce et densité racinaire (A : forte et B : faible), avec le coefficient de régression (R^2) et la P valeur. Les valeurs en gras ont des niveaux de signification < 0.05 . N est le nombre d'échantillons utilisés pour tester la validation de la prédiction.

Densité racinaire	A : forte			B : faible		
	R^2	Pvaleur	N	R^2	Pvaleur	N
Plantain	0.8750	8.602x10⁻⁹	19	0.9228	5.851x10⁻¹⁰	19
Rumex	0.8535	0.00023	10	0.9501	1.076x10⁻⁶	10
Dactyle	0.9735	7.672x10⁻¹²	15	0.9013	4.051x10⁻⁸	15
Trèfle violet	0.9716	0.00952	14	0.9429	3.731x10⁻⁵	14
Trèfle blanc	0.8651	2.3x10⁻¹⁰	17	0.8425	1.095x10⁻⁹	17

Les résultats obtenus pour les critères de validation des modèles de prédiction mettent en évidence une excellente prédiction des teneurs en eau des racines grâce à la spectroscopie proche infrarouge. La calibration semble fonctionner pour chaque espèce et pour les deux densités racinaires. Les R^2 des régressions linéaires sont supérieures à 0.84, ces valeurs sont assez hautes pour valider les modèles de calibration. Les p-values associées aux régressions linéaires sont toutes inférieures à 0.01 (**Tableau 8**).

DISCUSSION :

Les mesures couplées aux analyses statistiques ont permis d'étudier les variations de la dynamique de l'eau en intra et inter journalières chez le dactyle, le plantain, le rumex, le trèfle

blanc et le trèfle violet. Le suivi des différentes variables environnementales (température de l'air de la chambre, humidité de l'air, rayonnement photosynthétiquement actif et concentration en dioxyde de carbone de la chambre) a montré que les mesures ont été faites dans des conditions similaires pour l'ensemble des espèces (**Figure 1**).

Nos résultats ont révélé que la conductance stomatique, le potentiel hydrique et l'humidité du sol n'ont pas varié au cours de la journée pour l'ensemble des espèces. Cependant ce comportement en intra journalier des trois traits n'est pas cohérent avec la bibliographie, puisque **Jarvis et al (1976)** et **Hochberg et al (2018)** ont montré que le potentiel hydrique foliaire diminue pendant la matinée jusqu'à atteindre un minimum en milieu de journée et remonte pendant l'après-midi. Durant la nuit, le potentiel hydrique foliaire et le potentiel hydrique du sol s'équilibrent en fin de nuit, il est important d'étudier le potentiel hydrique en fin de nuit puisque celui-ci décrit l'état hydrique du sol et de la plante. La conductance stomatique quant à elle augmente en milieu de journée pour être à son maximum au milieu de la journée et diminue dans l'après-midi (**Tuzet et al, 2003**). Cette absence d'effet est certainement liée à la non prise en compte dans l'analyse du potentiel hydrique et de la conductance stomatique mesurés en fin de nuit, mais aussi liée au fait que les conditions microclimatiques de la chambre de culture sont différentes de celles trouvées en conditions naturelles, qui varient beaucoup plus.

L'ensemble des espèces présentait des variations inter-journalières de la conductance stomatique et des potentiels hydrique foliaire de milieu de journée et de fin de nuit, liées à l'arrêt d'arrosage et à la réhydratation

Nous allons dans un premier temps analyser la réponse de chaque espèce à la déshydratation et à la réhydratation par rapport à la période de référence (hors stress). Cette analyse permettra de définir des stratégies de réponse au stress et à la récupération.

