



HAL
open science

Réponses des prairies semées et adaptations de la morphogenèse des graminées pérennes au déficit hydrique

Jean-Louis Durand

► **To cite this version:**

Jean-Louis Durand. Réponses des prairies semées et adaptations de la morphogenèse des graminées pérennes au déficit hydrique. Sciences agricoles. Université de Poitiers, 2015. tel-02793114

HAL Id: tel-02793114

<https://hal.inrae.fr/tel-02793114>

Submitted on 5 Jun 2020

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

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



Unité de Recherches Pluridisciplinaire
Prairies et Plantes Fourragères.
Ecole Doctorale Gay Lussac

Réponses des prairies semées et adaptations de la morphogenèse des graminées pérennes au déficit hydrique.

Habilitation à diriger les recherches

Soutenue le 2 décembre 2015

Devant la commission d'examen :

- Thierry Simonneau. (DR INRA)
- Rossitza Atanassova (PR Université de Poitiers)
- Marie-Pascale Prudhomme. (PR Université de Caen)
- Maria Manzanarés Dauleux (PR Agrocampus)
- Michel Vauclin. (DRCE émérite CNRS)
- Rémi Lemoine. (DR CNRS)

Présenté par Jean-Louis Durand
Docteur Ingénieur en Sciences
des Productions végétales
Chargé de Recherches INRA

Table des matières

Remerciements.....	4
1 Elevage, prairie semée, climat, sécheresses, pérennité, variabilité génétique. 8	
1.1 Importance des graminées.....	8
1.2 La production fourragère face à la sécheresse.....	9
1.3 Diversité des espèces fourragères.....	10
1.4 Variabilité génétique des populations de graminées fourragères.....	10
1.5 Conclusion.....	11
2 Analyse de la réponse de la plante aux variations la disponibilité en eau. 14	
2.1 Schéma des relations entre la croissance d'une plante et son environnement.....	14
2.1.1 Réponses de la productivité d'une plante au déficit hydrique : la sensibilité de la morphogenèse.....	17
2.1.2 Variabilité génétique des caractères de résistance à la sécheresse.	19
2.2 Acquisition de l'eau et des ressources minérales.	20
2.2.1 Variations spatiales et temporelles de l'extraction de l'eau du sol.	20
2.2.2 Interaction entre l'alimentation en eau et en azote.	22
2.2.3 Conclusion.....	26
2.3 L'eau et la morphogenèse.	27
2.3.1 Processus morphogénétiques de mise en place d'une talle.	27
2.3.2 Circulation de l'eau dans les feuilles.....	29
2.3.3 Réponse de la morphogenèse à un déficit hydrique.....	37
2.4 Conclusions.	42
3 Variabilité génétique de la réponse à l'eau des graminées.	46
3.1 Différences entre espèces.....	47
3.2 Différences intra-spécifiques : Les festulium.....	50
3.3 Conclusions.	54
4 Perspectives et programme de recherche : des prairies semées pérennes et adaptées aux contraintes hydriques.	56
4.1 Approche transdisciplinaire et définition de l'écophysologie des populations. 56	
4.2 Intensification écologique en vue d'adapter les plantes au changement climatique. 56	
4.3 Deux démarches concomitantes.	58
4.4 Evolution des populations de graminées durant l'exploitation d'une prairie en zone tempérée : effet des périodes sèches.....	60

4.4.1	Mise en place de l'architecture hydraulique d'une talle de graminée sous contrainte hydrique (projet de thèse 1).	61
4.4.2	Démographie végétative des talles (projet de thèse N°2).....	64
4.4.3	Dynamique génétique d'une population en peuplement dense subissant un déficit hydrique (projet de thèse N°3).....	70
4.5	Outils informatiques envisagés pour les modélisations.....	72
4.6	Bases de données expérimentales.....	73
4.6.1	Quelles espèces et populations ?.....	74
4.6.2	Quels scénarii de sécheresse considérer ?	74
5	Conclusions	78
6	Bibliographie	80

Remerciements

Je suis particulièrement reconnaissant aux membres du jury de cette commission d'examen, étant donné leurs nombreux engagements professionnels. Merci donc à Marie-Pascale Prud'homme, Maria ManzanarésDauleux, RossitzaAtanassova, Thierry Simonneau, Rémi Lemoine et Michel Vauclin pour leur attention. J'ai pour chacun d'eux de nombreuses raisons d'être très reconnaissant.

Je souhaite remercier aussi ceux qui ont accompagné l'émergence et la réalisation de ce travail de recherche. Claude Edelin, à l'époque (1974-1976 !) animateur des *Naturalistes orléanais*, m'a appris le respect pour les plantes et plus tard la beauté de leur architecture. Je tiens à saluer Marcel Bournérias et André Darchis, professeurs de biologie en classe préparatoire respectivement aux lycées Chaptal et Saint Louis à Paris, qui m'ont transmis leur savoir scientifique sur la fleur des angiospermes sans jamais lui ôter un microgramme de poésie.

Je suis très redevable à Bernard Itier, Michel Sébillotte, Jean Boiffin, Hubert Manichonet Marcel Mazoyer de m'avoir introduit à la bioclimatologie et à l'agronomie. Leurs enseignements furent des ouvertures extraordinaires. Je n'oublie pas Jacques Canneil ni André Fleury, mes encadrants de fin d'étude, non plus que mon compagnon de stage à l'INAPG, Abdelwahed Maataoui, avec lesquels j'ai appris à aimer la pratique de la recherche scientifique. Je remercie Ghislain Gosse qui m'a accueilli dans son équipe, un groupe chaleureux dans lequel Michel Chartier m'a ouvert à la rigueur de l'expérience, avec Jean-Michel Allirand, et où Michel Laurençot et Sylvain Meunier m'ont enseigné les réalités du terrain et les règles de l'expérimentation de terrain.

La liste des collègues rencontrés durant mes recherches sur les graminées fourragères est longue à Lusignan. Je veux saluer la mémoire de Michel Gillet, à qui nous devons pour une bonne part, conceptuellement, l'existence même de notre Unité de Recherche et avec qui j'ai pu échanger de longues heures.

J'avais lu les travaux de Claude Varlet Grancher, dès avant qu'il ne m'accueille dans notre nouvelle unité à Lusignan, et je veux le remercier très chaleureusement de la fiabilité sans faille de son soutien à chaque étape. Merci à Gilles Lemaire qui lui aussi n'a jamais manqué de me soutenir, prodigue de son enthousiasme à mieux savoir, et aussi à François Gastal. Chacun dans leur style, mes trois prédécesseurs à la direction de notre unité de recherche ont construit un environnement favorable aux discussions et aux travaux de recherches qui sont résumés dans ce texte.

Annie Eprinchard, Jean-Pierre Terrasson, Christophe de Berranger, Michel Poupard, Louissette Cousson, Gilles Millet sans oublier Claude Cantot et Isabelle Boissou sont autant de collègues dont les concours indispensables m'ont permis de mieux comprendre les plantes et avec lesquels j'ai passé de très bons moments au travail. J'ai énormément apprécié travailler et discuter aussi avec leurs collègues arrivés plus récemment en écophysiologie, Cédric Perrot, Eric Roy, Serge Carré, Erick Rivault et Arnaud Philipponneau. A la suite de ma prise de responsabilité à la direction de l'URP3F, j'ai pu aussi apprécier l'aide particulière de tous ceux qui y travaillent.

Les recherches dont il est question dans ce mémoire ont largement été portées par trois thésards qui tous m'ont surpris et ouvert à des réalités que je ne soupçonnais pas, élargissant à chaque fois notre vision des plantes. Bertrand Onillon, Pierre Martre, Victoria Gonzalez Dugo, à jamais, je vous dois un très grand merci ! La vie scientifique dans notre laboratoire s'est développée sans répis grâce à ce groupe très actif et engagé dans la pratique de l'écophysiologie végétale et notamment en bioclimatologie. Hélène Gautier, Laurette Combe, et Bruno Moulia y ont apporté des idées et des connaissances particulièrement riches. Aujourd'hui, ElaFrak, Didier Combes, Gaëtan Louarn, et Abraham Escobar animent une équipe au sein de laquelle je suis très heureux de travailler. Leur activité présente a rendu possible l'élaboration de bien des pistes que je présente dans ce mémoire.

Je remercie très chaleureusement aussi mes collègues généticiens, en commençant par la plus récemment arrivée, Isabelle Litrico, qui m'a convaincu qu'il était possible d'envisager à brève échéance une véritable écophysiologie des populations. Merci Isabelle pour tagénéreuse énergie et ta patience raisonnée qui charpentent efficacement ta fougue communicative. Merci aussi à Marc Ghesquière, grâce à qui je me suis familiarisé avec la génétique quantitative. Merci à Jean-Paul Sampoux qui m'a montré la diversité génétique en mouvement dans les prairies d'aujourd'hui, à Philippe Barre qui m'a montré que même un écophysiologiste pouvait apprendre de la biologie moléculaire, et à Bernadette Julier qui tient haut le flambeau des légumineuses fourragères.

Je n'oublie pas Arturo Mazzanti ni sa collègue Monica Agnusdei de l'INTA de Balcarce. Il m'est très agréable de remercier John Sheehy, qui m'a donné durant les six mois de mon séjour britannique au GrasslandResearch Institute des leçons de sang froid et d'imagination scientifique.

Merci à Hans Schnyder avec qui j'ai fini par comprendre la puissance de l'analyse cinématique de la croissance des feuilles au cours de mon séjour en 1993 dans son laboratoire. Bien des idées développées dans ce texte viennent de nos discussions en allemand/anglais/français.

