



HAL
open science

La dynamique de l'eau de huit espèces de prairies

Shannan Blystone

► **To cite this version:**

Shannan Blystone. La dynamique de l'eau de huit espèces de prairies. Sciences de l'environnement. 2020. hal-04069133

HAL Id: hal-04069133

<https://hal.inrae.fr/hal-04069133>

Submitted on 14 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.

Mention : Biodiversité, écologie et évolution (BEE)

Parcours : Biodiversité : Fonctions et conservation

Finalité : *Biodiversité et fonctionnement des écosystèmes (BioEffect)*

La dynamique de l'eau de huit espèces de prairies

Mémoire de Stage de deuxième année de Master

Présenté par : **Shannan BLYSTONE**

Année 2019-2020

Structure d'accueil : INRAE

Encadrante : Catherine PICON-COCHARD

Tuteur universitaire : Jean-Philippe MEVY

Responsable pédagogique : Brigitte TALON

Mention : Biodiversité, écologie et évolution (BEE)

Parcours : Biodiversité : Fonctions et conservation

Finalité : *Biodiversité et fonctionnement des écosystèmes (BioEffect)*

La dynamique de l'eau de huit espèces de prairies

Mémoire de Stage de deuxième année de Master

Présenté par : **Shannan BLYSTONE**

Année 2019-2020

Structure d'accueil : INRAE

Encadrante dans la structure d'accueil : Catherine PICON-COCHARD

Tuteur universitaire : Jean-Philippe MEVY

Responsable pédagogique : Brigitte TALON

Charte relative à la lutte contre le plagiat de d'Aix Marseille Université

Approuvée par le Conseil des Etudes et de la Vie Universitaire de l'Université d'Aix-Marseille en date du 4 octobre 2012,

Approuvée par le Conseil Scientifique de l'Université d'Aix-Marseille en date du 16 octobre 2012,
Approuvée par le Conseil d'Administration de l'Université d'Aix-Marseille en date du 27 novembre 2012,

Préambule

Afin de garantir la qualité des diplômes délivrés à ses usagers, l'originalité des publications pédagogiques et scientifiques de ses personnels enseignants et/ou chercheurs, et faire respecter les droits de propriété intellectuelle des auteurs, l'Université d'Aix-Marseille est engagée dans la lutte contre le plagiat.

Les travaux réalisés par les usagers et par les personnels de l'Université doivent répondre à l'ambition de produire un savoir inédit et d'offrir une lecture nouvelle et personnelle d'un sujet.

Les travaux concernés par cette obligation sont notamment : les thèses, les mémoires, les articles, les supports de cours, sans que cette liste soit exhaustive.

Article 1

Le plagiat consiste à reproduire un texte, une partie d'un texte, toute production littéraire ou graphique, ou les idées originales d'un auteur, sans lui en reconnaître la paternité

Tout plagiat, quel qu'en soit le support, constitue une faute.

Le plagiat constitue à la fois la violation la plus grave de l'éthique universitaire et un acte de contrefaçon. C'est un délit au sens de l'article L 335-2 du code de la propriété intellectuelle.

En outre, le fait de commettre un plagiat dans un document destiné à être publié constitue une circonstance aggravante.

Article 2

Les usagers et les personnels de l'Université ne doivent pas commettre de plagiat dans leurs travaux.

Article 3

Les reproductions de courts extraits de travaux préexistants en vue d'illustration ou à des fins didactiques sont admises sans nécessité de demander le consentement de l'auteur, uniquement dans le strict respect de l'exception de courte citation.

Dans ce cadre, les usagers et les personnels de l'Université s'engagent, lorsqu'ils reproduisent de courts extraits de tels travaux, à identifier clairement qu'il s'agit d'un emprunt, en apposant des guillemets, et en indiquant le nom de l'auteur et la source de l'extrait.

Article 4

L'Université d'Aix-Marseille est attachée au respect des droits de propriété intellectuelle et se réserve la possibilité de rechercher les tentatives de plagiat, notamment par l'utilisation d'un logiciel adapté.

Article 5

Les cas présumés de plagiat feront l'objet de poursuites engagées par l'Université devant les instances compétentes, et leurs auteurs seront passibles de sanctions disciplinaires.

Ces violations des droits de propriété intellectuelle pourront également donner lieu à des poursuites judiciaires.

Je, soussigné-e, Shannan BLYSTONE certifie avoir pris connaissance de la présente charte et l'avoir respectée

Fait à Clermont Ferrand le 20 Novembre 2020 Signature :



REMERCIEMENTS

Je voudrais avant tout adresser un immense merci à Catherine Picon-Cochard. J'ai eu beaucoup de chance de vous retrouver l'année dernière et d'être prise sous votre aile la dernière année de mon master. J'ai tellement appris de vous et votre aide avec ce mémoire était incommensurable. Vous rencontrer a changé ma vie dans ma carrière scientifique. Merci à Anne Bousquet-Melou pour votre attention et votre considération pendant cette année très étrange et difficile du coronavirus. Vous avez maintenu le fonctionnement du programme, malgré les quarantaines et les difficultés rencontrées par de nombreux étudiants. Merci à Perrine Pigeon pour votre soutien et votre aide tenaces pendant la fin de notre master. Je voudrais adresser un merci infini à mon mari et à mon fils. Nous nous sommes tous tellement sacrifiés afin que je finisse le master, surtout toi, Loup. Je suis désolé d'avoir été constamment à l'école les quatre premières années de ta vie. Enfin, je voudrais dédier ce travail à mon père. Tu es l'éternel phare de ma vie et le substrat à partir duquel j'ai pu tout construire. En science, nous nous appuyons sur des constantes, et dans ma vie tu as été ma constante. Merci d'être toujours là.

Ceci est pour toi, B.

TABLE DES MATIERES

Charte relative à la lutte contre le plagiat d'Aix Marseille Université

Remerciements

Liste des tableaux

Liste des figures

Tables des Annexes

1. Introduction	1
2. Matériel et méthodes.....	4
3. Résultats.....	10
4. Discussion.....	20
5. Conclusion.....	24

Références des citations

Annexes

Résumé et mots-clés

LISTE DES TABLEAUX

I. Densité stomatique (mm ²) pour les côtés des feuilles adaxiale et abaxiale de chaque espèce.....	10
II. Résultats de l'ANOVA explorant les variations de la conductance stomatique inter-quotidienne et intra-quotidienne.....	12
III. Conductance stomatique abaxiale moyenne sur tous les jours et toutes les blocs de temps.....	14
IV. L'influence des caractères végétaux sur la conductance stomatique.....	17
V. Stratégies écologiques de chaque espèce basée sur la relation entre les potentiels hydriques « predawn » et « midday ».....	19

LISTE DES FIGURES

1. Stomates abaxiaux de <i>Dactylis glomerata</i>	10
2. Stomates adaxiaux de <i>Dactylis glomerata</i>	10
3. Densité stomatique abaxiale et adaxiale pour chaque espèce.....	11
4. Variation inter-quotidienne de la conductance stomatique.....	13
5. Variation intra-quotidienne de la conductance stomatique.....	13
6. Résultats de l'analyse PCA des traits végétaux	15
7. Visualisation de chaque espèce à trois blocs de temps.....	15
8. Résultats de la classification hiérarchique des traits végétaux.....	16
9. Conduction stomatique en fonction de la température chez toutes les espèces.....	17
10. La relation entre la conductance stomatique et le potentiel hydrique foliaire chez toutes les espèces	19

TABLE DES ANNEXES

I. Photos des stomates abaxiaux et adaxiaux de chaque espèce

1. Introduction

Les biomes des prairies couvrent jusqu'à 40% de la surface de la Terre, notamment de grandes parties de l'Amérique du Nord et du Sud, de l'Afrique, de l'Australie et de l'Eurasie (Blair *et al.* 2014 ; Dixon *et al.* 2014). 45% de la France est couverte de prairies permanentes ou semi-permanentes¹, ce qui en fait des formations à la fois écologiquement et économiquement importantes (Huyghe *et al.*, 2015). Les prairies sont définies comme des formations ayant au moins 25% de couverture de graminéoïde avec une dominance variable des plantes herbacées, moins de 25% de couverture arbustive, moins de 10% de couverture arborée dans les régions tempérées et moins de 40% de couverture arborée dans les régions tropicales. Dans la prairie à « *tallgrass* » de l'est des États-Unis, on trouve plus d'une centaine d'espèces végétales dans seulement deux hectares de prairie (Risser 1988). De petites parcelles de prairies paléarctiques en Europe peuvent contenir une plus grande diversité végétale que les forêts tropicales humides (Dengler *et al.*, 2014) La biodiversité des prairies fournit une quantité vaste et vitale de services écosystémiques aux humains, à la fois agricoles et non agricoles. 25% des prairies dans le monde sont utilisées pour l'agriculture et 90% des prairies tempérées du nord ont été converties à des fins agricoles (Lin *et al.*, 2011; Wills & Landis 2018), faisant des prairies une partie importante de l'économie alimentaire mondiale. Les prairies contribuent également à la quantité et à la qualité de l'eau douce disponible, à la régulation du climat, à la pollinisation et à la prévention de l'érosion (Bengtsson *et al.*, 2019)

Les prairies jouent un rôle important dans la régulation du climat grâce à leur capacité à séquestrer des quantités importantes de carbone atmosphérique, ce qui en fait le deuxième puits de carbone le plus important au monde après les forêts. Soussana *et al.* ont constaté que le stockage du carbone peut atteindre 128 g C/m² dans les systèmes pâturés. D'autres publications citées par Soussana *et al.* donnent un taux de stockage du carbone pouvant aller jusqu'à 215 g C/m² séquestrés par an pour les systèmes de prairie utilisés comme fermes laitières. À l'échelle mondiale, les prairies contiennent environ un tiers du carbone organique aérien et souterrain (Tessema *et al.*, 2020). Surtout, la séquestration du carbone est intrinsèquement liée au flux d'eau dans les écosystèmes des prairies. Le carbone est séquestré dans les systèmes végétaux

¹ Les prairies permanentes et semi-permanentes se distinguent selon leur association temporelle aux activités humaines. Les prairies permanentes sont hors de rotation des cultures depuis au moins cinq ans, tandis que les prairies semi-permanentes sont encore fortement gérées par les humains depuis moins de cinq ans (Dixon *et al.*, 2014)

lorsque la photosynthèse a lieu et produit de la biomasse. La photosynthèse produit des sucres – des molécules riches en carbone – qui sont distribués dans la plante via le phloème ; l'eau est un réactif nécessaire dans le processus de photosynthèse. En plus, pour chaque molécule de dioxyde de carbone fixée lors de la photosynthèse, mille molécules d'eau sont perdues (Schulze *et al.*, 2019). Dans les plantes, l'acquisition de dioxyde de carbone par la plante et le mouvement de l'eau sont contrôlés par la diffusion des gaz à travers les stomates. Ainsi, la dynamique de l'eau et le cycle du carbone sont intrinsèquement couplés dans les systèmes végétaux à l'échelle de la feuille.

L'eau traverse les systèmes végétaux dans un continuum sol-plante-atmosphère. L'eau pénètre dans le système par les précipitations où elle se lie aux particules du sol, s'écoule dans la nappe phréatique ou sort du système sous forme de ruissellement ; l'eau sort également du système par la transpiration des plantes, l'évaporation du sol et l'évaporation de l'eau interceptée sur les feuilles. Le mouvement de l'eau dans le système est entraîné par la quantité d'énergie climatique disponible, la capacité des plantes à utiliser cette énergie, la surface foliaire du système qui transpire et les propriétés du sol telles que la porosité et la capacité de rétention d'eau (Granier 2007). À l'échelle des plantes individuelles, l'eau est déplacée à travers le continuum sol-plante-atmosphère via un différentiel de potentiels hydriques, la cohésion des molécules d'eau et la régulation des stomates. La théorie de la cohésion-tension cite la cohésion des molécules d'eau comme un moteur du mouvement de l'eau dans les plantes. Les molécules d'eau sont polaires et sont donc attirées les unes vers les autres. Cette attraction fait circuler l'eau à travers la plante lorsque les molécules d'eau quittent la plante à travers les stomates (Jones 2014). L'eau s'écoule des zones à fort potentiel hydrique vers les zones à faible potentiel hydrique. Dans des conditions hydriques normales, le potentiel hydrique est le plus élevé dans le sol et diminue progressivement à mesure qu'il monte à travers les organes végétaux. Ce différentiel de potentiel hydrique tire l'eau du sol vers les racines des plantes, vers le haut à travers le système vasculaire et hors des stomates dans les feuilles. L'eau sort des stomates en raison de la différence entre la pression de vapeur d'eau dans l'atmosphère et la cavité stomatique (Manzoni *et al.*, 2011). La régulation des stomates contrôle le mouvement de l'eau en déterminant si l'eau peut ou non quitter physiquement les stomates, impactant ainsi l'ensemble du système hydrique de la plante. La nuit, et en cas de sécheresse, les plantes ferment les stomates afin de limiter la perte d'eau et d'augmenter ou de maintenir l'état hydrique des plantes ; cependant, la fermeture des stomates doit être équilibrée avec les besoins énergétiques de la plante, car la photosynthèse ne peut pas se produire lorsque les stomates sont fermés en raison de l'incapacité du dioxyde de

carbone à entrer. Lorsque la photosynthèse s'arrête, la plante cesse de croître et ne parvient pas à produire de nouvelle biomasse (Schulze *et al.*, 2019).