Les résultats des mesures et la bibliographie tendent à montrer que le dactyle est une espèce tolérante à sécheresse. En effet, cette espèce possède les potentiels hydriques de fin de nuit et de milieu de journée les plus faibles par rapport aux autres espèces, tout en maintenant des variations importantes de potentiels hydriques de l'ordre de 1.5 MPa. **Voltaire et al (1994)** ont mis en évidence que le dactyle ajuste son potentiel osmotique lorsqu'il est soumis à un déficit hydrique, ce qui lui permet de maintenir le flux d'eau dans les vaisseaux lorsque le potentiel hydrique foliaire diminue. En amont de conditions de stress hydrique modéré, le dactyle commence à absorber l'eau présente dans le sol plus lentement (**Garwood et al, 1998**), ce qui est associé à une densité racinaire plus forte que la plupart des espèces prairiales et des racines plus profondes (**Voltaire et al, 1994 ; Zwicke et al, 2015**), lui permettant de tolérer le stress hydrique. De plus, il possède une des transpirations les plus élevées, ce qui est cohérent avec une humidité du sol plus faible que celles des autres espèces ainsi qu'une surface foliaire élevée (cependant non mesurée dans ce travail). Le maintien des stomates ouverts sous stress hydrique indique que le dactyle est capable d'absorber l'eau du sol plus longtemps comme déjà observé par **Zwicke et al (2015)**. La relation entre le potentiel hydrique foliaire de fin de nuit et de milieu de journée décrit le dactyle comme une espèce anisohydrique donc tolérante à la sécheresse (**Martínez-Vilalta et al., 2014**). De plus, la présence de stomates sur les deux faces des feuilles permet la maximisation des échanges gazeux avec l'environnement (**Hardy et al, 1995**). De plus, des valeurs faibles de SLA sont associées à des faibles valeurs de conductance stomatique et de densité stomatique (**Blystone 2020**). Ce syndrome de traits correspond à une stratégie d'utilisation plus lente des ressources d'après le « leaf economics spectrum » décrit

par **Wright et al (2004)**. **Weillstein et al (2017)** ont montré que les graminées ont un contrôle stomatique faible et que la plus faible valeur de surface spécifique foliaire montre que l'espèce s'est adaptée morphologiquement à la sécheresse. De plus, **Weillstein et al (2017)** ont prouvé qu'une surface spécifique foliaire faible peut être associée à une meilleure utilisation de l'eau pendant un stress hydrique.

Le dactyle est une espèce qui récupère bien après un stress hydrique puisque la conductance stomatique mesurée en période de récupération est supérieure à celle de référence. Ceci vient aussi du fait que le niveau de sécheresse atteint n'a pas conduit au flétrissement des feuilles ni à leur mortalité ce qui ralentit la vitesse de récupération suite à un stress hydrique (**Zwicke et al 2015**).

Le plantain est décrit par la bibliographie comme une espèce résistante à la sécheresse (**Ravenscroft et al, 2014 et Van de Velde et al, 2015**). Nos résultats vont dans le même sens que la bibliographie. Le plantain possède le potentiel hydrique le deuxième plus négatif après le dactyle et avec la conductance stomatique la plus haute. La combinaison de ces deux informations met en avant que plantain ferme tardivement ces stomates lors d'un stress hydrique et que celui-ci peut être soumis à des potentiels hydriques foliaires très négatifs avant la rupture de la colonne d'eau et la cavitation. Ces résultats sont en adéquation avec les résultats de **Van de Velde et al (2015)**. Le potentiel hydrique de référence du plantain est très négatif. Etant donné que le plantain ferme ces stomates tardivement celui-ci va pouvoir continuer à fixer du dioxyde de carbone par photosynthèse sous sécheresse. **Cranston et al (2016)** a montré une forte croissance des tiges sous sécheresse montrant une forte résistance de l'espèce à la sécheresse. La mesure de densité stomatique du plantain permet de savoir que l'espèce possède le même nombre de stomates sur les deux côtés des feuilles, la plus forte conductance stomatique, ainsi qu'une SLA élevée, proche de la valeur obtenue par **Ravenscroft et al (2014)**. Ces auteurs expliquent que la plante doit faire un compromis entre adaptation à la sécheresse et compétitions pour les ressources. Ces valeurs de traits permettent au plantain d'assurer beaucoup d'échanges gazeux avec l'atmosphère (**Hardy et al, 1995**). La transpiration et la conductance hydraulique du plantain ne varient pas entre les périodes, cela montre que même sous stress hydrique les échanges gazeux entre le plantain et l'environnement continuaient. La relation entre le potentiel hydrique foliaire de fin de nuit et de milieu de journée décrit le plantain comme une espèce anisohydrique partielle (**Martínez-Vilalta et al., 2014**). Les valeurs plus faibles de transpiration, par rapport à celles du dactyle s'explique par une surface foliaire plus faible pour le plantain (**Blystone 2020**). L'analyse inter journalière a mis en avant une bonne récupération du plantain, les valeurs des trois variables sont revenues aux valeurs de référence lors de la récupération. Le plantain est une espèce ayant un fort besoin en eau (**Van de Velde et al, 2015**) pourtant l'humidité du sol de cette espèce est une des plus hautes à cause d'une faible surface foliaire et densité de racines.