Ma rencontre en 1997 avec Thierry Bariac aura été l'une des plus décisives et de de celles dont j'ai eu le plus à me réjouir. Je reprends à mon compte le commentaire de Maria Victoria Gonzalez Dugo qui écrit qu'il a fait de la géochimie isotopique un art.

Je ne me serais jamais senti aussi bien à l'INRA sans des collègues comme la très regrettée Nadine Brisson, animatrice infatigable d'un collectif informel et productif autour du modèle STICS, sans Pierre Cruiziat qui a fait du thème de la circulation de l'eau dans les plantes un carrefour vivant entre les disciplines de l'écologie végétale. Je remercie Hervé Cochard, Laurent Hazard, Florence Volaire, Catherine Picon-Cochard, et Michel Lafarge avec lesquels travailler ne m'a pas seulement été utile mais toujours un plaisir empreint de grand respect.

Merci à Rudi Schaüfele, Christian Fournier, Margarita Ruiz Ramos, Romain Barillot, Taise Kunrath, Pedro Errecart, étudiants en thèse ou post doc qui un jour ont croisé ma route et m'ont apporté leurs visions neuves et ouvertes sur le monde.

Et à toi Françoise, ma chère épouse, merci pour tout.



Couvert de ray-grass anglais sur une digue du port de Bremerhaven, RFA

1 Elevage, prairie semée, climat, sécheresses, pérennité, variabilité génétique.

1.1 Importance des graminées.

L'élevage dépend de la production fourragère pour l'alimentation du troupeau. Celle-ci comporte notamment la production de prairies temporaires, composées de plantes fourragères semées, en pur ou en mélange d'espèces. Cette herbe repousse entre les coupes successives et peut être récoltée plusieurs fois par an. Lorsque la prairie appartient à un système de polyculture, elle fait donc place à des cultures céréalières tous les 3 à 6 ans et doit être régulièrement ressemée. Le système auquel nous nous intéresserons est donc une prairie semée d'une ou plusieurs espèces de graminées destinées à produire le plus régulièrement possible durant une période de six ans au plus. L'utilisation de cette herbe procède d'une récolte qui prélève presque toutes les parties aériennes, ne laissant aux plantes que leur système racinaire et les points végétatifs aériens qui assurent la repousse. Cette récolte peut être mécanique ou effectuée par l'animal. Dans les deux cas, la structure spatiale de la végétation joue un rôle central dans la détermination de la quantité et de la qualité récoltée. Cette structure est le résultat de la croissance de plantes en peuplements denses, pérennes et régulièrement défoliés. Les formes végétales adaptées à ces conduites et ces pratiques sont essentiellement des légumineuses comme la luzerne, le trèfle et des graminées comme le ray-grass anglais, la fétuque élevée, le dactyle aggloméré qui étaient présentes naturellement dans les prairies naturelles. Les graminées sont particulièrement bien adaptées à l'herbivorie grâce à leur architecture qui protège la plante de la disparition complète des points végétatifs. Le travail présenté ici est focalisé sur les graminées fourragères qui dans de très nombreuses situations écologiques et agronomiques constituent l'essentiel de la végétation (Gillet, 1981).

Les espèces ont été améliorées en fonction de la valeur agronomique et technologique attendue. Les techniques de cultures agissent d'abord sur les modes, les rythmes et les intensités de défoliation à travers la gestion des récoltes et de mise au pâturage des animaux. Elles modifient le milieu grâce à la fertilisation minérale ou organique qui vise à apporter directement les éléments nutritifs appropriés aux objectifs de production et aussi par l'apport d'eau selon les objectifs de production d'une part et les possibilités locales de mise en œuvre de ces pratiques. Dans nos régions, le recours à l'irrigation est très réduit sur les prairies ce qui fait de la question de l'eau en période estivale une problématique fondamentale en production fourragère qui présente un déficit de production marqué durant cette saison avec des effets pouvant se prolonger dans les saisons suivantes (Fig. 1).

Du fait des contraintes économiques et physiques du recours à des intrants en quantités non limitantes, une des problématiques les plus décisives de la production fourragère est son instabilité au cours de l'année alors que les besoins du troupeau sont beaucoup plus stables. Comprendre et maîtriser cette variabilité temporelle est une question très importante pour tirer le meilleur parti des prairies semées.

1.2 La production fourragère face à la sécheresse.

Dans une très vaste zone de production fourragère de l'Europe tempérée et centrale, la production estivale n'est pas nulle et le mode de conduite des troupeaux en dépend en partie. Ce n'est pas le cas des zones méditerranéennes où la croissance des plantes est très ralentie durant l'été voire totalement nulle.

Le travail ici exposé ne concerne que la zone tempérée, c'est-à-dire des zones où la sécheresse ralentit, parfois très fortement, la croissance mais sans jamais la réduire à néant tout à fait. Une courbe typique de variation saisonnière du niveau de production (Fig. 1) est donnée dans Durand *et al.* 2010. Sur cet exemple on constate que la période de production maximale est le printemps alors que le maximum de potentiel en été est fortement limité par le déficit hydrique. Cette chute de production estivale est au cœur des préoccupations concernant les systèmes fourragers basés sur la prairie. Le déficit de production en été résulte d'un déséquilibre entre l'offre en eau du sol plus ou moins directement déterminée, d'une part, par la pluviométrie selon la réserve utile du sol et donc la profondeur d'enracinement, et par la demande évaporatoire d'autre part, essentiellement pilotée par le rayonnement solaire. La quantification de ce bilan reste l'objet de questions de recherches encore non résolues, même à l'échelle du peuplement, et encore bien moins au niveau des composantes spécifiques ou génotypiques de la prairie.

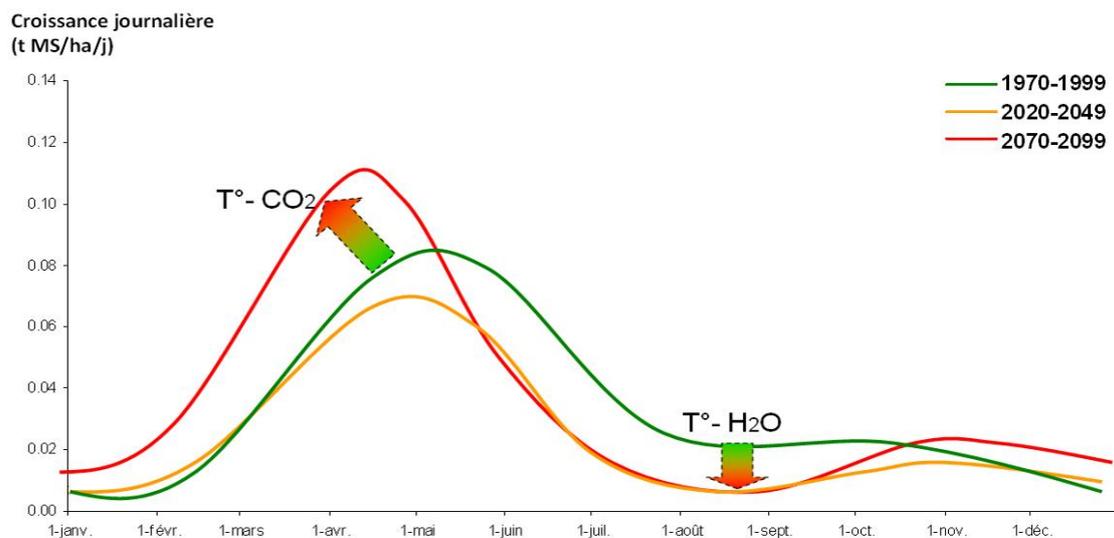


Figure 1. Evolution moyenne (sur trente ans) de la production journalière de la fétuque élevée cultivée à Rennes sur sol superficiel, selon un scénario de changement climatique (SRES A1) simulé avec un modèle de Météo France et le modèle de culture STICS. Pour trois périodes sur les XX^{ème} et XXI^{ème} siècles. D'après Durand *et al.* (2010).

Cette contrainte climatique estivale est très variable d'une année à l'autre. Comprendre l'effet de la sécheresse sur la productivité est donc essentiel pour comprendre et maîtriser cette variabilité. Pour cela il faut comprendre la façon dont le végétal subit et enregistre le manque d'eau et comment sa croissance aérienne et souterraine y répond. Une des voies pour prévenir les dégâts liés à la sécheresse est le choix d'espèces adaptées et l'amélioration des variétés. C'est pourquoi nous avons orienté nos recherches récentes dans cette direction en collaboration avec des équipes de génétique de Lusignan.

1.3 *Diversité des espèces fourragères.*

L'écologie des plantes fourragères est depuis longtemps l'un des exemples de la diversification spécifique des communautés prairiales (Darwin 1859.) Selon cette théorie, la diversité des formes de mobilisation des ressources du milieu serait ainsi à l'origine de l'existence de nombreuses espèces, spécialement des graminées au sein des peuplements naturels. Dans ce groupe, aux formes très bien adaptées au prélèvement récurrent par les herbivores, la diversification a été importante et liée à la façon de coloniser l'espace aérien d'abord, souterrain ensuite. Lorsqu'il a fallu intensifier la production fourragère (Dumont, 1958) l'apport de ressources minérales a permis de maximiser la production aérienne en utilisant des espèces adaptées à la récolte en fauche. Le couvert monospécifique est alors le plus adapté et en outre le plus simple pour l'agriculteur. Dès qu'une ressource minérale manque ou bien qu'il devient difficile de contrôler les adventices indésirables (de mauvaise qualité fourragère) durant la phase d'implantation, il est nécessaire au contraire de semer plusieurs espèces se partageant la même surface cultivée. En particulier pour utiliser l'azote atmosphérique au lieu de fertilisants de synthèse, l'utilisation de légumineuses devient nécessaire si aucun apport d'engrais ou de fumure organique n'est dans le système de production. Dans de telles prairies semées, chaque composante spécifique a sa dynamique propre qui fait varier sa part dans la récolte en dehors des proportions semées au départ. Le peuplement ne cesse de changer au cours des saisons et des années. Certaines espèces peuvent disparaître complètement au profit d'autres. Pour comprendre ces dynamiques, il faut mieux connaître les caractères variant d'une espèce à l'autre et qui expliquent les réactions aux contraintes climatiques. On a cherché à savoir pourquoi certaines espèces sont mieux adaptées que d'autres à la sécheresse et comment les caractères qui déterminent ces résistances variables dépendent les uns des autres.