Le couplage de la dynamique de l'eau et du cycle du carbone dans les plantes les amène à avoir différentes stratégies écologiques pour équilibrer la production de biomasse et l'utilisation de l'eau, notamment dans des conditions de stress hydrique. La régulation des stomates varie selon les espèces, et les stratégies de régulation ont été liées au potentiel hydrique des feuilles. Les plantes isohydriques – parfois appelées *water savers* – régulent strictement les stomates afin de maintenir un potentiel hydrique constant des feuilles, tandis que les plantes anisohydriques – *water spenders* – choisissent une stratégie réglementaire moins rigide et permettent au potentiel hydrique des feuilles de varier (Hoshika *et al.*, 2019). Les deux stratégies ont des coûts et des avantages. Dans des conditions normales, sans stress hydrique, les stratégies anisohydriques ont tendance à produire une conductance stomatique plus élevée et donc à produire plus de biomasse. Cependant, les stratégies isohydriques ont tendance à être protectrices dans des conditions de sécheresse (Sade *et al.*, 2012). Il a été montré dans la littérature que l'isohydrie et l'anisohydrie existent sur un spectre et que la stratégie d'une plante dépend également du contexte environnemental. La même espèce peut présenter différentes stratégies dans différents environnements. Des études sur *Vitis vinifera* ont montré que l'environnement est aussi influent sur la dynamique de l'eau des plantes que le génotype, et que la plupart des plantes utiliseront des stratégies anisohydriques dans des conditions bien arrosées (Hochberg *et al.*, 2018).

La régulation des stomates fait partie d'une stratégie écologique plus large de prévention de la déshydratation. Dans des conditions de stress hydrique, les plantes utilisent de nombreuses stratégies soit pour éviter la déshydratation, soit pour la tolérer (Touchette *et al.*, 2007). Les stratégies d'évitement de la déshydratation peuvent consister en une régulation stomatique élevée, des changements dans l'efficacité d'utilisation de l'eau (variable dite WUE, acronyme de *water use efficiency*) ou une croissance accrue des racines afin de rechercher de l'eau. Les stratégies de tolérance à la déshydratation permettent à la plante de tolérer le stress hydrique, plutôt que de l'éviter. Ces stratégies comprennent l'ajustement osmotique, une accumulation d'osmolytes dans les cellules végétales qui maintient l'intégrité structurelle des cellules et permet l'absorption d'eau des sols pendant le stress de sécheresse (Zwicke *et al.*, 2015). L'utilisation de l'eau par une plante, et en particulier sa résistance au stress hydrique, dépend de la synergie de multiples stratégies écologiques d'utilisation de l'eau.

La compréhension de la dynamique de l'eau des espèces fourragères contribuera à comprendre comment les prairies et les systèmes agricoles français pourraient répondre à l'augmentation de la sécheresse et de la chaleur prédite par les modèles climatiques, et comment les services écosystémiques, comme la séquestration du carbone, pourraient changer. Ce travail étudiera la dynamique de l'eau, à travers le temps, de chaque espèce, en monoculture, dans l'environnement contrôlé d'une chambre de culture. Les facteurs environnementaux tels que l'humidité du sol, la lumière et la température seront mesurés. La conductance stomatique, la densité stomatique, la biomasse aérienne et racinaire, la surface foliaire (sigle LSA, acronyme de *leaf surface area*), la surface foliaire spécifique (sigle SLA, acronyme de *specific leaf area*) et le potentiel hydrique des feuilles seront mesurés pour chaque espèce afin de comprendre la dynamique de l'eau des plantes. La dynamique de l'eau sera considérée à travers la notion des stratégies écologiques de chaque espèce concernant l'utilisation de l'eau. Les objectifs de cette étude sont : 1) de déterminer les fluctuations inter et intra-journalières de la conductance stomatique pour chaque espèce dans des conditions normales, sans stress hydrique, et 2) de comprendre la relation entre les variables environnementales, les traits végétaux et la dynamique de l'eau de chaque espèce à travers la notion des stratégies écologiques.

2. Matériel et méthodes

2.1 Conditions expérimentales

Les expériences ont été réalisées entre février et octobre 2020, dans une chambre de culture. La chambre de culture avait un cycle jour et nuit, avec des lumières allumées commençant à 8 : 00 et s'éteignant à 22 : 00, ce qui équivaut à 560 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ de lumière. La température a été maintenue à environ 21,4°C pendant la journée et 18,5°C pendant la nuit. L'humidité relative a été mesurée en continu et maintenue à environ 62-72%. Les niveaux de CO₂ ont été surveillés (GMP343, Vaisala) et les valeurs ont atteint 460 $\mu\text{mol}/\text{mol}$. Les plantes ont été arrosées quotidiennement, avec 500 ml d'eau, à l'exception des week-ends et des jours fériés, afin de maintenir des conditions hydriques normales, sans stress hydrique.

2.2 Matériel végétal

Les huit espèces de prairies étudiées dans ce travail sont *Onobrychis viciifolia*, *Medicago sativa*, *Rumex acetosa*, *Dactylis glomerata*, *Festuca arundinacea*, *Trifolium repens*, *Plantago lanceolata* et *Taraxacum officinale*. Elles ont été étudiées, en monoculture, dans des rhizotrons. Les rhizotrons étaient constitués de boîtes de 95 cm x 40 cm x 5 cm, équipées d'un côté en

plexiglas. Une toile a été placée entre les racines et le sol afin d'observer la croissance des racines à travers le plexiglas. Les plantes avaient diverses origines. Des graines de deux espèces ont germées, donnant quatre plantes d'*Onobrychis viciifolia*, écotype Perly, produites à partir de graines fournies par SAINFOLIA, coopérative agro-écologique de Viapres-le-petit (www.sainfoin.edu) ; trois plantes de *Medicago sativa* (variété Maga) ont germées à partir de graines stockées dans une chambre froide (graines provenant d'une coopérative biologique). Les autres plantes ont été transplantées à partir d'un monolithe de prairie dans la commune de St-Genès-Champanelle, France, à une altitude de 890 m. Une plante de *Rumex acetosa*, une plante de *Taraxacum officinale*, trois plantes de *Trifolium repens*, une plante de *Plantago lanceolata* et trois tiges de *Dactylis glomerata* et *Festuca arundinacea* ont été transplantées. Tous les rhizotrons ont été remplis de terre provenant du site d'échantillonnage de St-Genès-Champanelle, à l'exception du rhizotron contenant des plantes d'*Onobrychis viciifolia*. Ce rhizotron a été rempli d'un mélange 60/40 de sol provenant respectivement des sites d'échantillonnage de St-Genès-Champanelle et Limagne, France, en raison de l'intolérance de cette espèce aux sols acides.

2.3 Densité stomatique

Les densités stomatiques (mm²) ont été obtenues pour chaque espèce sur les faces adaxiale et abaxiale des feuilles par la méthode des empreintes stomatiques. Un vernis à ongles transparente a été appliqué sur les côtés adaxial et abaxial des feuilles ou des folioles attachées, puis décollé de la surface des feuilles avec du scotch transparent. L'ensemble a été fixé sur une lame de microscope afin de compter les stomates. Le microscope utilisé était un Zeiss Axio Scope.A1 ; des grossissements de 40x et 26x ont été utilisés, selon l'espèce et la taille des stomates. Des photos ont été prises de la partie visible de la lame de microscope pour chaque espèce et pour chaque face de feuille (abaxiale et adaxiale). Le nombre de stomates dans la zone de surface connue de la partie visible de la lame de microscope a été utilisé pour calculer les densités stomatiques. Trois répétitions ont été faites pour chaque côté de la feuille, adaxiale et abaxiale, pour chaque espèce, et ces répétitions ont été moyennées ensemble pour donner une valeur de densité stomatique, par côté de feuille, par espèce.

2.4 Potentiel hydrique foliaire

Des psychromètres (PSY1-Stem, ICT International PtyLtd, <http://au.ictinternational.com/products/psy1-stem-psychrometer/>) ont été utilisés pour mesurer le potentiel hydrique des feuilles toutes les 15 minutes. Ces mesures ont permis de mieux

comprendre les oscillations quotidiennes des potentiels hydriques des feuilles dans des conditions hydriques normales en ce qui concerne l'ampleur du changement entre les mesures diurnes et nocturnes et les fluctuations inter-quotidiennes. Des psychromètres ont été placés sur des feuilles ou des folioles adjacentes à celles mesurées par un poromètre afin d'optimiser l'association des valeurs de conductance stomatique aux valeurs du potentiel hydrique des feuilles. Des mesures ont été effectuées pour chaque espèce aux périodes suivantes : 29 juillet-7 août 2020 : *Plantago lanceolata* ; 10-12 août 2020 : *Dactylis glomerata* ; 17-21 août 2020 : *Taraxacum officinale* ; 24-28 août 2020 : *Trifolium repens* ; 7-11 septembre 2020 : *Medicago sativa* ; 15-17 septembre 2020 : *Onobrychis viciifolia* ; 30 septembre - 3 octobre 2020 : *Festuca arundinacea* ; 7-12 octobre 2020 : *Rumex acetosa*. La variation de la durée de mesure de chaque plante résulte d'erreurs dans l'application de l'équipement et de la nécessité de répéter certaines mesures.

2.5 Conductance stomatique

La conductance stomatique de chaque espèce a été mesurée à l'aide d'un poromètre (AP4 DELTA-T Devices Ltd, <http://www.delta-t.co.uk/>). Les mesures ont eu lieu entre juillet et octobre 2020. Seule la conductance stomatique abaxiale de chaque espèce a été mesurée ; cette limitation était nécessaire pour obtenir des lectures de mesure de lumière précises à partir du poromètre en raison de l'emplacement du capteur de lumière. Trois feuilles de chaque espèce ont été sélectionnées pour les mesures, adjacentes aux feuilles attachées aux psychromètres. Trois mesures ont été effectuées sur chaque feuille, et ce, à trois moments de la journée (T1: matin, T2: midi et T3: après-midi). La conductance stomatique a été mesurée pendant 3 à 7 jours, selon chaque espèce. Les variations du nombre de jours de mesure de chaque espèce étaient attribuables à la disponibilité de l'équipement. Ce protocole a été couplé à des mesures de l'humidité du sol, de la lumière, de la température, de la biomasse racinaire, de la biomasse aérienne, de la surface foliaire, de la densité stomatique, du potentiel hydrique des feuilles et de la surface foliaire spécifique. Le protocole a permis d'étudier la variation inter et intra-quotidienne de la conductance stomatique pour chaque espèce, de comparer la conductance stomatique entre les espèces et de comprendre l'influence des facteurs environnementaux et des traits végétaux sur la conductance stomatique.

2.6 Humidité du sol

L'humidité du sol a été surveillée en continu, toutes les 15 minutes, dans tous les rhizotrons. Un capteur (EC-5, Decagon) a été placé à une profondeur de 16 cm et connecté à un enregistreur

de données (EM50, Decagon). Ces mesures ont été corrélées aux mesures de la température, la lumière, et la conductance stomatique afin de mieux comprendre la dynamique de l'eau de chaque espèce.

2.7 Surface foliaire

La surface foliaire totale (LSA) de chaque rhizotron a été mesurée pour chaque espèce entre juillet et octobre 2020. Après avoir terminé toutes les mesures sur chaque espèce, les rhizotrons ont été démantelés et les plantes ont été coupées et triées par type d'organe : feuilles, tiges, organes floraux et matière morte. Toutes les feuilles ont été scannées à l'aide d'un compteur de surface LI-3100C (Li-Cor) afin d'obtenir les valeurs de surface totale des feuilles pour chaque rhizotron. Toutes les espèces ont été scannées deux fois et la valeur finale de la surface foliaire par espèce était une moyenne des deux scans.

2.8 Poids frais et secs

Après avoir coupé les plantes, des poids frais des feuilles ont été mesurés à l'aide d'une balance (Mettler AE 160) avec une erreur de $\pm 1\%$. Après séchage au four à 60°C pendant 48 heures, des poids secs ont été pris de la biomasse aérienne et souterraine dans chaque rhizotron. Ces mesures ont permis de calculer la surface foliaire spécifique (SLA, cm^2g^{-1}).

2.9 Analyses statistiques

Densité stomatique

Les mesures obtenues au cours de l'expérience ont donné trois valeurs de densité stomatique, par côté de feuille, par espèce. Ces trois valeurs, par côté, ont été moyennées, pour donner une valeur de densité stomatique pour chaque côté, pour chaque espèce. Les valeurs moyennes des densités stomatiques sur les côtés abaxial et adaxial des feuilles ont été analysées statistiquement pour déterminer si elles étaient ou non significativement différentes. Cela nous a permis de déterminer si les plantes étaient amphistomatiques, hypostomatiques ou hyperstomatiques. Une ANOVA a été réalisée en utilisant R (version 4.0.3) pour déterminer l'effet du côté des feuilles (abaxial ou adaxial) et des espèces sur la densité stomatique. Des tests de Bartlett et Shapiro ont été utilisés pour tester la normalité des données et pour tester l'homogénéité des variances. Un test de Tukey a ensuite été réalisé pour déterminer s'il y avait ou non des différences significatives dans les densités stomatiques entre les espèces et entre les côtés.

Conductance stomatique

En utilisant les mesures de conductance stomatique prises entre juillet et octobre 2020, une ANCOVA a été réalisée en utilisant R (version 4.0.3) pour rechercher toute variation inter ou intra-quotidienne significative au sein des espèces, ainsi que pour comparer la conductance stomatique entre espèces. Les packages lmerTest et ggplot2 ont été utilisés pour ces analyses. La conductance stomatique a été utilisée comme variable réponse, et l'espèce, le jour et l'heure comme variables explicatives. Un modèle mixte a été utilisé avec le « numéro de feuille » comme variable aléatoire. Un test de Tukey a ensuite été réalisé pour déterminer s'il y avait des différences significatives de conductance stomatique entre les espèces, entre les jours et à des moments différents au cours de la même journée pour chaque espèce.