La bibliographie (**Iljin et al, 1957 ; Houssard et al, 1992**) décrit le rumex comme une espèce tolérante à la sécheresse, les résultats obtenus semblent tendre vers cette conclusion. Cependant le manque de données pour le potentiel hydrique foliaire en période de référence, de transpiration et de conductance hydraulique rend difficile l'interprétation des résultats. Les faibles valeurs de densité stomatique et de surface spécifique foliaire montrent une adaptation morphologique du rumex à la sécheresse (**Houssard et al, 1992**). La relation entre le potentiel hydrique foliaire de fin de nuit et de milieu de journée décrit par **Martínez-Vilalta et al (2014)** présente le rumex comme une espèce anisohydrique partielle.

Le trèfle blanc est considéré comme une espèce peu tolérante à la sécheresse (**Brink et al, 1998 ; Apariciotejo et al, 1980 ; Graves et al, 20212**). La conductance stomatique du trèfle blanc est une des plus faibles de l'ensemble des espèces. Les mesures ont montré que lorsque le trèfle blanc a été soumis à un stress hydrique, la conductance de celui-ci a diminué de 90%. Le trèfle blanc est capable de subir une diminution de potentiel hydrique lors d'un déficit en eau disponible, ceci au détriment du flétrissement des feuilles. **Inostroza et al (2009)** ont mis en avant que le trèfle blanc a développé plusieurs adaptations à la sécheresse modérée comme un ajustement du potentiel de turgescence via une accumulation de sucres et de solutés dans les vacuoles et une augmentation de la résistance des vaisseaux du xylème pour mieux réguler la transpiration. La conductance hydraulique du trèfle ne varie pas entre les périodes, les flux d'eau n'ont pas été impactés par le déficit hydrique. Des valeurs élevées de densité stomatique, de surface spécifique foliaire et de conductance stomatique sont associées à une faible résistance à la sécheresse. La relation entre le potentiel hydrique foliaire de fin de nuit et de milieu de journée décrit par **Martínez-Vilalta et al (2014)** présente le trèfle blanc comme une espèce anisohydrique partielle. De plus le stress appliqué a induit une récupération plus lente que pour les autres espèces.

Le trèfle violet est présenté comme une espèce moins sensible à la sécheresse que le trèfle blanc (**Loucks et al, 2018 ; Staniak et al, 2019**). Les résultats obtenus pour cette espèce sont en accord avec la bibliographie. Les variations intra et inter journalières montrent que le trèfle violet ferme ses stomates lorsque le potentiel hydrique foliaire devient trop négatif. **Dodd et al (1995)** expliquent que le trèfle violet est peu tolérant à la sécheresse puisque celui-ci a une croissance rapide causant une incapacité de s'adapter au stress. Comme pour le trèfle blanc, le trèfle violet présente un syndrome de traits lié à une utilisation rapide des ressources (forts SLA, densité stomatique, conductance stomatique) mais sensibles au stress hydrique : baisse de conductance stomatique de 82% et delta de potentiel hydrique faible. La conductance hydraulique du trèfle violet est la plus élevée en période référence, cela peut peut-être s'expliquer par les valeurs hautes de densité stomatique et de surface spécifique foliaire. La relation entre le potentiel hydrique foliaire de fin de nuit et de milieu de journée décrit par **Martínez-Vilalta et al (2014)** présente le trèfle violet comme une espèce isohydrique extrême puisque la pente de la relation est supérieure à 1. La phase de récupération du trèfle violet est difficile à interpréter puisque l'arrosage des rhizotrons de cette espèce n'est pas allé jusqu'à récupération totale des plantes. Il est donc difficile de savoir si la mauvaise récupération du trèfle violet est causée par sa sensibilité ou par le biais expérimental.