1.4 *Variabilité génétique des populations de graminées fourragères.*

Même en prairie semée monospécifique intensive, la variabilité génétique reste très élevée chez les graminées fourragères cultivées. Une étude récente (Sampoux *et al.* 2011) a montré que 40 ans de progrès génétique pour le rendement et la qualité chez le ray-grass anglais n'ont quasiment pas réduit l'hétérogénéité interne des variétés. Et cela alors que le progrès de la productivité a été obtenu justement pour les repousses d'été et d'automne, celles justement exposées au déficit hydrique. On peut même se demander si les tests de sélection qui s'étalent sur un peu plus de deux ans et demi chez ces espèces n'ont pas justement favorisé cette diversité intra populationnelle. Dans certains programmes de sélection, l'hybridation interspécifique entre des espèces contrastées en termes de pérennité a produit des plantes et des populations associant des caractères des parents dans de nouvelles combinaisons. Par exemple, l'hybridation de la féтуque élevée avec le ray-grass d'Italie a produit des populations hébergeant une forte diversité génétique et le sélectionneur a favorisé celles où les individus associent le caractère pérenne et résistant à la sécheresse de la première à la vigueur initiale et aux qualités fourragères du second.

Aujourd'hui pour autant, la nature et la quantification des caractères à l'origine de cette diversité restent mal identifiées. Est-ce que l'efficacité de la transpiration de l'eau acquise a été accrue ? Et si c'est le cas, est-ce par une meilleure efficacité de la photosynthèse ou bien par une capacité à maintenir des tissus foliaires hydratés et efficaces, une moindre sensibilité de la sénescence foliaire au déficit hydrique ? Est-ce plutôt le résultat d'une meilleure capacité d'extraire l'eau du sol ou par une amélioration de la régulation stomatique ? Dans le cas d'une exploration du sol améliorée, quelle est la part des mécanismes de croissance précédant la sécheresse qui aboutissent à la mise en place d'un système racinaire plus efficace au moment où cette dernière s'installe, par rapport aux mécanismes de maintenance de ce système en période sèche ? La coexistence en un même site d'un laboratoire de génétique et d'un laboratoire d'écophysiologie dédiés aux plantes fourragères et abordant les mêmes échelles (plante ou parcelle cultivée) nous ont permis d'approfondir ces questions qui sont développées dans ce texte.

1.5 Conclusion.

L'objectif des recherches présentées dans ce mémoire est de mieux comprendre comment les peuplements de graminées fourragères répondent aux contraintes hydriques estivales en zone tempérée. Cette recherche approfondit des questions se posant à l'échelle de la production végétale et donc de la parcelle en intégrant des phénomènes se jouant à l'échelle de l'individu. Elle s'est essentiellement située à l'échelle temporelle de la repousse et ne prend donc pas en considération deux ensembles de processus importants aussi pour la productivité à l'échelle de la durée d'exploitation d'une prairie : la reproduction sexuée d'une part, qui réduit le nombre de points végétatifs, et le déplacement des individus d'autre part (Lafarge et Durand 2011). Ces deux aspects fondamentaux de la vie du peuplement sont discutés et font justement l'objet des questions abordées dans le projet de recherche concluant ce document.

Pour comprendre et modéliser la réponse de la plante aux contraintes hydriques, nous nous sommes appuyés sur un schéma conceptuel général de réponse de la plante à son environnement physique. C'est ce schéma que nous exposons dans un premier chapitre. Il s'agit ensuite de savoir comment et dans quelles zones du sol les plantes acquièrent-elles les ressources en eau et de comprendre l'impact direct des mouvements d'eau sur l'acquisition de l'azote, ce qui fait l'objet du deuxième chapitre. Puis sont détaillés les résultats obtenus sur les relations entre l'architecture hydraulique et la croissance des feuilles. Le troisième chapitre présente enfin une contribution à l'effort de compréhension de l'évolution génétique d'une prairie au cours de son exploitation et à l'amélioration génétique des plantes fourragères.

Le quatrième chapitre décrit mon projet de recherche pour les six prochaines années.



2 Analyse de la réponse de la plante aux variations la disponibilité en eau.

2.1 Schéma des relations entre la croissance d'une plante et son environnement.

La définition d'états théoriques de la plante à l'aide de variables pertinentes nécessite des expérimentations où les facteurs environnementaux sont manipulés pour analyser l'effet de chacun indépendamment des autres et pour en analyser les interactions.

Pour autant, l'interdépendance des processus élémentaires de la productivité végétale oblige à hiérarchiser et à relier explicitement ces processus pour comprendre et mieux agir sur la production de la prairie semée. De même la simultanéité des contraintes climatiques (eg : températures élevées et déficit hydrique) nécessite d'en comprendre les interactions, tant au plan physique que

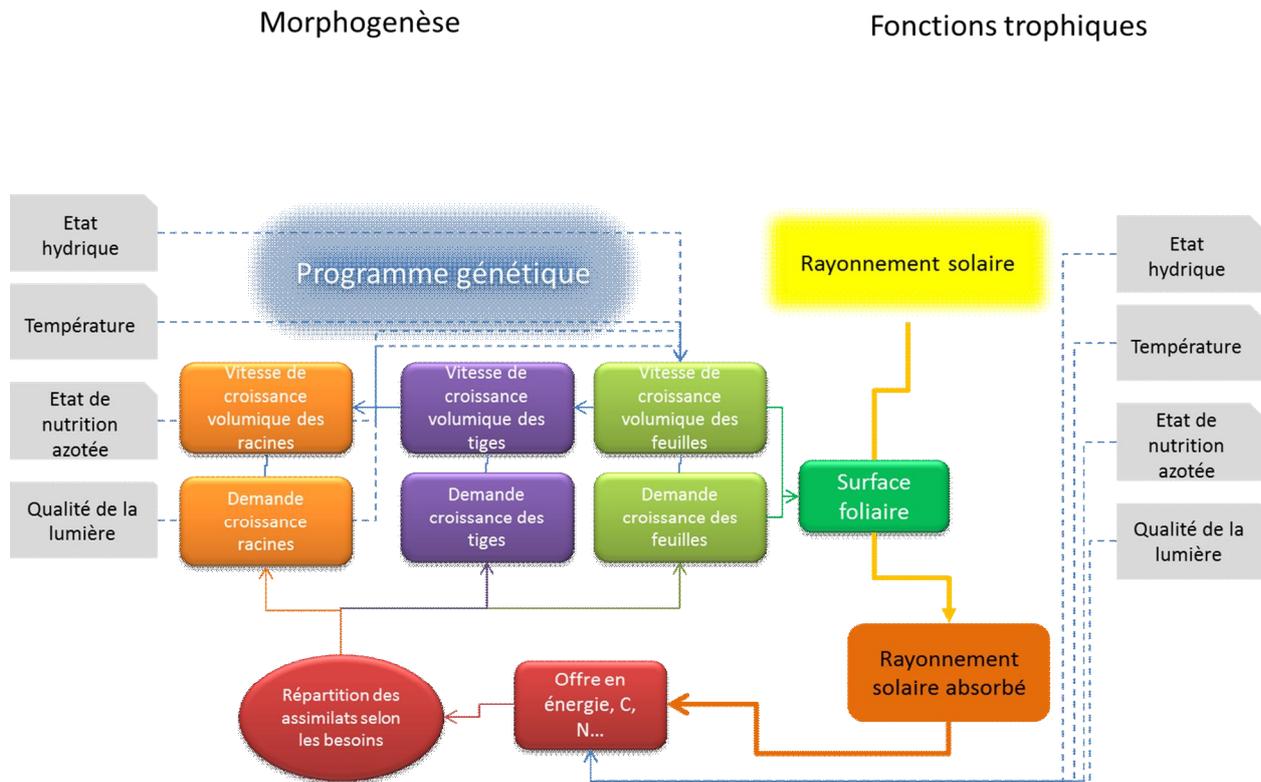


Figure 2. Représentation schématique des déterminants écophysologiques de la croissance des plantes fourragères (phase végétative). Un ensemble de processus déterminés génétiquement organisent et déploient les parties de la plante dans l'espace, sous l'influence de l'eau, de la température du rayonnement. Cette morphogenèse définit une demande satisfaite plus ou moins selon les organes avec les assimilats produits par conversion de l'énergie solaire interceptée par les feuilles et fixée dans les sucres par la photosynthèse. Un prélèvement d'entretien de la biomasse est fait par la respiration sur cette offre en assimilats (d'après Gillet et al. 1984 et Durand et al. 1991).

Obiologique. Nous inscrivons donc notre analyse dans un cadre conceptuel du fonctionnement de la plante dans son milieu (Fig. 2).