Traits végétaux

A l'aide de R (version 4.0.3) et du package FactoMineR, une analyse ACP a été réalisée à partir des traits végétaux afin de mieux comprendre les relations entre eux. Toutes les variables utilisées dans l'analyse ont été mesurées entre juillet et octobre 2020. Les traits végétaux inclus dans l'analyse étaient la biomasse racinaire, la biomasse aérienne, la surface foliaire, le potentiel hydrique moyen des feuilles, la densité stomatique abaxiale, la conductance stomatique moyenne, la surface foliaire spécifique et la différence moyenne entre les potentiels hydriques foliaires « midday » et « predawn ». Les variables ont été moyennées pour toutes les dates en fonction de tranches de temps afin de réaliser l'analyse ACP. Un « scree plot » a été généré pour déterminer la variation expliquée par chaque composant principal, et un graphique de corrélation a été utilisé pour déterminer dans quelle mesure chaque variable était représentée dans chaque composant principal. Enfin, une classification hiérarchique (CAH) a été faite pour étudier les espèces regroupées en fonction des traits des plantes.

L'influence des variables environnementales et des traits végétaux sur la conductance stomatique

En utilisant les mesures de conductance stomatique, prises entre juillet et octobre 2020, des modèles mixtes ont été réalisés en utilisant R (version 4.0.3) et les packages lmerTest.

Afin d'examiner les variations des réponses aux variables environnementales, un modèle mixte a été élaboré pour chaque espèce. La conductance stomatique a été utilisée comme variable réponse, et les valeurs associées de température, d'humidité du sol et de lumière ont été utilisées

comme variables explicatives. Les interactions entre toutes les variables explicatives ont été testées et la variable « numéro de feuille » (3 répétitions) a été utilisée comme variable aléatoire.

Un modèle mixte final a été construit pour déterminer la relation entre la conductance stomatique et les traits végétaux. La conductance stomatique de toutes les espèces a été utilisée comme variable réponse, et les variables explicatives utilisées étaient les valeurs associées de LSA, de SLA, de la biomasse aérienne, de la biomasse racinaire, du potentiel hydrique foliaire, de la densité stomatique, et de la différence entre les potentiels hydriques foliaires de « midday » et « predawn ». La variable « numéro de feuille » a été utilisée comme variable aléatoire.

Variation des variables environnementales

Afin de comprendre les variations inter-journalières et intra-quotidiennes de la dynamique de l'eau, nous avons testé l'homogénéité des variables environnementales. Afin d'explorer la variation des variables environnementales tout au long de la durée de l'étude de chaque espèce, trois tests ANOVA ont été effectués pour chaque espèce, avec la lumière, la température et l'humidité du sol comme variables réponses. La date et le bloc de temps ont été utilisés comme variables explicatives dans tous les modèles afin de déterminer si les variables environnementales variaient considérablement entre et au sein des jours.

Détermination des stratégies d'utilisation de l'eau

Selon la méthode conçue par Martinez-Vilalta *et al.*, un modèle linéaire simple a été construit pour tester la relation entre les potentiels hydriques foliaires de « midday » et « predawn ». Selon ces auteurs, la pente de la relation linéaire entre le potentiel hydrique foliaire de « predawn » et « midday » est indicative de la stratégie écologique d'une plante concernant l'utilisation de l'eau. Martinez-Vilalta *et al.* donnent des critères spécifiques pour décrire les stratégies écologiques en fonction de la valeur de la pente: isohydrique strict (pente = 0), isohydrique partiel ($0 < \text{pente} < 1$), anisohydrique strict (pente = 1) et anisohydrique extrême (pente > 1). Cette méthode a été développée dans des conditions de stress dû à la sécheresse ; cependant, nous testerons la capacité de cette méthode à décrire le comportement des plantes dans des conditions normales, sans stress hydrique.

Enfin, nous avons créé des modèles mixtes pour chaque espèce de la relation entre le potentiel hydrique foliaire et la conductance stomatique. Ces informations nous ont permis de voir avec quelle efficacité chaque espèce régule sa transpiration en réponse à l'état hydrique de la plante.

Tous les modèles linéaires pour explorer les stratégies d'utilisation de l'eau ont été réalisés en utilisant R (version 4.0.3) et le package lmerTest. La variable « numéro de feuille » a été utilisée comme variable aléatoire.

3. Résultats

3.1 Densité stomatique

Pour chaque espèce, les valeurs de la densité stomatique des côtés des feuilles abaxiale et adaxiale sont résumées dans le **Tableau I**. Des photos des empreintes stomatiques des côtés des feuilles adaxiale et abaxiale de chaque espèce peuvent être consultées à l'**Annexe I**. Ci-dessous, sur la **Figure 1** et **2**, les photos des stomates abaxiaux et adaxiaux de *Dactylis glomerata*.

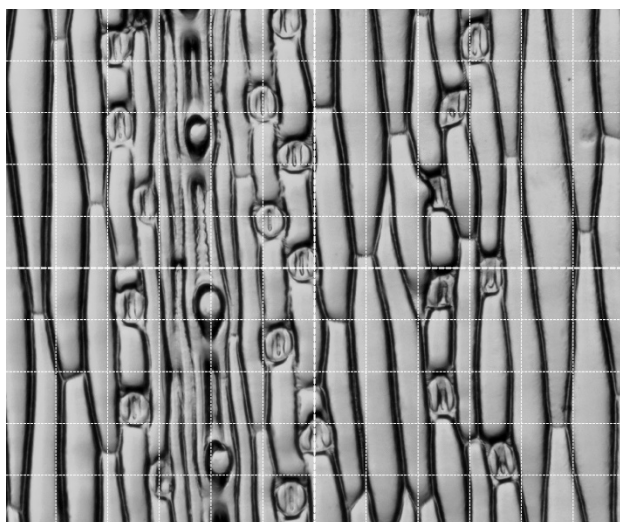


Figure 1. Stomates abaxiaux de *Dactylis glomerata*

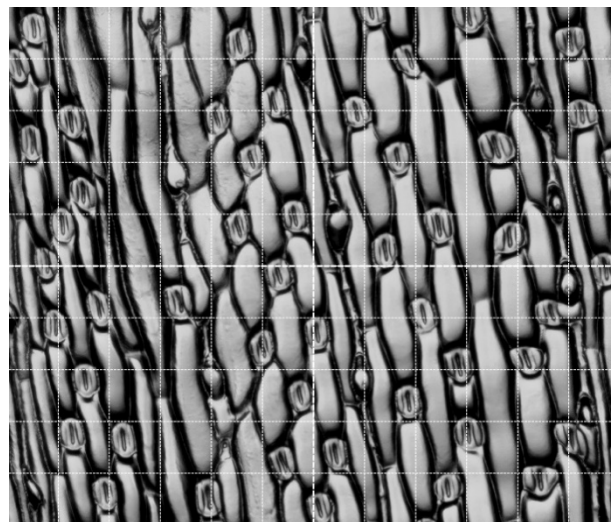


Figure 2. Stomates adaxiaux de *Dactylis glomerata*

Tableau I. Densité stomatique (mm²) pour les côtés des feuilles adaxiale et abaxiale de chaque espèce

Espèce	Côté feuille	Densité stomatique (mm ²)
<i>Dactylis glomerata</i>	abaxial	94.86
<i>Dactylis glomerata</i>	adaxial	189.72
<i>Festuca arundinacea</i>	abaxial	63.24
<i>Festuca arundinacea</i>	adaxial	51.74
<i>Medicago sativa</i>	abaxial	145.24
<i>Medicago sativa</i>	adaxial	208.78
<i>Onobrychis viciifolia</i>	abaxial	155.23
<i>Onobrychis viciifolia</i>	adaxial	232.84
<i>Plantago lanceolata</i>	abaxial	188.29
<i>Plantago lanceolata</i>	adaxial	171.04
<i>Rumex acetosa</i>	abaxial	60.37
<i>Rumex acetosa</i>	adaxial	38.81
<i>Taraxacum officinale</i>	abaxial	335.87

<i>Taraxacum officinale</i>	adaxial	217.86
<i>Trifolium repens</i>	abaxial	198.35
<i>Trifolium repens</i>	adaxial	336.33

Les résultats du test ANOVA explorant la relation entre la densité stomatique et les variables côté feuille et espèce ont révélé que la densité stomatique est significativement influencée par l'espèce, le côté feuille et l'interaction des deux variables (valeur p : $4,38e-15$; p -valeur : 0,01 ; valeur p : $2,29e-06$). Le test de Tukey a révélé que *Dactylis glomerata*, *Festuca arundinacea*, *Medicago sativa*, *Onobrychis viciifolia*, *Plantago lanceolata* et *Rumex acetosa* sont amphistomatiques, sans différence significative de densité stomatique entre les côtés abaxial et adaxial des feuilles. Bien qu'il n'y ait pas de différence significative de densité stomatique entre les côtés adaxial et abaxial, il y avait une concentration plus élevée de stomates sur les côtés adaxiaux des feuilles pour *Dactylis glomerata*, *Medicago sativa* et *Onobrychis viciifolia*. Une plus grande concentration de stomates a été trouvée du côté abaxial des feuilles pour *Festuca arundinacea*, *Plantago lanceolata* et *Rumex acetosa*. Il y avait une différence significative entre les côtés des feuilles adaxiale et abaxiale pour *Trifolium repens* (valeur p : 0,003) avec plus de stomates situés sur le côté adaxial des feuilles, ce qui rend *Trifolium repens* hyperstomatique. Il y avait également une différence significative entre les côtés des feuilles adaxiale et abaxiale pour *Taraxacum officinale* (valeur p : 0,008), avec une concentration plus élevée de stomates sur le côté abaxial des feuilles, rendant *Taraxacum officinale* hypostomatique. Les résultats du test Tukey sur toutes les données peuvent être visualisés dans la **Figure 3**.

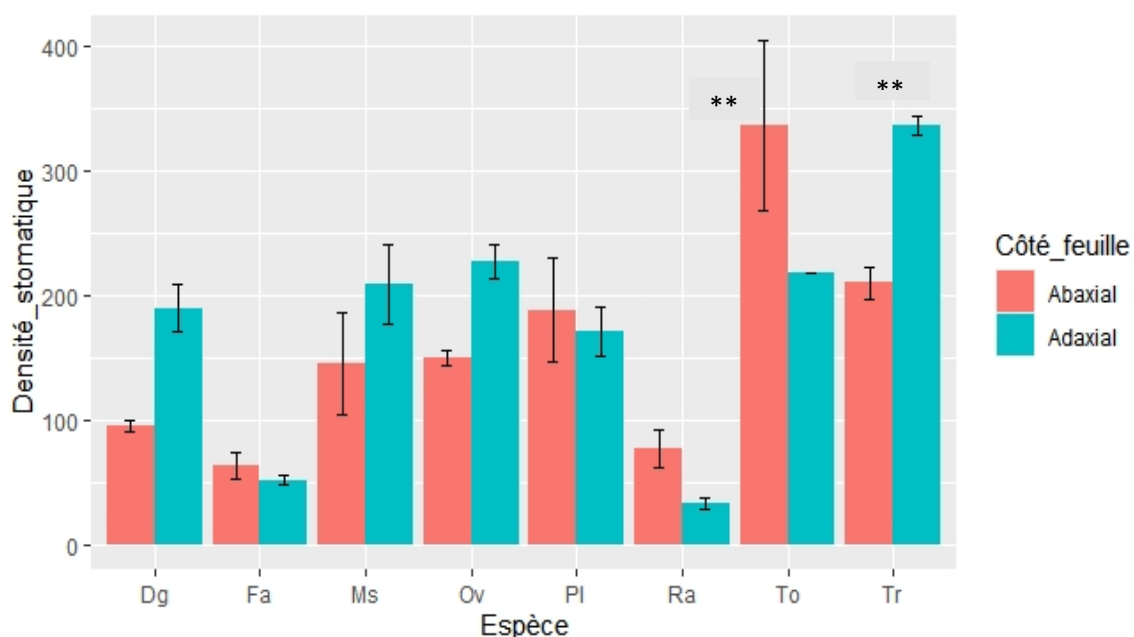


Figure 3. Densité stomatique abaxiale et adaxiale pour chaque espèce ; Dg : *Dactylis glomerata* ; Fa : *Festuca arundinacea* ; Ms : *Medicago sativa* ; Ov : *Onobrychis viciifolia* ; Pl : *Plantago lanceolata* ; Ra : *Rumex acetosa* ; To : *Taraxacum officinale* ; Tr : *Trifolium repens* ; les étoiles (*) indiquent des différences significatives entre les côtés abaxial et adaxial des feuilles

3.2 Variations de la conductance stomatique à travers toutes les espèces, dates et blocs de temps

Les résultats de l'ANOVA pour déterminer les variations de la conductance stomatique, résumés dans le **Tableau II**, ont montré une variation hautement significative de la conductance stomatique entre les espèces (valeur p : $<2e-16$), une variation significative de la conductance stomatique inter-quotidienne (valeur p : $<2e-16$), et une variation significative de la conductance stomatique intra-quotidienne (valeur p : $<2e-16$). Il y avait des interactions significatives entre les espèces et la conductance stomatique inter-quotidienne (valeur p : $<2e-16$), la conductance stomatique inter-quotidienne et intra-quotidienne (valeur p : $<2e-16$), et les espèces et la conductance stomatique intra-quotidienne (valeur p : $<2e-16$).

Tableau II. Résultats de l'ANOVA explorant les variations de la conductance stomatique inter-quotidienne et intra-quotidienne

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)		
Date	6	16406806	2734468	178.450	$<2e-16$	***	
Time_block	2	3130628	1565314	102.152	$<2e-16$	***	
Species	7	30435283	4347898	283.742	$<2e-16$	***	
Date: Time_block	12	2806261	233855	15.261	$<2e-16$	***	
Date: Species	18	13263117	736840	48.086	$<2e-16$	***	
Time_block: Species	14	5103553	364540	23.790	$<2e-16$	***	
Date: Time_block: Species	35	4753726	135821	8.864	$<2e-16$	***	

Les résultats du test de Tukey ont montré que des différences significatives de conductance stomatique se produisaient entre toutes les combinaisons d'espèces à l'exception d'*Onobrychis viciifolia*-*Dactylis glomerata* (valeur p : 0,92) et de *Rumex acetosa*-*Plantago lanceolata* (valeur p : 0,81). La conductance stomatique inter-quotidienne variait de manière hautement significative pour toutes les espèces (valeur p : $<2e-16$). La conductance stomatique intra-quotidienne variait pour toutes les espèces à l'exception des deux espèces de graminées, *Festuca arundinacea* et *Dactylis glomerata*, les deux espèces conservant une valeur relativement constante de conductance stomatique à travers tous les blocs de temps.