A partir des mesures effectuées de spectroscopie infra-rouge, une méthode de calibration nécessaire pour la quantification de teneurs en eau racinaire a pu être réalisée par prélèvements destructifs des racines. La calibration semble bien fonctionner puisque les R^2 des tests de validation sont tous supérieurs à 0.84. La spectroscopie proche infrarouge peut être une méthode vraiment intéressante pour mesurer les concentrations de plusieurs composés dans un tissu. **Gouviea et al (2020)** ont réussi à estimer les concentrations foliaire et racinaire en azote, en protéines et en amidon de plants de pomme de terre. Les calibrations basées sur des prétraitements moindres carrés passifs multivariés (Partial least squares : PLS) ont permis d'estimer ces concentrations avec un pourcentage d'erreur inférieur à 17% ($R^2 > 0.838$). **Jin et al (2017)** ont estimé les teneurs en eau des feuilles chez *Miscanthus* grâce à la spectroscopie en se basant sur une calibration basée sur un modèle PLS et sur des prétraitements de

transformations, de dérivés et normalisations de spectres. Grâce à cette calibration, ils ont pu quantifier les teneurs en eau des feuilles de *Miscanthus*. Les spectres proche infrarouges pris sur les racines au cours du temps montrent bien la déshydratation au cours du temps des racines lors d'un déficit hydrique du sol. Lorsque la concentration en molécule d'eau d'un échantillon diminue la réflectance des spectres augmente (Jin et al, 2017). Cette augmentation de réflectance s'explique par le fait que le nombre de molécule absorbant les longueurs d'onde émis par la source lumineuse diminue. Cette augmentation de réflectance est bien visible pour les spectres racinaires (Figure 10). La calibration semble bien fonctionner même si la densité racinaire de l'échantillon varie, les R^2 des deux densités choisies sont supérieurs à 0.80. Contrairement aux autres auteurs nous avons décidé de partir sur un modèle statistique MCCV (Monte Carlo Cross Validation). Xu et al (2008) ont testé la viabilité d'une calibration modèle MCCV traité en amont avec plusieurs prétraitements. Ils ont mis en évidence une moins bonne prédiction mais le modèle est plus stable. Xu et al (2008) ont montré que si plusieurs prétraitements étaient réalisés en amont du modèle, les paramètres du modèle ne nécessitaient pas d'optimisation.

Par manque de temps nous n'avons pas pu prédire les teneurs en eau des racines au cours des trois périodes, mais les résultats obtenus sur les calibrations et prédictions sont prometteurs pour prédire correctement les teneurs en eau des racines.

CONCLUSION :

En conclusion, les mesures et les analyses statistiques ont permis de décrire le comportement de plusieurs espèces herbacées prairiales (Dactyle, Rumex, Plantain, Trèfle violet et Trèfle blanc) à une sécheresse en chambre de culture. Les réponses de ces espèces varient entre celles-ci, les deux trèfles ont montré une sensibilité au déficit hydrique alors que les trois autres espèces sont considérées comme tolérante (anisohydrique). Les espèces sensibles (isohydrique) vont tout faire pour éviter de perdre de l'eau en régulant leurs flux d'eau via plusieurs procédés morphologiques ou physiologiques le plus tôt possible alors que les espèces tolérantes vont quant à elles continuer à puiser l'eau du sol et échanger des gaz avec l'environnement. Les adaptations des espèces anisohydriques dépendent de l'espèce, elles peuvent avoir acquises des adaptations morphologiques (tailles des feuilles, profondeurs des racines,) ou des adaptations physiologiques (enroulement des feuilles, accumulation des solutés des vacuoles, ...). La récupération des plantes dépend de leur sensibilité à la sécheresse et du degré du déficit hydrique, une plante tolérante reviendra plus rapidement à son état hydrique optimal. La méthode d'estimation des teneurs en eau des racines basée sur la prise de spectres proche infrarouges semble prometteuse, il serait intéressant de tester cette méthode sur des espèces herbacées prairiales pas encore étudiées afin de savoir comment leur compartiment racinaire pourrait répondre à une sécheresse.