On peut distinguer les fonctions trophiques qui assurent l'assimilation de l'énergie et des constituants des structures de la plante d'une part, et les fonctions morphogénétiques qui assurent le déploiement des organes dans l'espace aérien et souterrain. Les fonctions morphogénétiques regroupent les processus d'organogenèse et d'expansion des organes végétatifs, y compris racines, rhizomes ou stolons, et reproducteurs. Les fonctions trophiques regroupent l'absorption de l'énergie solaire, sa conversion en substrats carbonés disponibles pour l'entretien de la plante (essentiellement proportionnel à sa biomasse) et pour la croissance des organes (constitution des parois et énergie pour la production et l'expansion cellulaire).

La morphogenèse définit une demande en énergie (et en azote) tandis que les fonctions trophiques déterminent l'offre en énergie (et en éléments constitutifs) dans la plante pour le maintien des structures vivantes et la morphogenèse. Le niveau de satisfaction de cette demande permet de quantifier ce qui limite la croissance réelle. La définition de la demande liée à la morphogenèse a largement progressé grâce à l'analyse du fonctionnement des zones de croissance. Cette analyse a notamment permis de faire un bilan de masse et d'énergie pour la croissance en volume des feuilles. On peut également tester le caractère limitant ou non de l'offre en énergie en testant la sensibilité relative de la morphogenèse et des processus trophiques au déficit hydrique par exemple. Un découplage entre les deux à court terme indiquant que la morphogenèse n'est pas alors essentiellement limitée par les processus trophiques. De même, au sein des espèces, les principales variations génétiques de productivité et de réponses à l'environnement relèvent avant tout de la morphogenèse.

Enfin le schéma (Fig. 2) indique les niveaux où les variables température, rayonnement, eau et azote interviennent pour moduler les différentes fonctions.

Au cours de nos travaux ; nous avons contribué à répondre à deux types de questions :

Comment l'état de la plante dépend-il des variables environnementales ?

Comment les fonctions de la plante sont-elles affectées par cet état ?

Notations et relations simplifiées entre la teneur relative en eau, le potentiel hydrique, la pression hydraulique et la pression osmotique dans la feuille.

$$R_{WC} = \frac{V_e}{V_0} \quad (1)$$

$$\psi = P - \pi \quad (2)$$

$$\varepsilon = \frac{dP}{\frac{dV_e}{V_e}} \quad (3)$$

$$\varepsilon = \varepsilon_0 P \quad (4)$$

$$P = P_0 R_{WC}^{\varepsilon_0} \quad (5)$$

$$\pi = \frac{RTN_S}{V_e} \quad (6)$$

$$\pi = \frac{\pi_0}{R_{WC}} \quad (7)$$

$$\frac{\pi}{\pi_0} = \frac{V_e}{V_0} - \frac{V_e}{V_0} \quad (7)$$

$$\frac{\pi}{\pi_0} = \frac{V_e}{V_0} \frac{R_{WC}}{R_{WC}} \quad (8)$$

Ψ : potentiel hydrique de la feuille, V_e : volume d'eau dans la feuille, V_0 volume d'eau dans la feuille quand ψ est nul, R_{WC} : teneur en eau relative de la feuille, π : pression osmotique de la feuille, P_0 et π_0 : Pression de turgescence et pression osmotique de la feuille quand ψ est nul, respectivement, ε : module d'élasticité global de la feuille, ε_0 : paramètre adimensionné, P pression de turgescence de la feuille, A : absorption, Tr : transpiration, J_{12} : flux d'eau entre un compartiment 1 et 2, R_{12} : résistance hydraulique entre les compartiments 1 et 2.

2.1.1 Réponses de la productivité d'une plante au déficit hydrique : la sensibilité de la morphogenèse.

L'analyse de croissance d'un peuplement végétal (Watson 1947) couplée à l'analyse du rendement énergétique d'une culture ¹(Monteith 1977, Varlet-Grancher *et al.* 1982) permet de constater que les cultures fourragères convertissent le rayonnement solaire en énergie fixée dans leurs tissus selon un rendement relativement stable d'une région et d'une saison à l'autre. L'analyse de l'impact du déficit hydrique sur la production réalisée durant la période sèche révèle que le rendement de la conversion du rayonnement (RUE) est également beaucoup moins sensible que la variation du niveau de production de matière sèche (Durand, 1987 ; Durand *et al.* 1989). C'est la quantité de rayonnement visible absorbée qui est la plus variable, du fait de la sensibilité de la production de feuilles à la sécheresse.

Nous avons observé les flux nets de CO₂ dans un couvert de fétuque

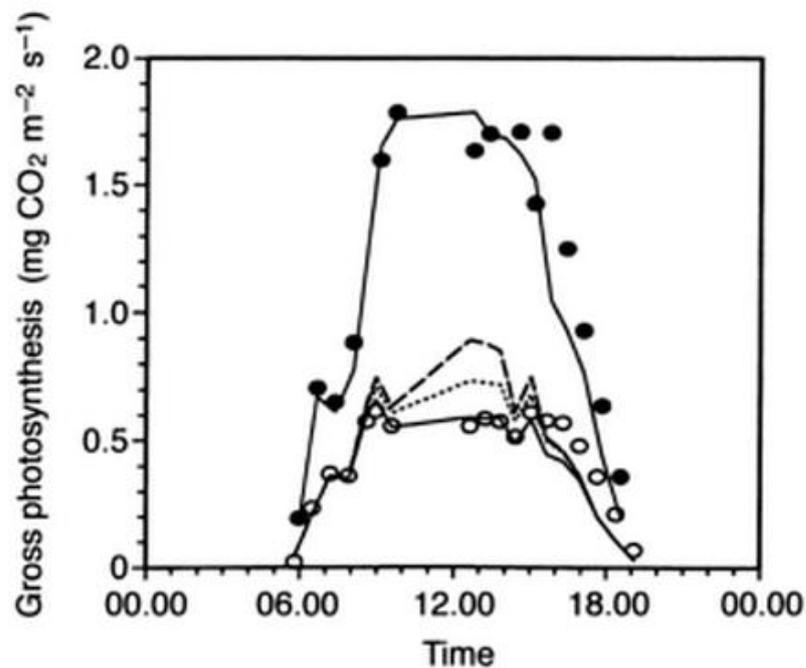


Figure 3. Photosynthèse nette ($\text{mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) au cours d'une journée d'été d'un couvert de fétuque. Cercles noirs : irrigué, cercles blancs : sec ; lignes continue, tiretée et pointillée : intégration de la feuille au couvert végétal à indice foliaire (IF) optimal ou en conditions sèches (IF réduit, feuilles enroulées et conductance réduite), IF réduit et conductance maximale, IF réduit et conductance réduite, respectivement. L'écart entre les deux lignes continues représente l'effet combiné de la sécheresse sur la morphogenèse foliaire et sur les processus photosynthétiques. L'effet photosynthétique seul étant représenté par l'écart entre la courbe en tirets et la courbe continue en conditions sèches. D'après Gastal et Durand (1999).

élevée (Fig.3) pour mesurer la part relative de l'impact de la sécheresse sur l'activité photosynthétique d'une part et sur la surface foliaire d'autre part (Gastal et Durand, 2000). Des parcelles de fétuque élevée ont été installées en 1993 et exploitées régulièrement par des coupes suivies de repousses. Après la coupe de juin 1994, la moitié du couvert est arrosée pour couvrir les besoins

¹ Ratio entre l'énergie contenue dans la biomasse et l'énergie solaire absorbée par la végétation. Par extension le RUE désigne le rapport entre la biomasse et l'énergie absorbée.

correspondant à l'évapotranspiration potentielle et l'autre non. Au moment de l'expérience, c'est-à-dire 20 jours après la coupe, le potentiel de base des deux végétations est voisin de -0.1 MPa en irrigué et approximativement de -1.2 MPa sur les parcelles non irriguées (Onillon, 1993, Onillon *et al.* 1995). L'indice foliaire² de la parcelle irriguée est approximativement de 3.3 pour le couvert irrigué et de 0,9 pour le couvert non irrigué. Le système de mesure d'échange de CO₂ net mis au point par Michel Chartier et utilisé dans notre thèse sur la luzerne (Durand, 1987) avait été automatisé par François Gastal pour comparer des couverts différents (Bélanger *et al.* 1994). Ce système a été déployé sur le même essai pour la fétuque irriguée et non irriguée. Les mesures d'échange gazeux réalisées aux différentes heures de la même journée sur les deux couverts ont montré que la photosynthèse du couvert végétal avait été réduite de 61 % environ par le déficit hydrique. Il est possible de calculer la photosynthèse d'un couvert végétal en intégrant à l'échelle du couvert

- la réponse de la capacité photosynthétique des différentes couches de feuille au rayonnement incident local,
- la réduction de cette capacité photosynthétique en fonction du potentiel hydrique de la feuille (Ghashghaie, 1989),
- l'indice foliaire du couvert
- l'extinction du rayonnement dans le couvert végétal (Gastal et Durand, 2000).

Il a été ainsi possible de calculer la photosynthèse nette³ d'une culture de même indice foliaire que la culture en sec mais avec une capacité photosynthétique potentielle. Pour un couvert d'indice foliaire 3.3 la réduction de photosynthèse ainsi calculée aurait alors été de 43% au lieu de 60%, soit 70 % de l'effet observé total de la sécheresse. L'essentiel de la réduction de photosynthèse induite par la sécheresse provient donc de la réduction de la surface foliaire et non de la chute de la capacité photosynthétique des feuilles. En tenant compte de la relation entre le potentiel hydrique foliaire et la photosynthèse nette de l'unité de surface de la feuille (Ghashghaie *et al.* 1989), on trouve une réduction entraînant une chute de photosynthèse nette du couvert d'environ 52 %. Pour arriver à la différence totale observée, il faut encore prendre en compte la réduction de surface foliaire active provoquée par l'enroulement des feuilles de fétuque, conséquence de la chute de turgescence des limbes (Gastal et Durand 2000). Par ailleurs, sur cette même expérimentation, on mesure une augmentation de la teneur en glucides solubles dans les gaines des plantes. Il a enfin été vérifié grâce à un marquage au ¹⁴C qu'en conditions sèches le carbone assimilé durant une journée est davantage alloué aux gaines qu'aux limbes (Onillon *et al.* 1995).