Les résultats du test de Tukey pour étudier la variation de la conductance stomatique inter-journalière et intra-quotidienne de chaque espèce peuvent être visualisés sur les **Figures 4 et 5**.

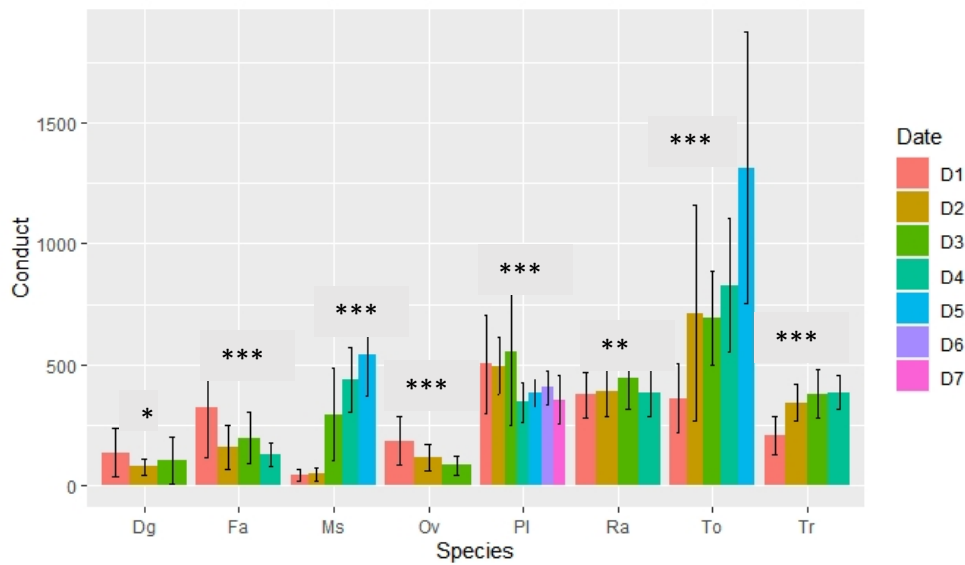


Figure 4. Variation inter-quotidienne de la conductance stomatique ; Dg : *Dactylis glomerata* ; Fa : *Festuca arundinacea* ; Ms : *Medicago sativa* ; Ov : *Onobrychis viciifolia* ; Pl : *Plantago lanceolata* ; Ra : *Rumex acetosa* ; To : *Taraxacum officinale* ; Tr : *Trifolium repens* ; les étoiles (*) indiquent des différences significatives entre les jours pour chaque espèce

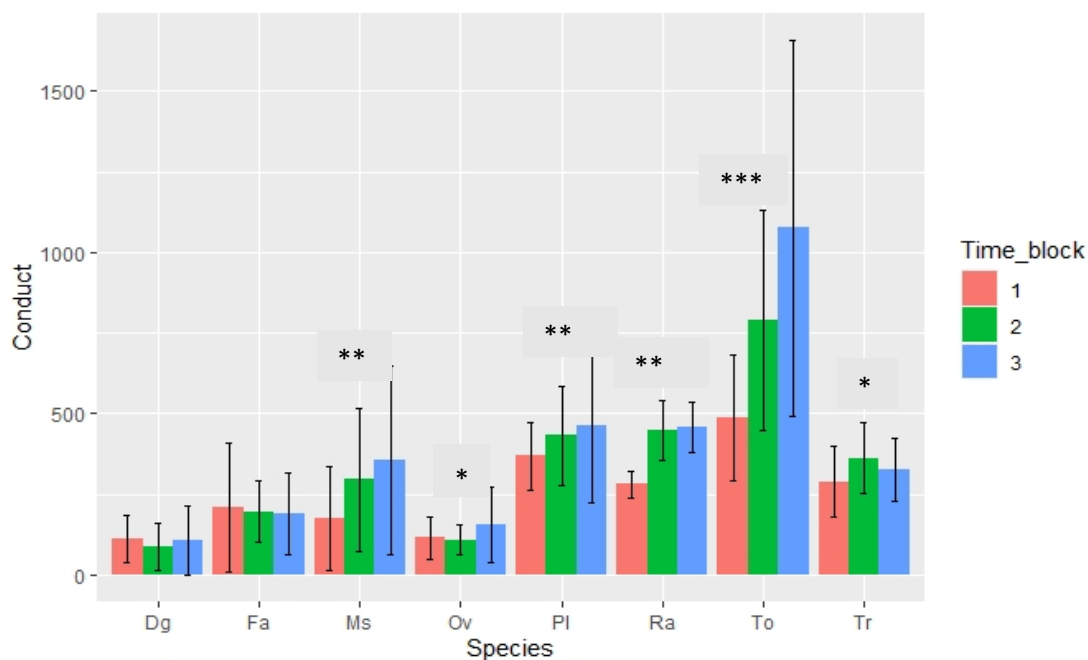


Figure 5. Variation intra-quotidienne de la conductance stomatique ; Dg : *Dactylis glomerata* ; Fa : *Festuca arundinacea* ; Ms : *Medicago sativa* ; Ov : *Onobrychis viciifolia* ; Pl : *Plantago lanceolata* ; Ra : *Rumex acetosa* ; To : *Taraxacum officinale* ; Tr : *Trifolium repens* ; les étoiles (*) indiquent des différences significatives entre les blocs de temps pour chaque espèce

Le modèle mixte et le test de Tukey ont permis de distinguer les différences quantitatives de conductance stomatique entre les espèces. À toutes les dates et blocs de temps, *Taraxacum officinale* avait la valeur la plus élevée de conductance stomatique, suivie de *Plantago lanceolata*, *Rumex acetosa*, *Trifolium repens*, *Medicago sativa*, *Festuca arundinacea*, *Onobrychis viciifolia* et *Dactylis glomerata*, qui présentaient les valeurs les plus faibles de conductance stomatique. La conductance stomatique abaxiale moyenne, par espèce, pour tous les jours et toutes les blocs de temps, peut être visualisée dans le **Tableau III**.

Tableau III. Conductance stomatique abaxiale moyenne sur tous les jours et toutes les blocs de temps

Espèce	Conductance stomatique abaxiale moyenne (mmol/m ² /s)
<i>Dactylis glomerata</i>	102.96
<i>Festuca arundinacea</i>	199.13
<i>Medicago sativa</i>	273.04
<i>Onobrychis viciifolia</i>	126.12
<i>Rumex acetosa</i>	396.49
<i>Plantago lanceolata</i>	428.76
<i>Taraxacum officinale</i>	779.50
<i>Trifolium repens</i>	326.10

3.3 Traits des plantes

L'analyse ACP a montré que 60,80% de la variation s'explique par les deux premières composantes principales. Les variables conductance stomatique, densité stomatique abaxiale, potentiel hydrique moyen et SLA ont le plus contribué à la première composante principale et sont toutes positivement corrélées les unes aux autres. Les variables LSA, la biomasse racinaire, la biomasse aérienne et la différence entre les potentiels hydriques « predawn » et « midday » ont le plus contribué à la deuxième composante principale. La LSA, la biomasse aérienne et la différence entre le potentiel hydrique « predawn » et « midday » sont positivement corrélées les unes aux autres. La biomasse racinaire est associée négativement à la biomasse aérienne, au LSA et à la différence entre le potentiel hydrique « predawn » et « midday ». Les résultats de l'analyse ACP sont résumés dans les **Figures 6 et 7**.

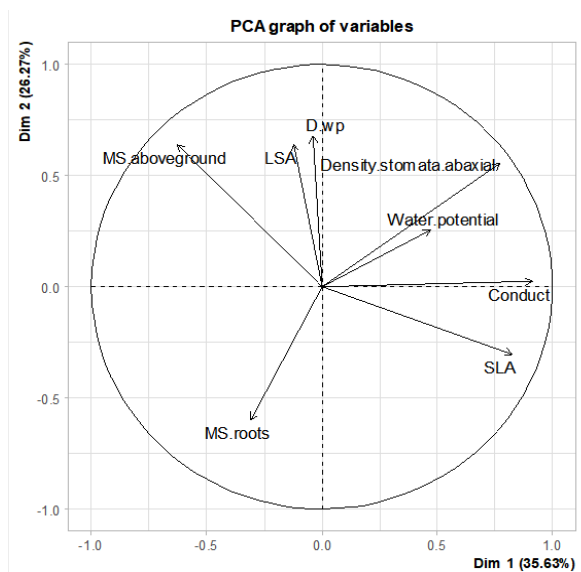


Figure 6. Résultats de l'analyse PCA des traits végétaux ; MS_aboveground : masse aérienne ; LSA : surface foliaire ; D_wp : différence entre le potentiel hydrique « predawn » et « midday » ; Density_stomata_abaxial : densité stomatique abaxiale ; Water_potential : potentiel hydrique foliaire ; Conduct : conductance stomatique ; SLA : surface foliaire spécifique ; MS_roots : masse racinaire

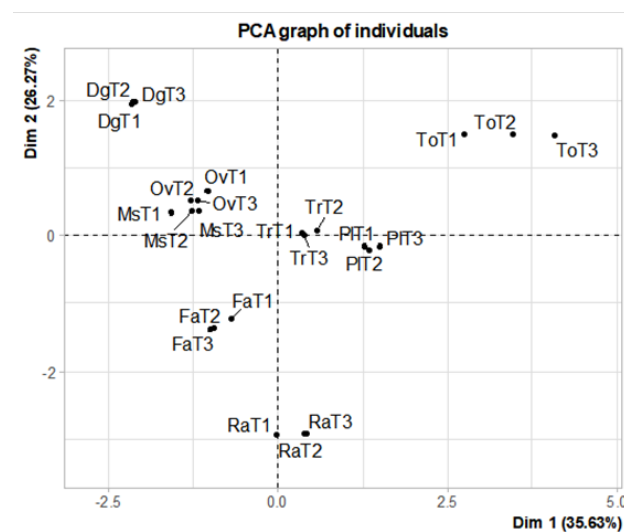


Figure 7. Visualisation de chaque espèce à trois blocs de temps; T1: matin; T2: midi; T3: après-midi; Dg : *Dactylis glomerata* ; Fa : *Festuca arundinacea* ; Ms : *Medicago sativa* ; Ov : *Onobrychis viciifolia* ; Pl : *Plantago lanceolata* ; Ra : *Rumex acetosa* ; To : *Taraxacum officinale* ; Tr : *Trifolium repens*

Sur la **Figure 7**, les espèces végétales sont représentées selon leurs coordonnées au sein de l'espace multidimensionnel. *Taraxacum officinale* se différencie en ayant la conductance stomatique moyenne la plus élevée à travers toutes les dates et blocs de temps, ainsi qu'en ayant la valeur la plus élevée de surface foliaire spécifique (SLA). Cette espèce avait également la valeur la plus élevée de densité stomatique parmi toutes les espèces. *Onobrychis viciifolia* et *Medicago sativa* se regroupent comme ayant de faibles valeurs de conductance stomatique moyenne et de grandes valeurs de biomasse aérienne. *Dactylis glomerata* avait la valeur la plus basse de conductance stomatique moyenne pour toutes les espèces. *Festuca arundinacea* s'est distinguée comme ayant le potentiel hydrique foliaire moyen le plus faible à toutes les dates et blocs de temps, avec des valeurs de conductance stomatique inférieures à la moyenne par rapport aux autres espèces. Il avait également de faibles valeurs de densité stomatique. *Rumex acetosa* se distingue comme ayant la valeur la plus élevée de la biomasse racinaire de toutes les espèces et une faible valeur de la biomasse aérienne. *Plantago lanceolata* et *Trifolium repens* se regroupent comme partageant de faibles valeurs de biomasse racinaire et de faibles valeurs de biomasse aérienne, avec *Plantago lanceolata* ayant des valeurs moyennes légèrement plus

élevées de conductance stomatique. Une classification hiérarchique, qui peut être vue sur la **Figure 8**, divise les plantes en trois groupes principaux. *Medicago sativa*, *Dactylis glomerata* et *Onobrychis viciifolia* se sont regroupés comme ayant de grandes valeurs de biomasse aérienne et de faibles valeurs moyennes de conductance stomatique. *Plantago lanceolata*, *Trifolium repens* et *Taraxacum officinale* se regroupent comme tous partageant de faibles valeurs de biomasse aérienne et de faibles valeurs de biomasse racinaire. *Festuca arundinacea* et *Rumex acetosa* se sont probablement regroupés en raison des deux valeurs les plus faibles de densité stomatique parmi toutes les espèces.