BIBLIOGRAPHIE :

- Aparicio-Tejo, P.M., Sanchez-Diaz, M.F., Pena, J.I., 1980. Nitrogen fixation, stomatal response and transpiration in *Medicago sativa*, *Trifolium repens* and *T. subterraneum* under water stress and recovery. *Physiol. Plant.* 48, 1–4. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1980.tb03209.x>
- Baret, F., Fourty, T., 1997. Estimation of leaf water content and specific leaf weight from reflectance and transmittance measurements. *Agronomie* 17, 455–464. <https://doi.org/10.1051/agro:19970903>

- Bell, L.W., Williams, A.H., Ryan, M.H., Ewing, M.A., 2007. Water relations and adaptations to increasing water deficit in three perennial legumes, *Medicago sativa*, *Dorycnium hirsutum* and *Dorycnium rectum*. *Plant Soil* 290, 231–243. <https://doi.org/10.1007/s11104-006-9155-7>
- Blaschek, M., Roudier, P., Poggio, M., Hedley, C.B., 2019. Prediction of soil available water-holding capacity from visible near-infrared reflectance spectra. *Sci. Rep.* 9, 12833. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-49226-6>
- Blum, A., 2009. Effective use of water (EUW) and not water-use efficiency (WUE) is the target of crop yield improvement under drought stress. *Field Crops Res.* 112, 119–123. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2009.03.009>
- BLYSTONE Shannan. 2020. La dynamique de l'eau de huit espèces de prairies. Université Aix Marseille, 25pp
- Brink, G.E., Pederson, G.A., 1998. White Clover Response to a Water-Application Gradient. *Crop Sci.* 38, 771–775. <https://doi.org/10.2135/cropsci1998.0011183X003800030025x>
- Cranston, L.M., Kenyon, P.R., Morris, S.T., Lopez-Villalobos, N., Kemp, P.D., 2016. Morphological and Physiological Responses of Plantain (*Plantago lanceolata*) and Chicory (*Cichorium intybus*) to Water Stress and Defoliation Frequency. *J. Agron. Crop Sci.* 202, 13–24. <https://doi.org/10.1111/jac.12129>
- Creek, D., Lamarque, L.J., Torres-Ruiz, J.M., Parise, C., Burlett, R., Tissue, D.T., Delzon, S., 2020. Xylem embolism in leaves does not occur with open stomata: evidence from direct observations using the optical visualization technique. *J. Exp. Bot.* 71, 1151–1159. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz474>
- Dodd, M.B., Orr, S.J., 1995. Seasonal growth, phosphate response, and drought tolerance of 11 perennial legume species grown in a hill-country soil. *N. Z. J. Agric. Res.* 38, 7–20. <https://doi.org/10.1080/00288233.1995.9513099>
- Durand, M., Brendel, O., Buré, C., Le Thiec, D., 2019. Altered stomatal dynamics induced by changes in irradiance and vapour-pressure deficit under drought: impacts on the whole-plant transpiration efficiency of poplar genotypes. *New Phytol.* 222, 1789–1802. <https://doi.org/10.1111/nph.15710>
- Garwood, E.A., Sinclair, J., 1979. Use of water by six grass species. 2. Root distribution and use of soil water. *J. Agric. Sci.* 93, 25–35. <https://doi.org/10.1017/S0021859600086081>
- Gouveia, C.S.S., Lebot, V., Pinheiro de Carvalho, M., 2020. NIRS Estimation of Drought Stress on Chemical Quality Constituents of Taro (*Colocasia esculenta* L.) and Sweet Potato (*Ipomoea batatas* L.) Flours. *Appl. Sci.* 10, 8724. <https://doi.org/10.3390/app10238724>
- Graves, M.E., McLean, N., Jones, G., Martin, R.C., 2012. Pasture and sheep performance response to sod-seeding red clover (*Trifolium pratense* L.) or white clover (*Trifolium repens* L.) into naturalized pastures in eastern Canada. *Anim. Feed Sci. Technol.* 177, 7–14. <https://doi.org/10.1016/j.anifeedsci.2012.06.006>
- Hardy, J.P., Anderson, V.J., Gardner, J.S., 1995. Stomatal characteristics, conductance ratios, and drought-induced leaf modifications of semiarid grassland species. *Am. J. Bot.* 82, 1–7. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1995.tb15641.x>
- Hochberg, U., Rockwell, F.E., Holbrook, N.M., Cochard, H., 2018. Iso/Anisohydry: A Plant–Environment Interaction Rather Than a Simple Hydraulic Trait. *Trends Plant Sci.* 23, 112–120. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.11.002>
- Holloway-Phillips, M.-M., Brodribb, T.J., 2011. Minimum hydraulic safety leads to maximum water-use efficiency in a forage grass: Minimum hydraulic safety, maximum water-use efficiency. *Plant Cell Environ.* 34, 302–313. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02244.x>
- Houssard, C., Escarre, J., Vartanian, N., 1992. Water stress effects on successional populations of the dioecious herb, *Rumex acetosella* L. *New Phytol.* 120, 551–559. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1992.tb01805.x>
- Huntjr, E., Rock, B., 1989. Detection of changes in leaf water content using Near- and Middle-Infrared reflectances☆. *Remote Sens. Environ.* 30, 43–54. [https://doi.org/10.1016/0034-4257\(89\)90046-1](https://doi.org/10.1016/0034-4257(89)90046-1)