Ces éléments illustrent que l'effet du déficit hydrique sur la croissance est avant tout dû à la diminution de l'expansion de la surface foliaire et non pas à la capacité de celle-ci à fixer le CO₂ atmosphérique, ainsi que l'avait établi Boyer (1970) antérieurement en conditions contrôlées et sur organes isolés, chez des plantes de grande culture.

² Rapport entre la surface de feuilles vertes et la surface de sol occupée par la végétation.

³ Flux net de CO₂ entre la végétation et l'atmosphère.

Chez les plantes cultivées, et sans exception pour les graminées fourragères, si les fonctions trophiques assurent la fourniture d'énergie au végétal, c'est la réponse de l'expansion des organes (aériens et souterrains), beaucoup plus sensible, qui explique essentiellement les baisses de productivité en conditions sèches, avec comme conséquence l'accumulation de sucres solubles non utilisés pour la croissance en volume. C'est pourquoi nos travaux se sont orientés dans la suite sur la morphogenèse des feuilles, principal phénomène impliqué dans la réduction de la productivité estivale par la sécheresse. Nous suivons d'ailleurs ainsi la démarche entreprise avant nous par Nelson (2000) qui avait posé les bases d'une analyse globale de la productivité d'une graminée fourragère *via* l'analyse de la mise en place des feuilles.

2.1.2 Variabilité génétique des caractères de résistance à la sécheresse.

Dans le schéma conceptuel de la figure 2, l'activité de croissance végétative de la plante réalise plus ou moins complètement, selon les conditions, un potentiel morphogénétique déterminé par son génotype : le plan d'organisation et les vitesses maximales d'expansion des différents organes (Gillet *et al.* 1984). A partir de ce potentiel, les contraintes environnementales limitent plus ou moins l'expansion réelle des organes, créant une demande en énergie qui en général est largement satisfaite par les pools de carbone soluble de la plante. L'hypothèse générale est que la fourniture d'énergie est généralement excédentaire par rapport à la demande à chaque instant de la vie de la plante. De même, comme en témoigne la très faible réponse de l'efficacité de conversion de l'énergie solaire à la sélection variétale chez les plantes cultivées (eg : Austin *et al.* 1986), la variabilité génétique des caractères associés aux fonctions trophiques est généralement moins importante que la variabilité des caractères liés à la morphogenèse.

Ce schéma conceptuel (Gillet *et al.* 1984, Durand *et al.* 1989) a ultérieurement été formalisé dans des modèles (Sheehy *et al.* 1996, Tabourel *et al.* 1998, Migault 2015) permettant d'intégrer les différentes variables du milieu pour simuler le fonctionnement de la plante entière ou de certaines de ces fonctions. Si l'analyse des facteurs et conditions de croissance est menée à son terme, chaque fonction peut s'exprimer en fonction de l'état de la plante correspondant à chaque variable environnementale.

2.2 Acquisition de l'eau et des ressources minérales.

2.2.1 Variations spatiales et temporelles de l'extraction de l'eau du sol.

Dans les peuplements denses que constituent les prairies, les impacts de l'hétérogénéité horizontale de disponibilité en eau sur l'état hydrique de la plante sont limités du fait de la très dense colonisation des horizons superficiels par les racines. La variabilité de disponibilité en eau du sol varie en revanche très

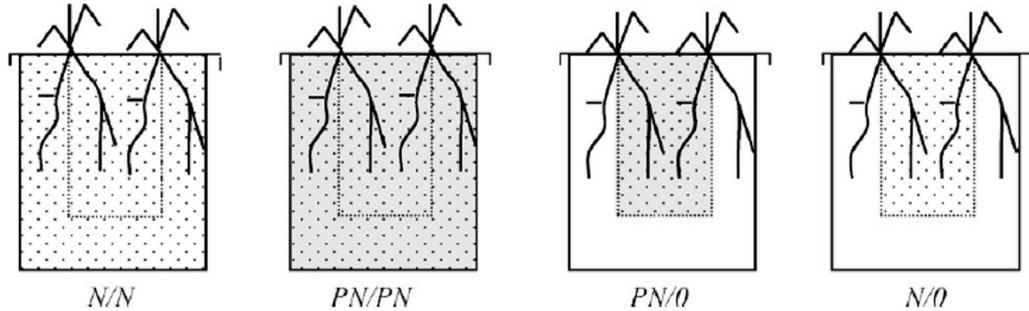


Figure 4. Dispositif à systèmes racinaires partagés permettant de mesurer l'impact éventuel de l'état hydrique local (pression osmotique de la solution nutritive) sur l'extraction d'eau et l'absorption d'azote par des graminées au cours de leur croissance végétative, indépendamment de leur état hydrique. N/N : contrôle, azote équitablement réparti et conditions hydriques optimales ; PN/PN Azote équitablement réparti mais pression osmotique élevée dans les deux compartiments racinaires ; PN/0 : un compartiment optimal en azote et à forte pression osmotique et un compartiment optimal pour l'eau et sans azote ; N/0 conditions hydriques optimales dans les deux compartiments mais un seul contenant de l'azote minéral en solution. D'après Gonzalez Dugo 2012

fortement avec la profondeur, du fait de la variation combinée de la densité racinaire d'une part, et de la disponibilité en eau d'autre part. L'eau est conduite depuis la rhizosphère vers les parties aériennes par la tension générée dans le xylème par la transpiration dans les feuilles. Autour de chaque élément de racine, le mouvement de l'eau entre le sol et la racine est le produit de la différence de potentiel hydrique locale par la conductivité hydraulique du sol, laquelle dépend aussi étroitement de l'humidité du sol. Le système racinaire s'étend sur l'ensemble de la profondeur explorée avec une densité de racine très variable. Quand le sol est bien humecté, c'est la densité locale de racines qui détermine la quantité d'eau absorbée. Mais quand le sol est sec, la conductivité hydraulique et donc la fourniture en eau diminuent fortement.

Ces questions se présentent sous forme théorique comme un problème de réseau. On y considère le système où une plante a un système racinaire séparé entre un compartiment s et un compartiment 0, séparés d'une paroi étanche.

Sous l'hypothèse que le flux est conservatif:

$$T = i_s + i_0 \quad (9)$$

Où T est la transpiration, i_s et i_0 les absorptions dans les compartiments s et 0.

En supposant que la résistance dans le xylème est faible devant la résistance entre la solution et la racine, le potentiel hydrique foliaire et des racines des deux compartiments sont donc égaux:

$$\psi_F = \psi_{R_s} = \psi_{R_0} \quad (10)$$

Et donc :

$$\begin{cases} i_s = K_{rs}(\psi_s - \psi_F) \\ i_0 = K_{r0}(\psi_0 - \psi_F) \end{cases} \quad (11)$$

Où ψ_s , ψ_0 et ψ_F sont les potentiels hydriques de la solution du compartiment s , du compartiment 0 et des feuilles, respectivement.

Appelons r le ratio entre i_s et T :

$$r = \frac{i_s}{i_s + i_0} = \frac{K_{rs}(\psi_s - \psi_F)}{K_{rs}(\psi_s - \psi_F) + K_{r0}(\psi_0 - \psi_F)} \quad (12)$$

Si les résistances sol/plante sont identiques dans les deux compartiments (et notamment si les densités racinaires sont semblables) :

$$\begin{cases} r = \frac{(\psi_s - \psi_F)}{(\psi_s + \psi_0 - 2\psi_F)} \\ \frac{dr}{d\psi_s} = \frac{\psi_0 - \psi_F}{(\psi_s + \psi_0 - 2\psi_F)^2} > 0 \\ \frac{dr}{d\psi_F} = \frac{\psi_s - \psi_0}{(\psi_s + \psi_0 - 2\psi_F)^2} < 0 \end{cases} \quad (13)$$

Théoriquement donc, plus le compartiment est à un potentiel faible, plus sa contribution à la transpiration est faible. Mais plus le potentiel foliaire est faible (forte transpiration) plus la contribution de ce compartiment est forte au contraire. Ce qui fait qu'au cours d'une journée, le potentiel du sol, et la densité racinaire étant fixée entre les différents compartiments, on devrait s'attendre à ce que la contribution des horizons les plus secs augmente avec la transpiration.

Nous nous sommes associés à l'équipe de biogéochimie isotopique de l'eau de Thierry Bariac (UMR BIOEMCO). Avec lui nous avons construit un programme centré sur le traçage isotopique et la compartimentation de l'eau dans le système sol-plante-atmosphère. Une première expérimentation sur les graminées étudiées (fétuque élevée et ray-grass d'Italie) avait montré que les marqueurs isotopiques étaient fiables pour identifier les sources des flux d'eau entrant dans la plante (Durand *et al.* 2007). Nous avons montré aussi que les parts respectives dans la transpiration de la plante de deux compartiments de pressions osmotiques différentes ne sont pas liées à la densité racinaire dans chaque compartiment, comme dans le cas où les pressions osmotiques sont semblables (Fig. 5 A), mais uniquement à la différence de potentiel osmotique entre les deux réservoirs (Gonzalez Dugo *et al.* 2012).