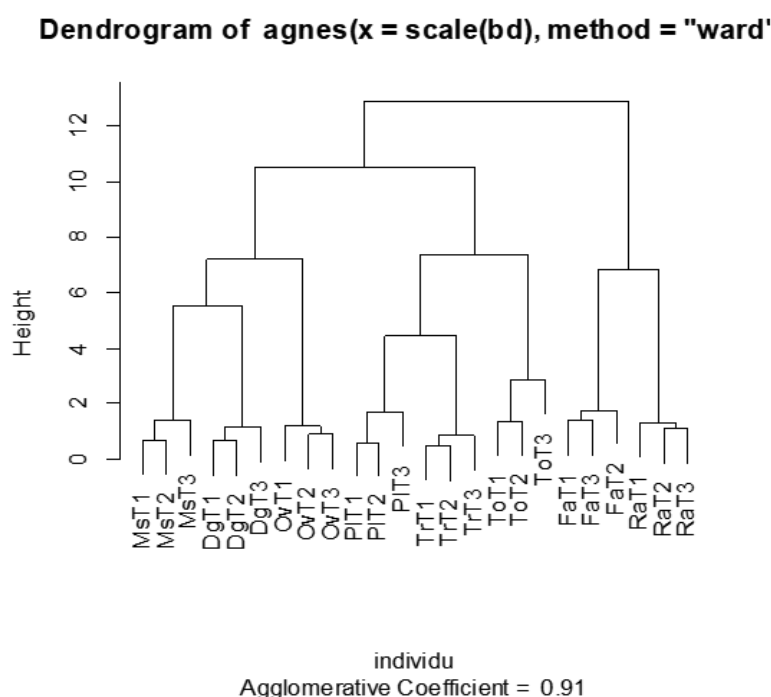


Figure 8. Résultats de la classification hiérarchique des traits végétaux ; T1: matin; T2: midi; T3: après-midi; Dg : *Dactylis glomerata* ; Fa : *Festuca arundinacea* ; Ms : *Medicago sativa* ; Ov : *Onobrychis viciifolia* ; Pl : *Plantago lanceolata* ; Ra : *Rumex acetosa* ; To : *Taraxacum officinale* ; Tr : *Trifolium repens*

3.4 L'influence des traits végétaux sur la conductance stomatique

Le modèle mixte créé pour explorer l'effet des traits des plantes sur la conductance stomatique n'a produit aucun impact significatif du potentiel hydrique, de la LSA, de la biomasse aérienne, de la biomasse racinaire ou de la différence entre le potentiel hydrique « predawn » et « midday ». La densité stomatique et la surface foliaire spécifique (SLA) avaient des effets très significatifs sur la conductance stomatique. La conductance stomatique est positivement corrélée aux deux variables et augmente le plus avec l'augmentation du SLA. Ces résultats sont cohérents avec l'analyse d'ACP de la relation entre les traits végétaux. Les résultats de ce modèle mixte peuvent être vus dans le **Tableau IV**.

Tableau IV. L'influence des caractères végétaux sur la conductance stomatique

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	-391.7294	84.7748	-4.621	0.000147 ***
Density_stomata	1.0353	0.2878	3.598	0.001693 **
SLA	3.4673	0.5741	6.039	5.41e-06 ***

3.5 L'influence des variables environnementales sur la conductance stomatique

Les modèles mixtes réalisés pour chaque espèce ont montré que toutes les espèces sauf deux, *Onobrychis viciifolia* et *Trifolium repens*, présentaient des variations significatives de la conductance stomatique en raison de la température. Cette tendance générale est visible sur la **Figure 9**.

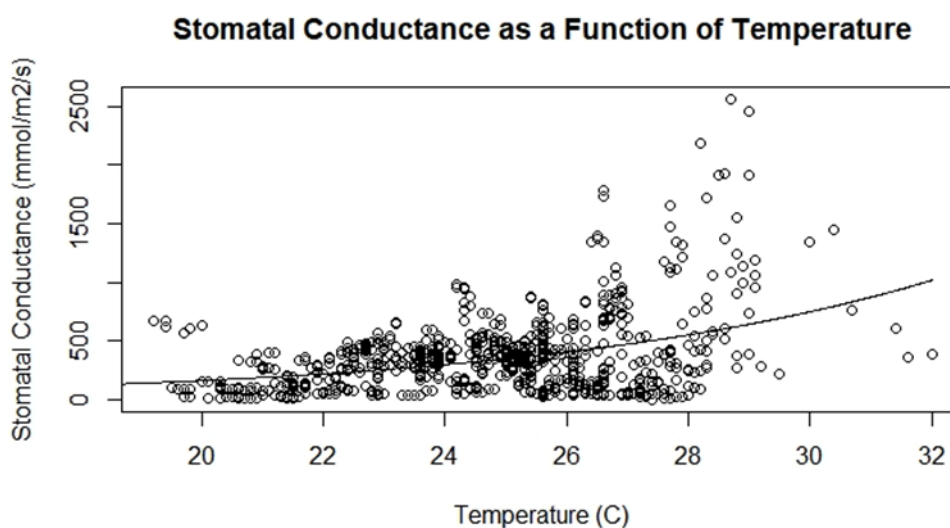


Figure 9. Conduction stomatique en fonction de la température chez toutes les espèces

Pour chaque espèce, les modèles mixtes testant les effets des variables environnementales sur la conductance stomatique ont révélé les résultats suivants: *Medicago sativa* a montré une réponse significative à la température, à l'humidité du sol et à l'interaction des deux variables (valeur p: 1e-04; valeur p : <0,001; valeur p : <0,001); *Dactylis glomerata* a montré une réponse significative à la température, à l'humidité du sol et à l'interaction des deux variables (valeur p : <0,001; valeur p: <0,001; valeur p: <0,001); *Festuca arundinacea* a montré une réponse significative à la lumière, à la température et à l'interaction des deux variables (valeur p: 0,010; valeur p: 0,026; valeur p: 0,017); *Onobrychis viciifolia* a montré une réponse significative uniquement à la lumière (valeur p: 0,001); *Plantago lanceolata* a montré une réponse significative à la température (valeur p: 2,66e-12); *Taraxacum officinale* a montré une réponse significative à la lumière, à la température, à l'humidité du sol et à l'interaction entre l'humidité et la température du sol (valeur p: 4e-04; valeur p: 1e-04; valeur p: <0,001; valeur p: < 0,001); *Trifolium repens* n'a montré aucune variation significative de la conductance stomatique due aux variables environnementales mesurées; *Rumex acetosa* a montré une réponse significative à la température, à l'humidité du sol et à l'interaction des deux variables (valeur p: 5e-04; valeur p: 1e-04; valeur p: 1e-04).

3.6 Variation des variables environnementales

Comme chaque espèce a été étudiée une par une, la variation environnementale a été étudiée sur la durée pendant laquelle chaque espèce a été étudiée. Pour chaque espèce, les variables environnementales suivantes ont varié significativement au cours de la période d'étude : *Medicago sativa* : température et humidité du sol ; *Dactylis glomerata* : température et humidité du sol ; *Festuca arundinacea* : température ; *Onobrychis viciifolia* : lumière ; *Plantago lanceolata* : température ; *Taraxacum officinale* : température, lumière et humidité du sol ; *Rumex acetosa* : température et humidité du sol. Aucune des variables environnementales n'a varié de manière significative pendant la période d'étude de *Trifolium repens*.

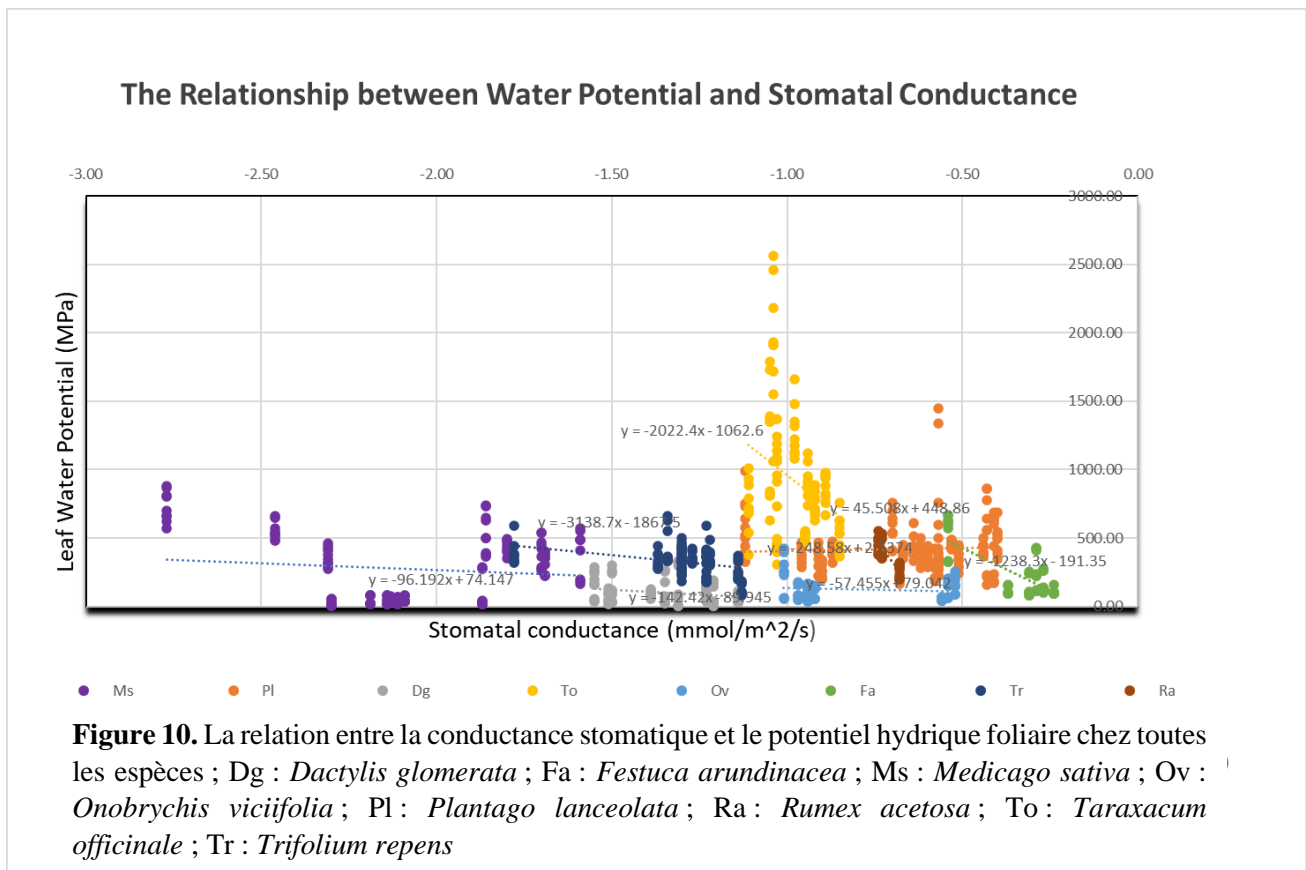
3.7 Détermination des stratégies d'utilisation de l'eau

Le modèle linéaire simple explorant la relation entre les potentiels hydriques « predawn » et « midday » a montré qu'il existe une corrélation linéaire significative entre les deux variables (valeur p : 0,007). Les pentes pour chaque espèce et les stratégies écologiques associées à ces valeurs de pente peuvent être vues dans le **Tableau V**.

Tableau V. Stratégies écologiques de chaque espèce basée sur la relation entre les potentiels hydriques « predawn » et « midday »

Species	Slope	Ecological strategy
<i>Dactylis glomerata</i>	1.906	Anisohydric
<i>Festuca arundinacea</i>	2.550	Extreme anisohydric
<i>Medicago sativa</i>	0.919	Partial isohydric
<i>Onobrychis viciifolia</i>	1.479	Anisohydric
<i>Plantago lanceolata</i>	1.449	Anisohydric
<i>Rumex acetosa</i>	-0.113	Isohydric
<i>Taraxacum officinale</i>	-0.328	Isohydric
<i>Trifolium repens</i>	1.295	Anisohydric

Le modèle linéaire mixte explorant la relation entre la conductance stomatique et le potentiel hydrique foliaire pour chaque espèce a révélé une relation significativement linéaire entre les deux variables pour *Taraxacum officinale* (valeur p : <2e-16). La relation entre la conductance stomatique et le potentiel hydrique foliaire de toutes les espèces est illustrée à la **Figure 10**.



4. Discussion

Grâce à nos mesures et analyses, nous avons pu mieux comprendre les fluctuations inter et intra-journalières de la dynamique de l'eau de chaque espèce. Toutes les espèces présentaient des variations inter-quotidiennes de la conductance stomatique, et toutes les espèces sauf deux – *Dactylis glomerata* et *Festuca arundinacea* – présentaient des variations intra-quotidiennes de la conductance stomatique. Les variations inter-quotidiennes et intra-quotidiennes entre toutes les espèces peuvent s'expliquer – dans la plupart des cas – par des variations importantes des variables environnementales tout au long de la durée des expériences. Bien que nous ayons tenté de maintenir des conditions environnementales homogènes dans la chambre de culture, nous n'avons pas pu éviter des variations importantes de certaines variables environnementales. La température était particulièrement difficile à contrôler en raison de multiples épisodes de canicule pendant toute la durée des expériences. Toutes les espèces sauf deux – *Trifolium repens* et *Onobrychis viciifolia* – ont montré des réponses significativement élevées dans la conductance stomatique en raison de températures plus élevées. Les jours de canicule et les températures exceptionnellement chaudes tout au long de plusieurs après-midi pourraient expliquer la majorité de la variation de la conductance stomatique que nous avons observée entre les espèces, les dates et les blocs de temps. Quatre espèces – *Medicago sativa*, *Dactylis glomerata*, *Taraxacum officinale* et *Rumex acetosa* – ont montré une variation significative de la conductance stomatique due à l'interaction de la température et de l'humidité du sol. Cette interaction significative indique probablement que ces plantes ont suffisamment augmenté la conductance stomatique pour provoquer des variations significatives de l'humidité du sol, combinées à l'effet de l'évaporation du sol ; les plantes recevaient quotidiennement la même quantité d'eau, de sorte que des changements significatifs d'humidité du sol ne pouvaient provenir que d'une évapotranspiration accrue. *Dactylis glomerata* avait la biomasse aérienne et la valeur de LSA les plus élevées parmi toutes les espèces, ce qui indique qu'une augmentation de la conductance stomatique entraînerait une augmentation significative de la transpiration au niveau du rhizotron entier. Cela pourrait expliquer sa capacité à avoir un impact significatif sur l'humidité du sol en augmentant la conductance stomatique. *Taraxacum officinale* avait la valeur la plus élevée de conductance stomatique parmi toutes les espèces, la valeur la plus élevée de SLA et la deuxième valeur la plus élevée de LSA, ce qui indiquerait, comme *Dactylis glomerata*, qu'une augmentation significative de la conductance stomatique entraînerait une augmentation importante de la transpiration à le niveau du rhizotron entier, ce qui pourrait avoir