- Ilijin, W.S., 1957. Drought Resistance in Plants and Physiological Processes. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 8, 257–274. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.08.060157.001353>
- Inostroza, L., Lobos, I., Acuña, H., Vásquez, C., Tapia, G., Monzón, G., 2017. NIR-Prediction of water-soluble carbohydrate in white clover and its genetic relationship with cold tolerance. *Chil. J. Agric. Res.* 77, 218–225. <https://doi.org/10.4067/S0718-58392017000300218>
- Jarvis - 1976 - The Interpretation of the Variations in Leaf Water.pdf, n.d.
- Jin, X., Shi, C., Yu, C.Y., Yamada, T., Sacks, E.J., 2017. Determination of Leaf Water Content by Visible and Near-Infrared Spectrometry and Multivariate Calibration in *Miscanthus*. *Front. Plant Sci.* 8, 721. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00721>
- Jones, H.G., 2014. *Plants and Microclimate* 428.
- Lavorel, S., Garnier, E., 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail: *Plant response and effect groups*. *Funct. Ecol.* 16, 545–556. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>
- Loucks, C.E.S., Deen, W., Gaudin, A.C.M., Earl, H.J., Bowley, S.R., Martin, R.C., 2018. Genotypic differences in red clover (*Trifolium pratense* L.) response under severe water deficit. *Plant Soil* 425, 401–414. <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3594-9>
- Manzoni, S., Vico, G., Porporato, A., Katul, G., 2013. Biological constraints on water transport in the soil–plant–atmosphere system. *Adv. Water Resour.* 51, 292–304. <https://doi.org/10.1016/j.advwatres.2012.03.016>
- Martínez-Vilalta, J., Poyatos, R., Aguadé, D., Retana, J., Mencuccini, M., 2014. A new look at water transport regulation in plants. *New Phytol.* 204, 105–115. <https://doi.org/10.1111/nph.12912>
- Ravenscroft, C.H., Fridley, J.D., Grime, J.P., 2014. Intraspecific functional differentiation suggests local adaptation to long-term climate change in a calcareous grassland. *J. Ecol.* 102, 65–73. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12168>
- Sergent, A.S., Segura, V., Charpentier, J.P., Dalla-Salda, G., Fernández, M.E., Rozenberg, P., Martínez-Meier, A., 2020. Assessment of resistance to xylem cavitation in cordilleran cypress using near-infrared spectroscopy. *For. Ecol. Manag.* 462, 117943. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.117943>
- Staniak, M., Książak, J., Bojarszczuk, J., Feledyn-Szewczyk, B., 2019. GAS EXCHANGE PARAMETERS IN RED COVER (TRIFOLIUM PRATENSE L.) AND FESTULOLIUM (FESTULOLIUM BRAUNII (K. RICHT) A. CAMUS) UNDER DROUGHT STRESS. *Appl. Ecol. Environ. Res.* 17, 213–230. https://doi.org/10.15666/aeer/1701_213230
- Survival and recovery of perennial forage grasses .pdf, n.d.
- Tuzet, A., Perrier, A., Leuning, R., 2003. A coupled model of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration: Coupled model of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration. *Plant Cell Environ.* 26, 1097–1116. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2003.01035.x>
- Velde, H.V.D., 2015. Combined elevated CO₂ and climate warming induces lagged effects of drought in *Lolium perenne* and *Plantago lanceolata*. *Plant Ecol* 13.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Wellstein, C., Poschlod, P., Gohlke, A., Chelli, S., Campetella, G., Rosbakh, S., Canullo, R., Kreyling, J., Jentsch, A., Beierkuhnlein, C., 2017. Effects of extreme drought on specific leaf area of grassland species: A meta-analysis of experimental studies in temperate and sub-Mediterranean systems. *Glob. Change Biol.* 23, 2473–2481. <https://doi.org/10.1111/gcb.13662>
- Xu, L., Zhou, Y.-P., Tang, L.-J., Wu, H.-L., Jiang, J.-H., Shen, G.-L., Yu, R.-Q., 2008. Ensemble preprocessing of near-infrared (NIR) spectra for multivariate calibration. *Anal. Chim. Acta* 616, 138–143. <https://doi.org/10.1016/j.aca.2008.04.031>
- Yan, W., Zhong, Y., Shangguan, Z., 2016. A meta-analysis of leaf gas exchange and water status responses to drought. *Sci. Rep.* 6, 20917. <https://doi.org/10.1038/srep20917>
- Zarebanadkouki, M., Carminati, A., 2014. Reduced root water uptake after drying and rewetting. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 177, 227–236. <https://doi.org/10.1002/jpln.201300249>