En revanche, nous n'avons pu confirmer si lorsque la transpiration augmente et que, toutes choses égales par ailleurs, le potentiel foliaire hydrique diminue, alors c'est le compartiment au potentiel hydrique le plus faible dont la contribution augmente le plus. Mais surtout, des observations au champ ont montré exactement l'inverse, avec une diminution de la part des horizons de surface dans l'alimentation du flux de transpiration. Nous avons en effet trouvé (Fig. 5 B) chez la fétuque, le ray-grass d'Italie ou leurs hybrides une cinétique de signature isotopique de l'eau de la plante qui indique très clairement une sollicitation des horizons profonds, aux potentiels hydriques les plus élevés, de

plus en plus importante à mesure que la transpiration augmente et que le potentiel hydrique foliaire diminue (Durand *et al.* 2007). Cela suggère que la résistance à l'interface sol/racine, fortement dépendante de la teneur en eau locale, varie fortement en fonction du flux d'eau. En effet, l'assèchement local de l'interface sol/racine qui correspond justement à sa contribution à la

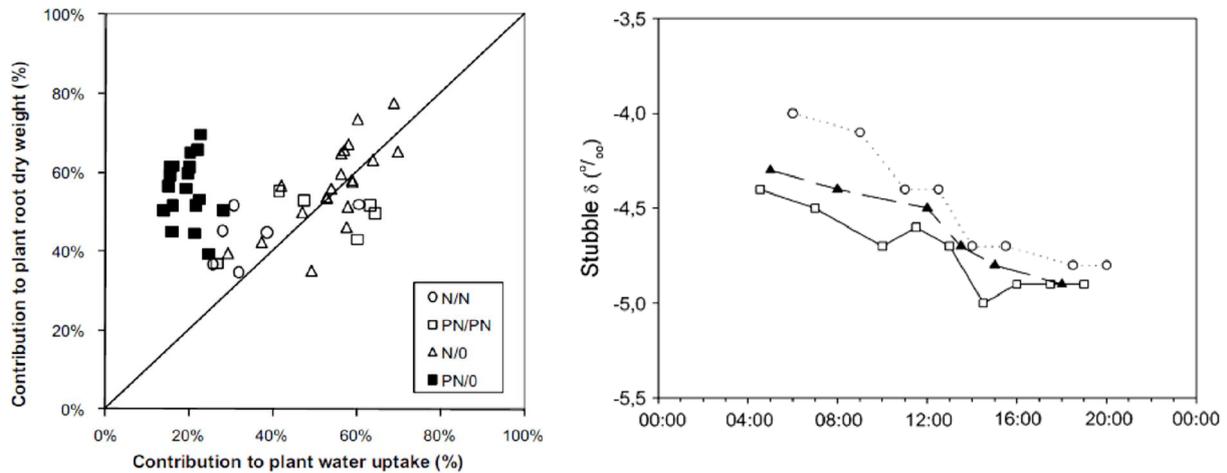


Figure 5. A gauche : relation entre la proportion de racines (en Y) et la fraction prélevée d'eau dans un compartiment (en X) au cours d'une expérience en conditions contrôlées hydroponiques sur fétuque et ray-grass d'Italie (d'après Gonzalez Dugo *et al.* 2012) ; légende des symboles donnée figure 4. A droite : Evolution de la signature isotopique de tiges de fétuque (cercles blancs) et de ray-grass d'Italie (carrés blancs) au cours de la journée indiquant un approfondissement du prélèvement d'eau à mesure que le potentiel foliaire diminue et que la transpiration augmente (d'après Durand *et al.* 2007).

transpiration doit nécessairement engendrer une augmentation très forte de la résistance de cette zone intermédiaire ; cela doit réduire d'autant la contribution des horizons de surfaces sollicités en premier, malgré l'accroissement du gradient de potentiel hydrique. Il se produit donc un rééquilibrage en faveur des horizons profonds moins colonisés par les racines mais disposant de ressources en eau encore importantes et où la conductivité hydraulique reste élevée. Le phénomène s'inverse quand la demande climatique diminue au cours de la journée et quand la réhumectation des interfaces sol/racine permet de compenser les pertes locales. Ces expériences confirmeraient les observations déjà obtenues sur le maïs au champ (Bariac *et al.* 1994). Des expérimentations en conditions contrôlées seraient toutefois nécessaires pour le démontrer définitivement.

2.2.2 Interaction entre l'alimentation en eau et en azote.

Même si l'alimentation en azote des graminées n'est pas aussi sensible au déficit hydrique que celle des légumineuses (Durand 1987, Lemaire *et al.* 1989) un déficit de nutrition apparaît souvent en relation avec un manque d'eau. L'azote entre dans la composition des protéines et il est particulièrement abondant dans les tissus actifs de la plante (par opposition aux structures inertes accumulées au cours de la croissance végétative.) L'azote minéral est absorbé en premier lieu en fonction de la taille de la plante. En effet, l'allométrie entre le volume des tissus riches en azote (mésophile, zones de croissance, organes de réserves protéiques...) et le volume total de la plante contrôle au premier ordre

la teneur optimale de la plante en azote. Cela permet de définir une demande en azote de la plante (Gastal *et al.* 2014). Face à cela, l'offre du milieu se définit dans la rhizosphère où la concentration en azote minéral limite l'absorption maximale (Durand *et al.* 2010). Cette concentration est liée à la capacité du sol à produire et transférer les éléments minéraux (nitrates et ammonium) ce qui en conditions naturelles, dépend d'une part de la quantité d'azote organique disponible et de l'activité microbienne, et d'autre part de la transpiration et de l'état hydrique. A l'échelle de la journée, c'est le phénomène de transport de masse de l'azote dans le flux de transpiration, qui crée le lien le plus immédiat et le plus important entre les contraintes hydriques et minérales. Cela est spécialement le cas en régime de fertilisation azotée importante, laquelle apporte en surface de l'azote minérale facile à absorber puis à assimiler dans les situations de fortes demandes en azote par la culture.

En outre, la question de la dépendance de l'absorption elle-même vis-à-vis de l'état hydrique du sol n'est pas tranchée. Nous avons avancé sur ces aspects au cours d'un projet du programme ECCO (Couplage de l'Eau et de l'Azote dans les Peuplements Cultivés; Durand *et al.* 2005) et dans le cadre de la thèse de Victoria Gonzalez Dugo. Deux hypothèses ont été testées (Gonzalez Dugo 2006). La première est que l'eau provenant de divers horizons du sol plus ou moins riches en azote minéral, la solution azotée absorbée par la plante est donc susceptible de varier avec la profondeur d'extraction d'eau du sol. La seconde hypothèse était qu'indépendamment de cette interaction, les capacités d'absorption de l'eau par la plante ou bien de mobilisation de l'azote dans la plante au profit des feuilles peuvent être modulées par la contrainte hydrique.

C'est à cette fin qu'un dispositif de culture hydroponique à système racinaire partagé a été conçu pour simuler une situation classique en conditions naturelles, dans laquelle de nombreuses racines en profondeur permettent d'assurer la plante d'une alimentation et d'un état hydrique satisfaisants tandis que l'azote localisé dans les horizons de surface est moins accessible malgré une densité racinaire importante (Fig. 4). Avec le même dispositif de système racinaire partagé décrit précédemment on a ainsi étudié l'effet d'un déficit hydrique local au niveau des racines ayant accès à de l'azote minéral sur l'état de nutrition azoté de la plante. La croissance et les états hydrique et azoté des plantes ainsi cultivées ont été comparées à ceux de plantes des mêmes espèces et placées dans une solution de potentiel hydrique élevé et riche en azote. Dans ces conditions, les plantes à ressource azotée asymétrique ont montré en effet des états hydriques semblables aux plantes témoin (ayant toutes leurs racines dans une solution nutritive à potentiel élevé) mais les analyses des différentes parties de la plante ont bien montré que pour toutes les espèces l'absorption totale en azote avait répondu au déficit hydrique local (Tableau 1).

Tableau 1. Réponse de l'état hydrique (ψ , MPa) et de l'INN calculé d'après les teneurs en azote mesurées in Gonzalez Dugo *et al.* (2012), et de la relation entre la teneur en azote et l'INN (Gonzalez Dugo *et al.* 2010). Les INN suivis de la même lettre ne se distinguent pas, pour chaque espèce d'un traitement à l'autre. Les INN des deux espèces sont très significativement différents à chaque traitement.

Espèce	Variable	N/N	PN/PN	PN/0	N/0
<i>Dactylis glomerata</i>		-0,38	-0,76	-0,45	-0,36
	INN	1,82 a	1,82 a	1,82 a	1,75 a
<i>Festuca arundinacea</i>		-0,34 a	-0,76 b	-0,40 a	-0,35 a
	INN	1,2 a	1,04 b	0,76 d	0,94 c

Mais surtout, lorsque l'azote est uniquement présent dans le compartiment à faible potentiel hydrique, l'état de nutrition azoté des plantes a fortement varié selon l'espèce (Tableau 1). Ainsi, la teneur en azote des feuilles du Dactyle est identique dans toutes les situations indiquant un INN élevé et insensible au traitement, tandis que la teneur en azote des feuilles de la fétuque élevée montre une très forte sensibilité au potentiel hydrique du compartiment dont la solution contient l'azote. Le ray-grass d'Italie présente une situation intermédiaire entre les deux autres espèces. Les espèces se distinguent le plus entre elles par la distribution de l'azote dans la plante. En particulier le dactyle montre une capacité très forte à privilégier les feuilles dans l'allocation de l'azote absorbé (Gonzalez Dugo *et al.* 2012).