un impact sur l'humidité du sol. *Medicago sativa* et *Rumex acetosa* avaient les valeurs les plus élevées de biomasse racinaire. Leur importante biomasse racinaire pourrait expliquer leur capacité à modifier significativement l'humidité du sol avec une augmentation significative de la conductance stomatique. *Onobrychis viciifolia* n'a pas présenté de variations significatives de la conductance stomatique en raison de la température ou de l'humidité du sol ; la lumière était la seule variable ayant un impact significatif sur cette espèce. La sensibilité de cette espèce à la lumière, en particulier, pourrait être due à sa forte concentration de stomates sur les faces adaxiales de ses feuilles. Il avait la deuxième valeur la plus élevée de stomates adaxiaux parmi toutes les espèces. Il avait également des valeurs relativement élevées de surface foliaire et de biomasse aérienne, affichant les troisièmes valeurs les plus élevées pour les deux caractères de toutes les espèces. *Trifolium repens* était la seule espèce de l'étude à ne pas présenter de changements significatifs de la conductance stomatique en raison des variables environnementales mesurées, malgré une variation significative de la conductance stomatique inter et intra-quotidienne. Il y avait, notamment, une variation significative entre la conductance stomatique mesurée le matin et aux deux autres points de la journée, la conductance stomatique moyenne le matin étant plus faible. Les deux espèces de graminées – *Dactylis glomerata* et *Festuca arundinacea* – ont toutes deux maintenu une conductance stomatique relativement constante sur tous les blocs de temps. Les graminées sont connues pour avoir des réponses stomatiques hautement régulées et une utilisation efficace de l'eau (WUE élevée), en raison de leur morphologie stomatique unique (Nunes *et al.*, 2019). Cette grande efficacité d'utilisation de l'eau pourrait expliquer en partie pourquoi les deux espèces de Poaceae n'ont présenté aucune variation intra-quotidienne de la conductance stomatique malgré des variations importantes des conditions environnementales intra-quotidiennes.

Les mesures de conductance stomatique et d'autres traits végétaux nous ont permis de mieux comprendre la stratégie écologique de chaque espèce concernant l'utilisation de l'eau. Les caractéristiques des plantes qui étaient significativement corrélées étaient la conductance stomatique, la densité stomatique et la SLA. Ces traits étaient particulièrement pertinents pour comprendre la stratégie écologique de chaque plante concernant l'utilisation de l'eau. Les plantes ayant des valeurs élevées de SLA et de conductance stomatique sont considérées comme ayant des stratégies de croissance et d'acquisition de ressources rapides (Liu *et al.*, 2017). Nous avons également pu mieux comprendre les stratégies d'utilisation de l'eau par rapport au continuum des stratégies anisohydriques-isohydriques en comparant les potentiels hydriques

foliaires « predawn » et « midday », et en étudiant la relation entre le potentiel hydrique foliaire et la conductance stomatique.

Medicago sativa est citée dans la littérature comme une espèce anisohydrique, ou *water spender*, ce qui indique qu'elle ne régule pas étroitement ses stomates pour stabiliser le potentiel hydrique des feuilles avec un stress hydrique croissant (Soba *et al.*, 2019). Dans notre comparaison des potentiels hydriques foliaires « predawn » et « midday », nous avons trouvé que cette espèce était partiellement isohydrique; cependant, la valeur de la pente entre ces deux variables était très proche de 1, ce qui indiquerait que cette espèce est très proche d'être anisohydrique selon la définition du test. Notre deuxième test a indiqué que *Medicago sativa* est plus anisohydrique. Il est évident sur la **Figure 10** que le potentiel hydrique des feuilles n'est pas constant et varie considérablement avec les valeurs de conductance stomatique. Considérant que les stratégies anisohydriques et isohydriques existent sur un spectre et dépendent des contextes environnementaux, nos résultats et la littérature indiquent que *Medicago sativa* est probablement une espèce anisohydrique. Notre expérience confirme que *Medicago sativa* possède une importante biomasse racinaire, qui fait partie d'une stratégie d'évitement de la sécheresse. Comme *Medicago sativa*, notre expérience a confirmé que *Onobrychis viciifolia* possède également une importante biomasse racinaire, agissant également dans le cadre d'une stratégie d'évitement de la sécheresse. Cette espèce avait également la plus faible valeur de SLA parmi toutes les espèces, ce qui suggère qu'elle utilise une stratégie de conservation des ressources plutôt qu'une stratégie de croissance et d'acquisition de nutriments rapide (Liu *et al.*, 2017). Il est cité dans la littérature comme étant une espèce anisohydrique, comme *Medicago sativa*, ce qui indique qu'il ne réglemente pas étroitement les stomates (Ehlers & Goss 2016). Nos deux tests pour déterminer les stratégies d'utilisation de l'eau ont confirmé qu'*Onobrychis viciifolia* est une espèce anisohydrique. *Trifolium repens* est unique parmi les espèces de cette étude en ce sens qu'il a une racine pivotante dans sa première année de développement, puis développe un système racinaire adventice à mesure qu'il vieillit et se reproduit via ses stolons (Seker *et al.*, 2003). Comme nos plantes avaient moins d'un an au moment des mesures, cette espèce avait une faible valeur de biomasse racinaire. Elle est citée dans la littérature comme étant moins tolérante au stress hydrique que les autres légumineuses fourragères en raison de son système racinaire peu profond et de sa capacité réduite à contrôler la transpiration (Brink et Pederson 1998; Vaseva *et al.*, 2011). *Trifolium repens* a été décrit comme ayant des stratégies d'utilisation de l'eau anisohydrique (Inostroza *et al.*, 2010). Nos tests pour étudier les stratégies d'utilisation de l'eau soutiennent la classification de *Trifolium repens* comme espèce

anisohydrique. *Festuca arundinacea* et *Dactylis glomerata* présentaient de faibles valeurs de SLA, de faibles valeurs de conductance stomatique abaxiale et de densité stomatique abaxiale, qui pointent toutes vers une stratégie de conservation des ressources plutôt que de croissance rapide et d'absorption des nutriments rapide (Liu *et al.*, 2017). Cette stratégie de conservation des ressources serait également cohérente avec le maintien d'une conductance stomatique intra-quotidienne relativement constante, indiquant que la plante régule étroitement ses stomates. Cependant, contrairement à ce postulat, nos deux tests visant à déterminer les stratégies d'utilisation de l'eau ont indiqué que *Dactylis glomerata* et *Festuca arundinacea* présentent tous deux des stratégies d'utilisation de l'eau anisohydrique. Cependant, comme notre expérience a été réalisée dans des conditions sans stress hydrique, nous ne sommes pas en mesure d'évaluer comment cette stratégie pourrait changer avec l'apparition du stress hydrique. Hochberg *et al.* déclare que la plupart des plantes présenteront des stratégies anisohydriques dans des conditions bien arrosées. Selon la méthode conçue par Martinez-Vilalta *et al.*, *Rumex acetosa* est considéré comme une espèce isohydrique. Bien que notre modèle explorant la relation entre la conductance stomatique et le potentiel hydrique des feuilles n'a pas montré de relation significativement linéaire pour *Rumex acetosa*, la pente de cette relation était nettement plus forte que la pente des autres espèces de l'étude, avec des pentes plus fortes indiquant des stratégies isohydriques. Cette espèce présentait également la plus faible différence de potentiel hydrique « predawn » et « midday » pour toutes les espèces. Cela indiquerait que *Rumex acetosa* régule le potentiel hydrique des feuilles à mesure que la conductance stomatique augmente, et se situe probablement dans la partie isohydrique du spectre des stratégies. *Plantago lanceolata* a été décrit comme ayant une stratégie anisohydrique en ce qui concerne l'utilisation de l'eau (Van de Velde 2017). Les résultats de notre étude l'ont confirmé, les deux tests visant à déterminer la stratégie d'utilisation de l'eau indiquant que *Plantago lanceolata* utilise une stratégie anisohydrique et ne régule pas étroitement le potentiel hydrique des feuilles lorsque la conductance stomatique varie. Cette espèce avait également la deuxième valeur la plus élevée de conductance stomatique parmi toutes les espèces et la troisième valeur la plus élevée de SLA, indiquant une stratégie de croissance et d'acquisition de ressources rapide. Ceci est cohérent avec le fait que *Plantago lanceolata* est considéré comme une espèce rudérale qui nécessiterait une croissance rapide pour prospérer dans des environnements perturbés. *Taraxacum officinale*, qui est également considérée comme une espèce rudérale, avait la valeur la plus élevée de SLA et de conductance stomatique parmi toutes les espèces. Il avait également la deuxième valeur la plus élevée de LSA. Tous ces traits indiquent que cette espèce utilise une

stratégie de croissance et d'acquisition de ressources rapide. Cependant, contrairement à *Plantago lanceolata*, notre étude indique que *Taraxacum officinale* utilise une stratégie isohydrique en ce qui concerne l'utilisation de l'eau. Cette espèce a été citée dans la littérature comme ayant une stratégie « Jack and Master » (Molina-Montenegro *et al.*, 2018), indiquant qu'elle est capable de maintenir sa biomasse dans des conditions défavorables et d'augmenter sa « fitness » lorsque l'environnement est favorable. Dans le cadre de notre étude, sans aucun stress important pour les plantes, il est cohérent que cette espèce serait capable d'augmenter la conductance stomatique et de maintenir des valeurs stables du potentiel hydrique des feuilles.

5. Conclusion

En conclusion, toutes les espèces de notre étude présentaient une variation inter-journalière de la conductance stomatique, et toutes les espèces sauf les deux espèces de graminées présentaient une variation intra-journalière de la conductance stomatique. Une partie de cette variation pourrait s'expliquer par une variation significative des facteurs environnementaux, mais une espèce – *Trifolium repens* – semblait présenter des variations de la conductance stomatique intra-quotidienne qui n'étaient pas liées aux impacts significatifs des variables environnementales. Cependant, les variables environnementales analysées dans ce travail étaient limitées et n'incluaient pas les variations de CO₂, par exemple, qui auraient pu expliquer une partie de cette variation. Notre étude des variations intra-quotidiennes et inter-quotidiennes de la conductance stomatique était limitée par notre incapacité à maintenir des conditions environnementales homogènes pour toutes les espèces. Sans une variation significative des variables environnementales, nous aurions pu acquérir une meilleure compréhension des rythmes physiologiques innés, propres à chaque espèce. Avoir une solide compréhension des rythmes physiologiques fondamentaux de chaque espèce pourrait aider à détecter les changements de ces rythmes à mesure que les facteurs environnementaux changent avec un climat changeant à l'avenir.

Notre étude des caractères végétaux nous a permis de mieux comprendre les stratégies écologiques de chaque espèce en matière d'utilisation de l'eau. La comparaison des potentiels hydriques « predawn » et « midday », combinée à la relation linéaire entre la conductance

stomatique et le potentiel hydrique foliaire, a fourni un aperçu particulier des stratégies d'utilisation de l'eau des plantes. La plupart de nos résultats étaient cohérents avec les stratégies citées dans la littérature pour la majorité des espèces de cette étude. La SLA et la densité stomatique étaient particulièrement corrélées à la conductance stomatique, et ces traits étaient informatifs concernant les stratégies de croissance et d'acquisition des nutriments. Afin de mieux comprendre les stratégies d'utilisation de l'eau, il serait utile de répéter les mêmes expériences dans des conditions de contrôle et de sécheresse. Compte tenu de l'augmentation de la chaleur et des changements de précipitations prédits par les modèles de changement climatique, il serait utile de mieux comprendre quand la stratégie d'une plante change, ainsi que l'ampleur de ce changement. Cela pourrait avoir des implications importantes pour la séquestration du carbone dans les prairies à l'avenir.