RESUME :

Les prairies couvrent 20% de la surface terrestre mondiale et ont des rôles essentiels d'un point de vue écologique et économique. Depuis les années 1850, la température mondiale a augmenté de 1.5°C et les épisodes de sécheresse se sont multipliés. La sécheresse impacte le fonctionnement de ces écosystèmes, il est devenu nécessaire de savoir comment vont répondre les prairies à ce changement climatique. Nous avons donc étudié les flux d'eau chez plusieurs espèces prairiales pendant et après un déficit hydrique en suivant plusieurs traits écophysologiques foliaires et racinaires sur trois périodes de mesure (Référence, Stress hydrique et Récupération) afin de savoir comment ces espèces répondent au stress hydrique. Les variations intra et inter journalières des traits ont été étudiées. Nous avons profité de cette étude pour mettre en place une méthode indirecte d'estimation des teneurs en eau racinaires à l'aide d'une calibration basée sur la spectroscopie proche infrarouge. Les analyses ont montré que certaines espèces sont plus tolérantes que d'autres au déficit hydrique et que les adaptations au stress hydrique varient inter spécifiquement et peuvent être morphologiques et/ou physiologiques. Les droites de régression des prédictions des calibrations semblent pouvoir permettre l'estimation des teneurs puisque les R^2 des droites sont supérieurs à 0.84.

Mots clés : écophysologie, sécheresse, spectroscopie proche infrarouge, prairie et tolérance

ABSTRACT:

Grasslands cover 20% of the world's land surface and have essential ecological and economic roles. Since the 1850s, the global temperature has increased by 1.5°C and drought episodes have multiplied. Drought affects the functioning of these ecosystems, and it has become necessary to know how grasslands will respond to this facet of climate change. We therefore studied several grassland species during and after a period of water deficit by monitoring leaf and root ecophysiological traits over three measurement periods (Reference, Water Stress and Rehydration) to find out how these species respond to water stress. Intra- and inter-day trait variation was examined. We also developed and tested an indirect method for estimating root water content using a calibration based on near infrared spectroscopy. Results showed that some species are more tolerant than others to water deficit and that adaptations to water stress vary inter-specifically and can be morphological and/or physiological. The regression lines of the predictions of the calibrations seem to allow the estimation of the contents since the R^2 of the lines are higher than 0.84.

Keywords: ecophysiology, drought, near infrared spectroscopy, grassland and tolerance