Dans cette expérience en conditions contrôlées, les gammes de variation de l'INN ainsi qu'approché par la teneur en azote des feuilles éclairées et d'état hydriques sont voisines de celles observées au champ. La question d'un rôle direct de la sécheresse sur l'absorption d'une part et sur l'état de nutrition azoté d'autre part est donc bien posée au moins pour la fétuque et cela indépendamment du processus de transport dans le sol. Chez la fétuque élevée, Errecart *et al.* (2013) ont récemment montré que le déficit hydrique entraînerait une diminution de la teneur en azote critique proportionnelle au rapport entre l'évapotranspiration réelle du peuplement et l'évapotranspiration de référence (ET^0). Ce résultat récent serait donc cohérent avec nos expériences en conditions contrôlées. De plus, la différence entre le dactyle et la fétuque élevée, jusqu'ici entièrement attribuée à la différence entre les architectures de leurs systèmes racinaires semble provenir aussi de sensibilités différentes à la sécheresse de l'assimilation et du transfert d'azote dans la plante.

Nous avons aussi quantifié les prélèvements d'azote de la plante d'une part et les flux d'azote minéral vers les racines d'autre part, le plus précisément possible, afin de comparer ces flux mesurés indépendamment et confronter la théorie d'un appauvrissement de la rhizosphère en cas de réduction de la transpiration.

Pour cela, nous avons utilisé les données d'une expérience croisée de fertilisation et de contrainte hydrique contrôlée conduite au champ sur le Ray Grass d'Italie et la Fétuque élevée, deux espèces connues pour la différence de leurs enracinements (Durand et Ghesquière 2002, Gonzalez Dugo *et al.* 2005). Les mesures des variables nécessaires au calcul des deux flux étudiés (absorption

d'azote d'une part et flux d'azote aux racines d'autre part) sont les quantités d'azote dans la plante, y compris les racines, à deux dates d'une part et les profils de teneur en azote minéral et d'humidité volumique, la densité racinaire, et l'évapotranspiration potentielle d'autre part. Le bilan d'azote entre deux dates et sur la totalité de la biomasse est une estimation acceptable de la quantité d'azote absorbée lorsque la sénescence n'est pas trop forte ce qui était le cas de nos conditions. De plus les dates de mesures ne sont pas espacées de plus de 7 jours ce qui réduit encore cette erreur. La plus grande incertitude provient de la mesure de la biomasse de racine. Celle-ci a été réalisée à partir de l'extraction de carottes de sol à 3 profondeurs. Malgré les soins apportés et le temps consacré à cette variable il n'est pas possible d'évaluer la part de racines mortes dans la biomasse totale extraite. Cependant, ce compartiment contient une fraction mineure de l'azote de la plante. En outre, il n'est pas apparu dans cette expérimentation de très fortes variations d'une date à l'autre, ni en biomasse ni en teneur en azote. Il découle de cette mesure celle de la densité racinaire pour laquelle l'incertitude est donc encore plus grande.

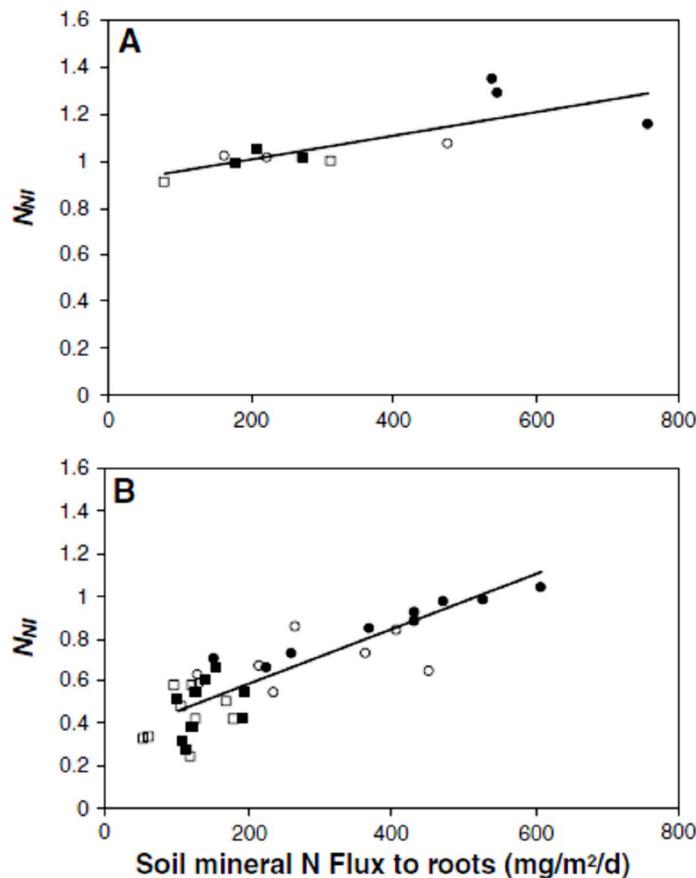


Figure 6. Relation entre l'indice de nutrition azoté (non corrigé pour l'état hydrique) et le flux d'azote minéral à la racine calculé à partir des profils de teneur en azote minéral, de la densité racinaire, de la contribution de chaque horizon à la transpiration de couverts de Ray-grass d'Italie (A) et de fétuque élevée (B) à fertilisation minérale faible (carrés) ou élevée (cercles) en sec (signes blancs) ou irrigué (signes noirs). D'après Durand et al. 2009.

En effet, la mesure de la longueur spécifique est établie sur un sous-échantillon des racines extraites des carottes de sol ; elle est donc sujète à de fortes variations. Toutefois, les variations observées recourent des données

publiées par d'autres auteurs sur ces espèces, le ray-grass d'Italie ayant une longueur spécifique d'environ 50% supérieure à celle de la fétuque élevée. Enfin, le calcul de flux à la racine est basé sur celui utilisé dans le modèle STICS lui-même repris de Lixim (Mary *et al.*1999). Le flux de masse est simplement le produit du flux de transpiration dans chaque horizon multiplié par la teneur en nitrate de cet horizon. La seule hypothèse importante est que les mouvements d'eau verticaux sont négligeables pour la période étudiée ce qui est bien le cas dans cette expérience conduite durant les étés 2003 et 2004. En ce qui concerne le flux diffusif, l'hypothèse est qu'au maximum, la teneur en nitrate et en ammonium est nulle à la surface de la racine. Les mesures dans le sol en offre une teneur moyenne, la teneur de la zone située exactement à mi-distance entre deux racines étant donc le double de cette teneur moyenne. Enfin, on suppose une relation approchée entre la densité racinaire et la distance moyenne entre deux racines. Dans les cas où l'humidité du sol ne varie que par la consommation par la végétation (pas de précipitations ni irrigation), le flux de transpiration entre deux dates peut être calculé par la différence, horizon par horizon entre les humidités volumiques. Nous avons montré ainsi que durant une période d'une semaine environ, lorsque le flux d'azote aux racines est égal au prélèvement par la plante, alors la culture montre un INN inférieur à 1, tandis que lorsque le flux aux racines est plus élevé que l'absorption totale, l'INN est supérieur à 1. En outre, nous avons montré pour chaque espèce, et sur un ensemble de périodes au cours d'une repousse d'été, que l'INN reste proportionnel au flux d'azote minéral aux racines, dans les espèces et ce quel que soit l'état hydrique du couvert.

2.2.3 Conclusion

Plusieurs questions demeurent. Tout d'abord, quel est le rôle de la compétition entre les individus dans le fait que ce qui a été observé en conditions contrôlées et en plantes isolées ne semble pas jouer de rôle aussi important au champ ? Quel rôle la sécheresse joue-t-elle sur l'absorption ? Le transfert d'azote au sein du végétal ne modifie-t-il pas la relation entre le niveau d'azote critique et la biomasse ? En plus des différences d'architecture des systèmes racinaires, il est apparu une différence interspécifique marquée de fonctionnement du prélèvement et de « gestion » de l'azote dans la plante, notamment entre dactyle et fétuque. La question d'une variation de la teneur en azote critique en cas de déficit hydrique reste donc bien posée. En effet, si en conditions sèches les besoins en azote de la plante pour satisfaire sa demande liée à sa biomasse étaient inférieurs à ce qu'ils sont en conditions hydriques optimales, alors il conviendrait d'étudier l'évolution de cette teneur critique avec l'état hydrique de la culture. Les travaux récents de Errecart *et al.*(2013) nous montrent qu'il est en effet possible que la quantité minimale d'azote nécessaire à la croissance maximale autorisée par l'état hydrique de la culture soit inférieure à la quantité calculée par la courbe d'azote critique établie en conditions hydriques favorables. Il s'agit là d'un champ à investir plus avant pour élucider d'une part le rôle de l'effet de la sécheresse sur l'état azoté critique selon les diverses espèces de graminées fourragères.