REFERENCES DES CITATIONS

- Bengtsson, J., Bullock, J.M., Egoh, B., Everson, C., Everson, T., O'Connor, T., et al. (2019) Grasslands – more important for ecosystem services than you might think. *Ecosphere*. **10**, 2:e02582.
- Blair, J., Nippert, J., Briggs, J. (2014) Ecology and Environment. *The Plant Sciences*. **8**, 389-423.
- Brink, G.E., & Pederson, G.A. (1998) White clover response to a water-application gradient. *Crop Science*. **38**, 3:771-775.
- Dengler, J., Janisova, M., Torok, P., Wellstein, C. (2014) Biodiversity of Palaearctic grasslands: a synthesis. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. **182**, 1-14.
- Dixon, A.P., Faber-Langendoen, D., Josse, C., Morrison, J., Loucks, C.J. (2014) Distribution mapping of world grassland types. *Journal of Biogeography*. **41**, 11:2003-2009.
- Ehlers, W., & Goss, M. (2016) Water dynamics in plant production. (ed. by Bonham, V., & Roulleau, J.), p. 7. *CAB International*, Oxfordshire.
- Granier, A. (2007) Rôle des prairies dans le cycle de l'eau. Comparaison avec la forêt. *Fourrages*. **192**, 399-408.
- Hochberg, U., Rockwell, F., Holbrook, M., Cochard, H. (2018) Iso/Anisohydry : a plant-environment interaction rather than a simple hydraulic trait. *Trends in Plant Science*. **23**, 2:112-120.
- Hoshika, Y., Fares, S., Pellegrini, E., Conte, A., Paoletti, E. (2019) Water use strategy affects avoidance of ozone stress by stomatal closure in Mediterranean trees – A modelling analysis. *Plant, Cell & Environment*. **43**, 3: 611-623.
- Huyghe, C., Peeters, A., Vlieghe, A. (2015) La prairie en France et en Europe. *Colloque présentant les méthodes et résultats du projet Climagie (méta-programme ACCAF)*, Poitiers, France. pp. 223.
- Inostroza, L., & Acuna, H. (2010) Water use efficiency and associated physiological traits of nine naturalized white clover populations in Chile. *Plant Breeding*. **129**, 6: 700-706.
- Jones, H. (2014) *Plants and Microclimate*. Cambridge University Press, New York.
- Lin, B., Flynn, D., Bunker, D., Uriarte, M., Naeem, S. (2011) The effect of agricultural diversity and crop choice on functional capacity change in grassland conversions. *Journal of Applied Ecology*. **48**, 3:609-618.
- Liu, M., Wang, Z., Li, S. (2017) Changes in specific leaf area of dominant plants in temperate grasslands along a 2500-km transect in northern China. *Sci rep*. **7**, 10780-11133z.
- Manzoni, S., Vico, G., Porporato, A., Katul, G. (2011) Biological constraints on water transport in the soil-plant-atmosphere system. *Advances in Water Resources*. **51**, 292-304.
- Martinez-Vilalta, J., Poyatos, R., Aguade, D., Retana, J., Mencuccini, M. (2014) A new look at water transport regulation in plants. *New Phytologist*. **204**:105-115.
- Molina-Montenegro, M., Penuelas, J., Munné-Bosch, S., Sardans, J. (2012) Higher plasticity in ecophysiological traits enhances the performance and invasion success of *Taraxacum officinale* (dandelion) in alpine environments. *Biological Invasions*. **14**, 21-33.
- Nunes, T., Zhang, D., Raissig, M. (2019) Form, development and function of grass stomata. *The Plant Journal*. **101**, 4:780-799.
- Risser, P. (1989) Biodiversity (ed by E.O. Wilson & F.M. Peter), Chapter 19, Diversity in and Among Grasslands. *National Academies Press*, Washington D.C.
- Sade, N., Gebremedhin, A., Moshelion, M. (2012) Risk-taking plants. *Plant Signaling and Behavior*. **7**, 7:767-770.
- Schulze, E.D., Beck, E., Buchmann N., Clemens, S., Muller-Hohenstein, K., Scherer-Lorenzen, M. (2019) Plant Ecology (ed by Springer-Verlag and Heidelberg G.), Chapter 10, Water Relations. *Springer*, Berlin.

- Seker, H., Rowe, D., Brink, G. (2003) White clover morphology changes with stress treatments. *Crop Science*. **43**, 6:2218-2225.
- Soba, D., Zhou, B., Arrese-Igor, C., Munné-Bosch, S., Aranjeulo, I. (2019) Physiological, hormonal and metabolic responses of two alfalfa cultivars with contrasting responses to drought. *International Journal of Molecular Sciences*. **20**, 20:5099.
- Soussana, J.F., Klumpp, K., Tallec, T. (2009) Mitigating livestock greenhouse gas balance through carbon sequestration in grasslands. *Climate Change: Global Risks, Challenges and Decisions, IOP Conf. Series. Earth and Environmental Science*. **6**, 242048.
- Tessema, B., Sommer, R., Piiki, K., Soderstrom, M., Namirembe, S., Notenbaert, A. (2020) Potential for soil organic carbon sequestration in grasslands in East African countries: A review. *Grassland Science*. **66**, 3:135-144.
- Touchette, B., Turner, G., Ianncone, L., Frank, A. (2007) Drought tolerance versus drought avoidance : A comparison of plant-water relations in herbaceous wetland plants subjected to water withdrawal and repletion. *Wetlands*. **27**, 3:656-667.
- Van de Velde, H. (2017) Influence of interspecific plant interactions on the stress response of grassland species in a future climate. PhD thesis. University of Antwerp, Antwerp (Belgium). p.16.
- Vaseva, I., Akiscan, Y., Demirevska, K., Anders, I., Feller, U. (2011) *Scientia Horticulturae*. **120**, 3:653-659.
- Wills, B.D. & Landis, D.A. (2018) The role of ants in north temperate grasslands: a review. *Oecologia*. **186**, 323-338.
- Zwicke, M., Picon-Cochard, C., Morvan-Bertrand, A., Prud'homme, M.P., Volaire, F. (2015) What functional strategies drive drought survival and recovery of perennial species from upland grassland? *Annals of Botany*. **116**, 1001-1015.

ANNEXE I. Photos des stomates abaxiaux et adaxiaux de chaque espèce

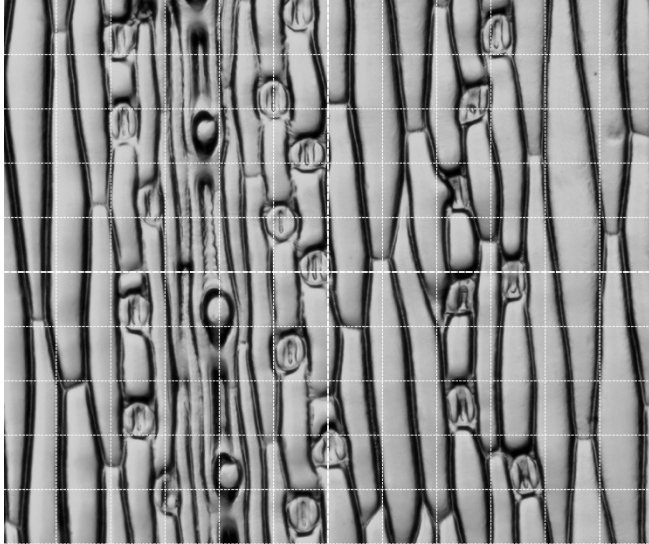


Photo de stomates abaxiaux de *Dactylis glomerata*

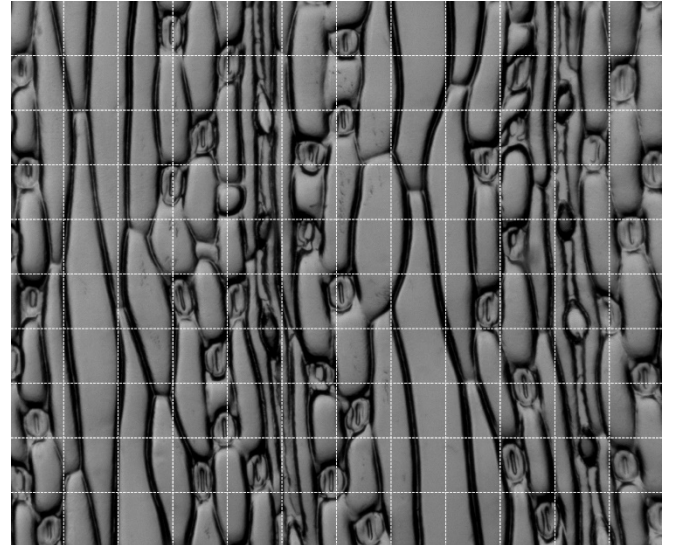


Photo de stomates adaxiaux de *Dactylis glomerata*

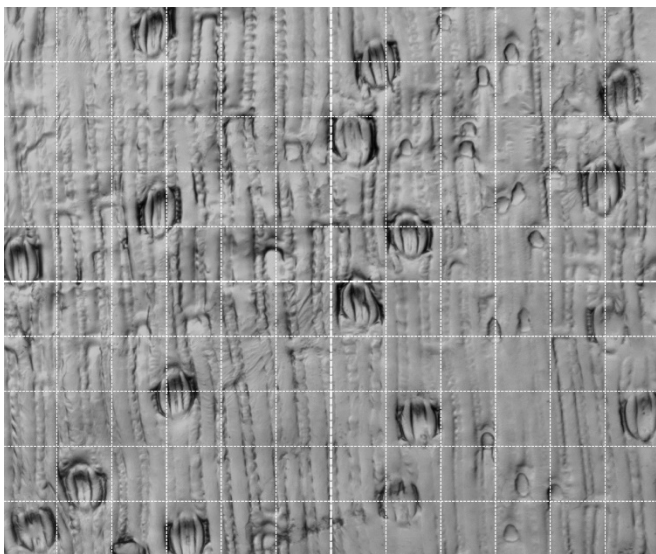


Photo de stomates abaxiaux de *Festuca arundinacea*

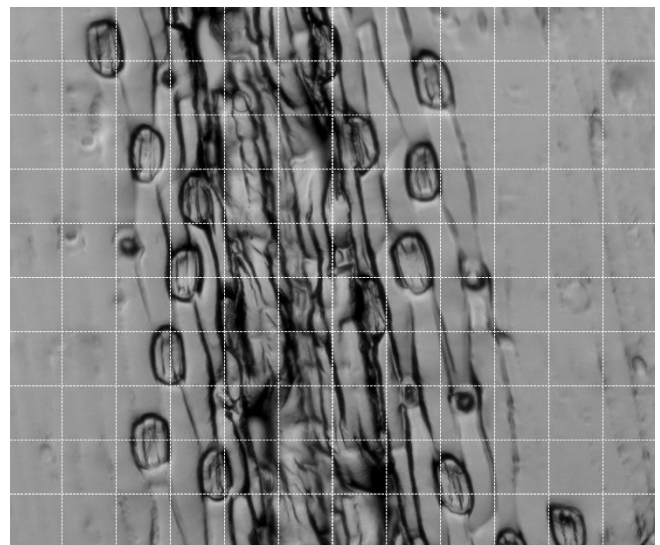


Photo de stomates adaxiaux de *Festuca arundinacea*

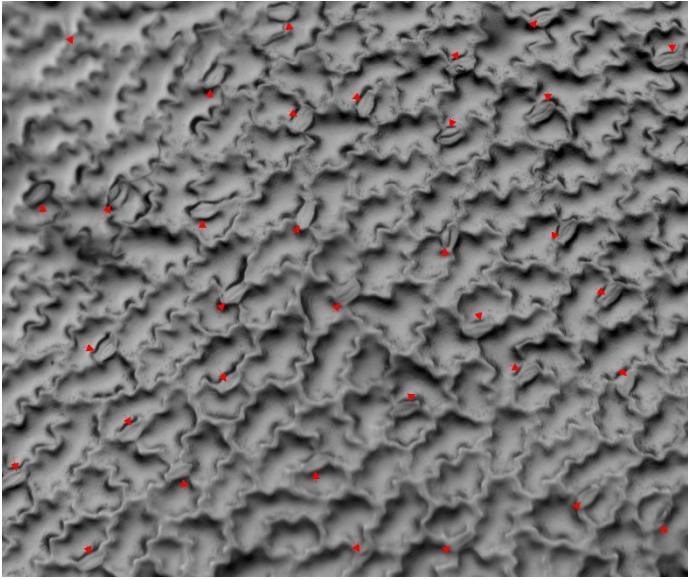


Photo de stomates abaxiaux de *Medicago sativa*

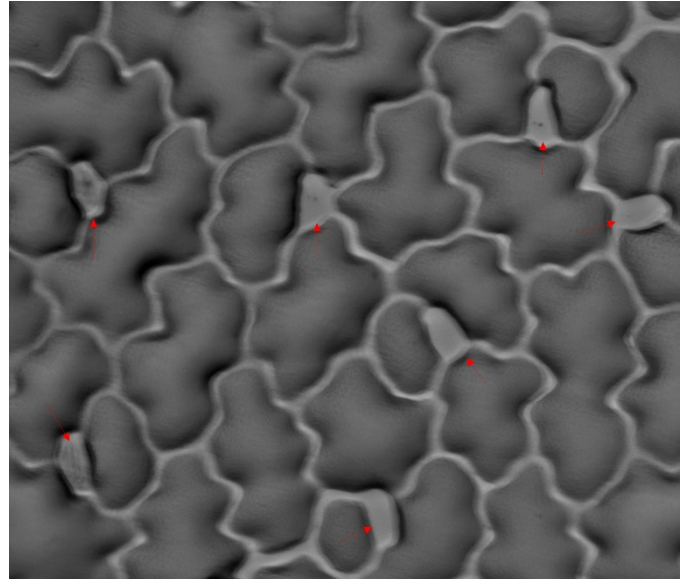


Photo de stomates adaxiaux de *Medicago sativa*

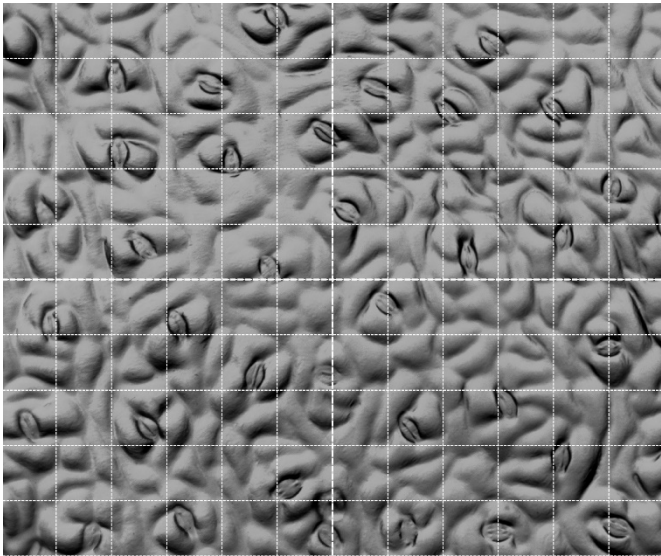


Photo de stomates abaxiaux de *Onobrychis viciifolia*

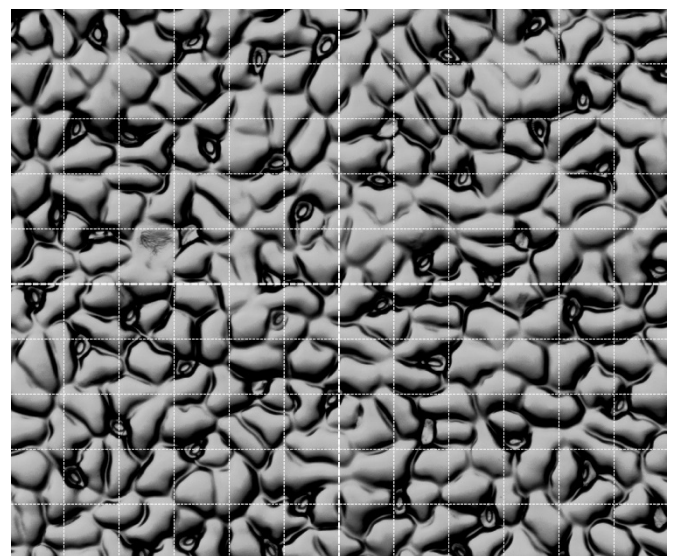


Photo de stomates adaxiaux de *Onobrychis viciifolia*

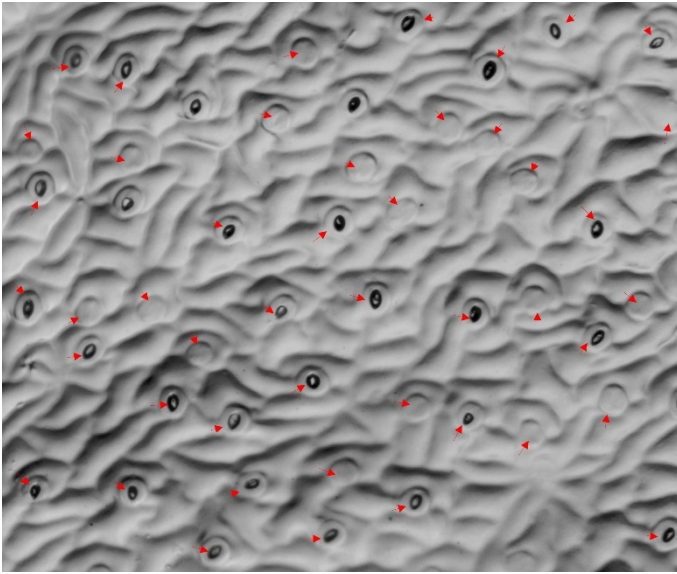


Photo de stomates abaxiaux de *Plantago lanceolata*

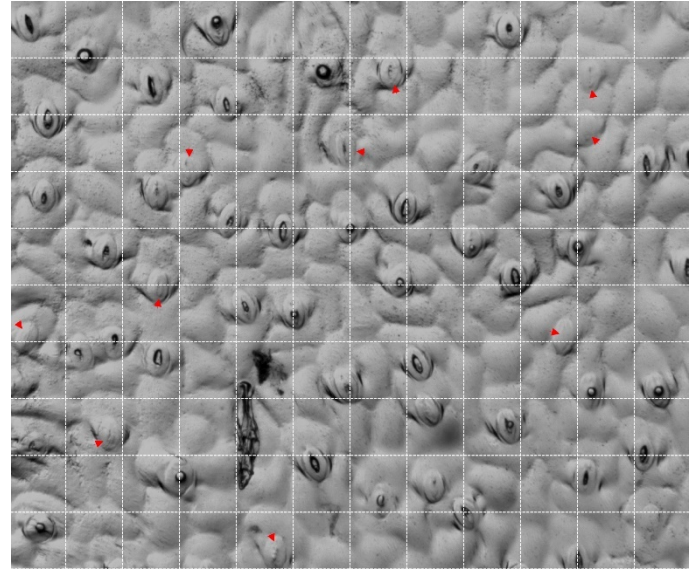


Photo de stomates adaxiaux de *Plantago lanceolata*

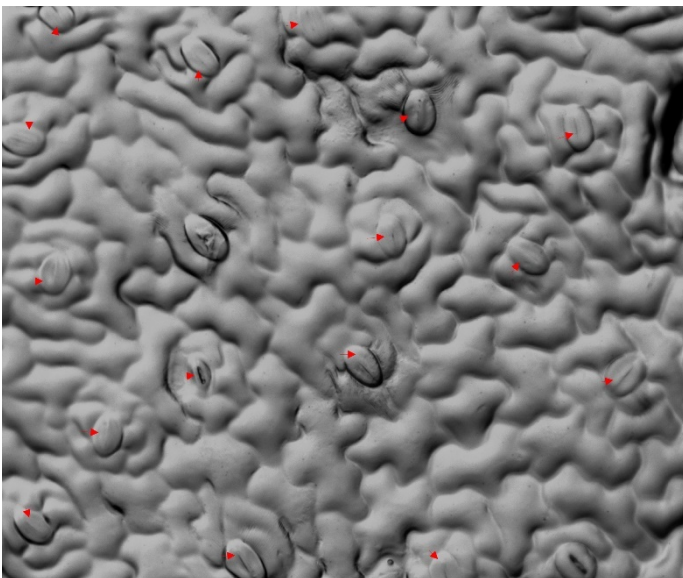


Photo de stomates abaxiaux de *Rumex acetosa*

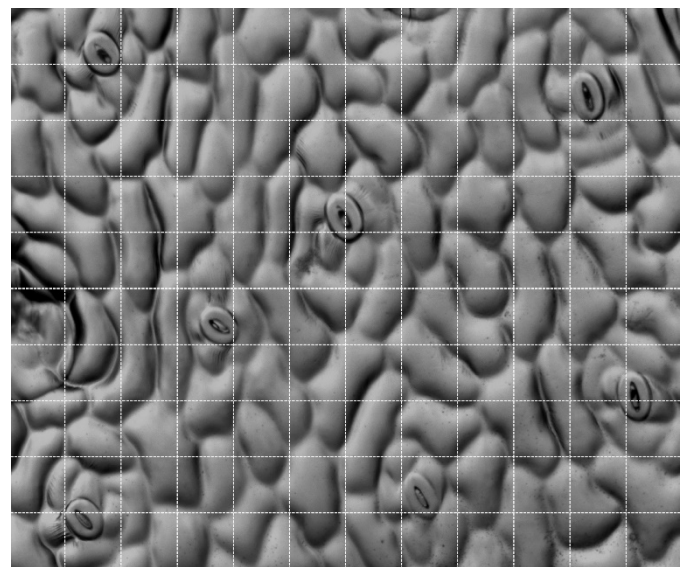


Photo de stomates adaxiaux de *Rumex acetosa*

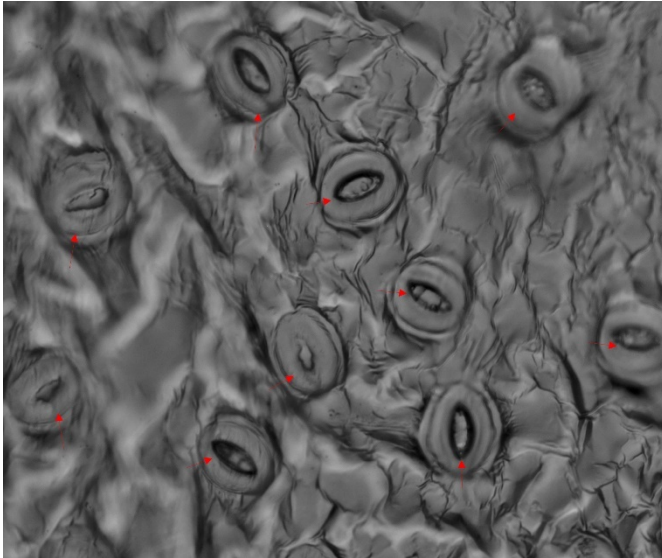


Photo de stomates abaxiaux de *Taraxacum officinale*

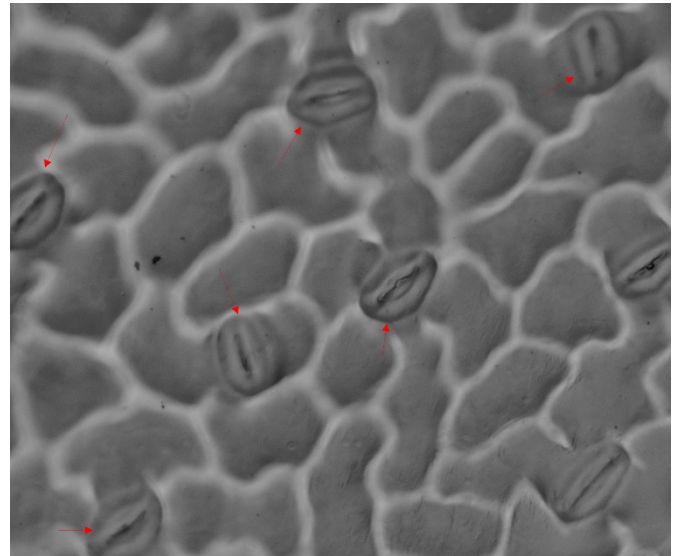


Photo de stomates adaxiaux de *Taraxacum officinale*

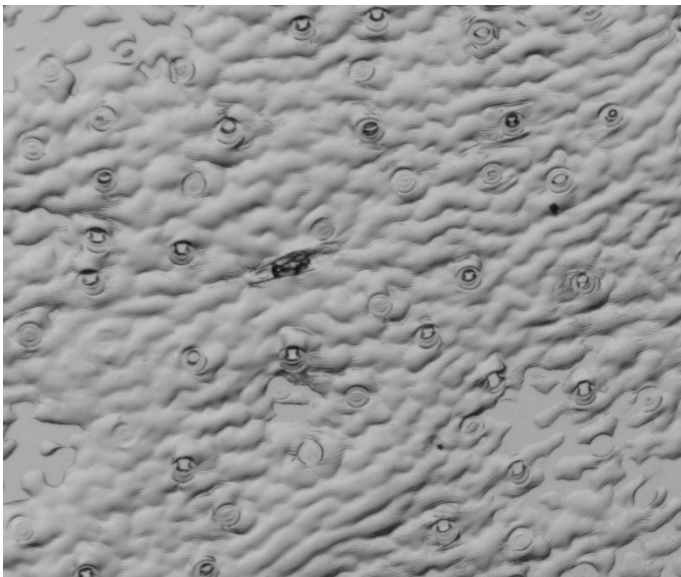


Photo de stomates abaxiaux de *Trifolium repens*

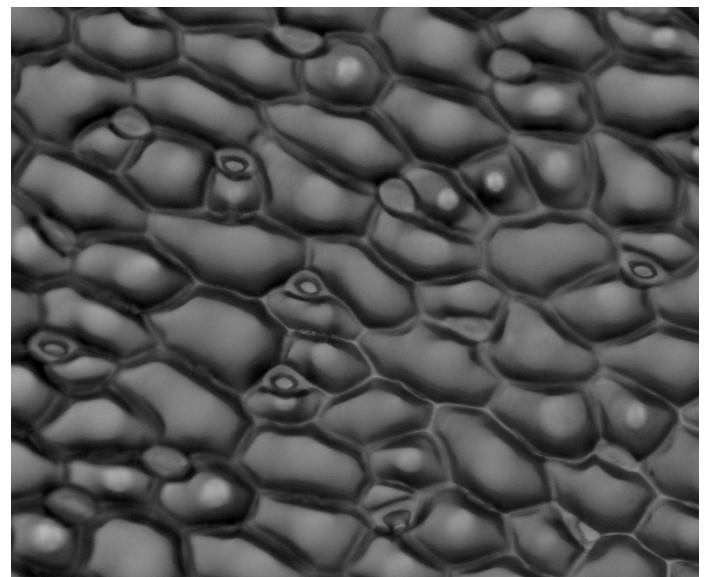


Photo de stomates adaxiaux de *Trifolium repens*

RESUME ET MOTS-CLES

Les prairies couvrent 40% de la surface de la Terre et sont donc des formations importantes d'un point de vue écologique et économique. Notamment, ils fournissent des services écosystémiques indispensables aux humains comme la séquestration du carbone et contribuent à la quantité et à la qualité de l'eau douce. Il est donc crucial de comprendre ces systèmes. Ce travail contribue à la compréhension de la dynamique de l'eau dans les systèmes de prairie au niveau de la plante individuelle. Nous avons étudié la dynamique de l'eau de huit espèces de prairies dans des conditions normales, sans stress hydrique, en mesurant les caractéristiques des plantes et les variables environnementales et en explorant les relations entre elles. L'objectif de cette étude était de comprendre les variations de conductance stomatique inter-journalière et intra-journalière pour chaque espèce, et d'utiliser nos mesures des traits végétaux pour comprendre la dynamique de l'eau de chaque espèce à travers la notion de stratégies écologiques. S'il était difficile d'extrapoler les informations sur les rythmes physiologiques innés de chaque espèce en raison des fortes variations des variables environnementales, nous avons pu mieux comprendre la sensibilité de chaque espèce aux variables environnementales, et mieux comprendre leurs stratégies écologiques concernant l'utilisation de l'eau.

Mots-clefs : écophysiologie ; conductance stomatique ; prairies ; stratégies écologiques ; eau

Grasslands cover 40% of the Earth's surface and are thus ecologically and economically important formations. Notably, they provide indispensable ecosystem services to humans like carbon sequestration, and contribute to the quantity and quality of freshwater. It is thus crucial to understand these systems. This work contributes to the understanding of water dynamics in grassland systems at the level of the individual plant. We studied the water dynamics of eight grassland species in normal conditions, without hydric stress, by measuring plant traits and environmental variables and exploring the relationships between them. The objective of this study was to understand the variations of inter-daily and intra-daily stomatal conductance for each species, and to use our measurements of plant traits to understand the water dynamics of each species through the notion of ecological strategies. While it was difficult to extrapolate information about the innate physiological rhythms of each species due to high variations in environmental variables, we were able to better understand each

species sensitivity to environmental variables, and to better understand their ecological strategies concerning the use of water.

Keywords: ecophysiology ; stomatal conductance ; grasslands ; ecological strategies ; water