2.3 L'eau et la morphogénèse.

2.3.1 Processus morphogénétiques de mise en place d'une talle.

La morphogénèse sera ici caractérisée par la vitesse de croissance de l'indice foliaire. Sur une prairie installée, et pendant

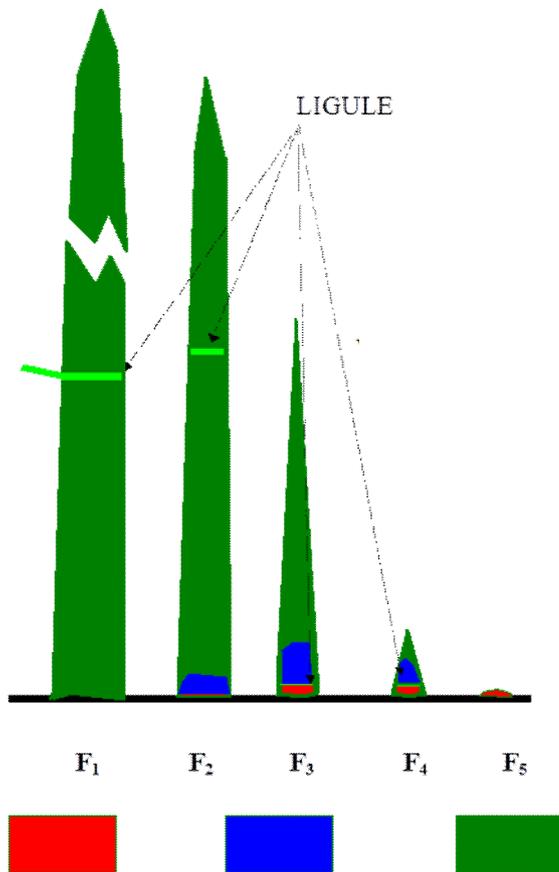


Figure 7. Schématisation de la structuration de la croissance dans 5 feuilles vivantes sur une talle de fétuque élevée au moment où la troisième apparaît. Vert : zone mature. Zone bleue : Zone où les cellules s'allongent sans se diviser (expansion stricte). Rouge : zone méristématique. D'après Durand et al. 2000.

les quelques semaines qui séparent une coupe de la suivante (qui est en général justement décidée juste avant que la sénescence ne commence à détruire le feuillage) cette croissance de la surface des plantes se fait d'abord par l'allongement des feuilles déjà présentes avant la coupe et pour l'essentiel masquées par les gaines des feuilles plus âgées. Une ou deux feuilles supplémentaires apparaissent ensuite sur chaque série foliaire. En outre, l'émission d'une nouvelle talle portant cette série foliaire est possible à partir de chaque bourgeon se formant à la base de chaque feuille. Les nouvelles talles ne contribuent que très peu à l'indice foliaire au cours de la repousse pendant laquelle elles émergent. Dans un premier temps, nous n'avons donc pas focalisé notre recherche sur le tallage mais c'est un aspect que nous comptons justement

développer à l'avenir (Cf chapitre 4).

Dans le but de reproduire les cinétiques de croissance complexes Austin *et al.* (1999) ont conçu à partir de la compartimentation d'un fruit entre zones de division cellulaire et zone d'auxèse stricte (plus de divisions) un modèle de croissance basé sur les flux unidirectionnels de tissus entre la zone de division, la zone de croissance stricte, et la zone mature. Nous avons appliqué cette approche à la feuille d'une graminée pour tester l'effet de variations d'activité dans les zones de croissance telles qu'elles se présentent sous des conditions environnementales variables. Le modèle définit donc trois compartiments en série le long de la feuille en croissance, entre lesquels des éléments de tissus

criculent et se transforment. Le premier est identifié au méristème, le deuxième, alimenté par le premier est le compartiment où se produit l'accroissement des cellules en longueur, mais sans division et le troisième compartiment est celui où s'accumulent les éléments ayant achevé leur allongement, la zone mature. Le modèle a été calibré avec des mesures obtenues sur des plantes maintenues à 14 °C et 24 °C en conditions contrôlées sur la durée de 2 phyllochrones. Les longueurs de zone de croissance, de zone de division et de feuille mature ont été mesurées pour identifier les paramètres de croissance du modèle compartimental de la feuille. La validation a consisté à tester la prédiction de l'allongement des feuilles successives de talles poussant à température variable. Un des résultats importants de cette étude a été de montrer que la dépendance de la réponse de l'allongement des feuilles au sens de variation de la température est très vraisemblablement due à la dynamique des compartiments plutôt qu'à des niveaux de réserve carbonées sans doute peu impliquées à cette échelle de temps. En outre, il est clairement apparu que la température avait un rôle immédiat sur la vitesse d'allongement cellulaire et donc de division cellulaire. Il semble que le rôle principal de la température dans le méristème soit même de réduire la croissance des cellules méristématique, sans affecter fortement les autres processus déclenchant leur division. Cela expliquerait bien que la taille adulte des cellules n'est pas sensible à la température chez cette espèce (Durand *et al.* 1999).

Un développement de ce modèle (Fig. 7, Durand *et al.* 2000) a consisté à intégrer les règles de coordinations de la série foliaire en faisant apparaître la ligule de chaque feuille à la base de la zone de croissance stricte, au moment où la pointe de la feuille atteignait la longueur de la gaine de la feuille précédente, comme le suggèrent Skinner et Nelson (1995). Ce nouvel événement représente alors relativement bien la coordination entre les feuilles et surtout permet de simuler les effets des rythmes et intensité de défoliation (Durand *et al.* 2000). Pour simuler la réaction des différents compartiments de la feuille en croissance à un déficit hydrique, nous avons ensuite étudié, d'une part, la circulation de l'eau à cette échelle et la coordination hydraulique des feuilles et, d'autre part, étudié la dynamique cellulaire au cours d'un déficit.

2.3.2 Circulation de l'eau dans les feuilles.

2.3.2.1 Voies de passage entre le xylème et les cellules mésophylliennes d'une feuille.

En sections longitudinale et transversale (Fig.8), on voit que la feuille de graminée se constitue de l'accolement de structures répétées chacune formée d'un manchon de cellules de mésophylle limité à l'extérieur par un épiderme percé de stomates et entourant les vaisseaux de xylème et les tubes de phloème.

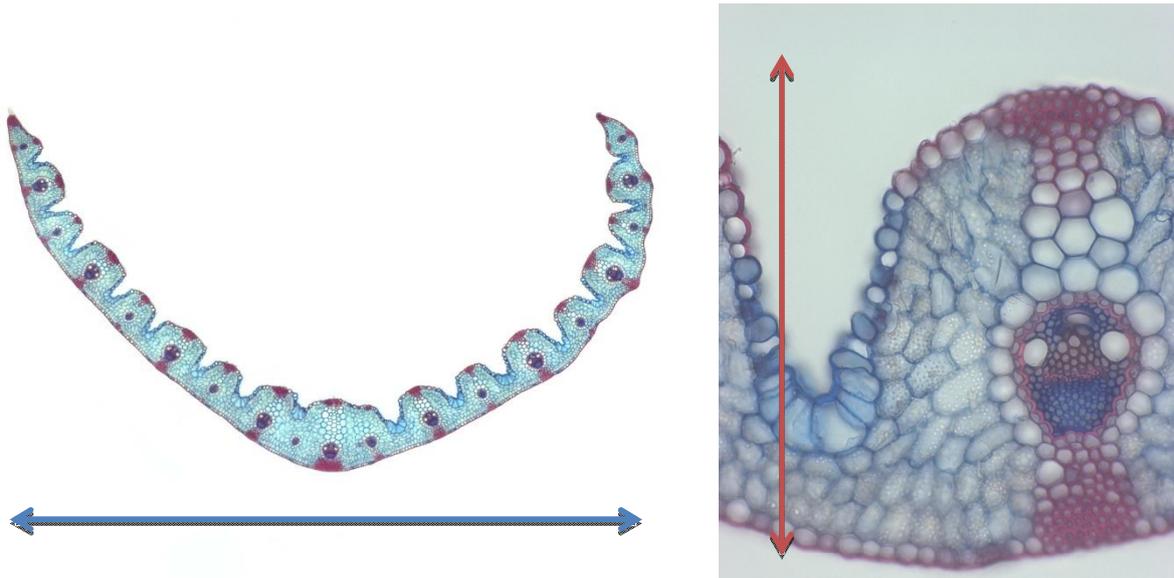


Figure 8 Section transversale d'une partie mature du limbe d'une feuille de fétuque élevée. A Vue générale, avec les 18 faisceaux cribro-vasculaires répétant le même motif agrandi en B. En rouge, zones lignifiées de soutien. Flèche bleue : 10 mm ; flèche rouge : 0,4 mm approximativement. Photos Serge Carré.

Les cellules actives d'une feuille adulte sont celles du mésophylle qui contient aussi un volume gazeux presque équivalent au cytoplasme chez certaines espèces. Du point de vue des échanges d'eau, la feuille est généralement divisée en deux compartiments séparés par une membrane hémiperméable qui permet de maintenir tissus actifs sous pression tandis que les tissus conducteurs peuvent transporter l'eau sous l'effet des chutes de pression –dans le phloème- ou de l'augmentation de la tension – dans le xylème. La diminution de pression dans le xylème, transmise aux racines du fait de la continuité hydraulique, permet d'extraire l'eau du sol là où elle s'y trouve à un potentiel hydrique supérieur. Cette chute de pression xylémienne vient elle-même de l'assèchement relatif des parois cellulaires mésophylliennes des aerenchymes et cavités sous-stomatiques, en contact avec l'atmosphère plus sèche. L'eau arrive ainsi à un potentiel plus ou moins élevé dans le xylème en fonction du potentiel du sol, et va s'évaporer dans les parois des chambres sous-stomatiques, où son potentiel hydrique est minimum. La présence de membranes hémiperméables entre le symplasma et l'apoplasme accroît fortement la résistance entre ces deux compartiments par rapport à la résistance axiale dans le xylème. A cette échelle

le chemin d'alimentation de la transpiration se trouve essentiellement dans les parois, plutôt que par les plasmodesmes. Des résultats récents (non détaillés ici) sur la signature isotopique (^{18}O et D) de l'eau extraite d'une feuille par palliers à la chambre à pression confirment une compartimentation entre les zones de transpiration bien reliées au xylème d'une part et les cellules mésophylliennes d'autre part. Nous avons donc construit notre recherche autour de trois questions :

- Comment se met en place ce réseau ?
- Comment la feuille est-elle alimentée en eau durant sa croissance ?
- Comment ce système réagit-il durant des épisodes secs ?

2.3.2.2 *Circulation de l'eau dans la talle en croissance, mise en place du xylème au cours de la morphogenèse des feuilles.*

L'alimentation en eau le long de la zone de croissance se fait à travers des tissus eux-mêmes en croissance. Longitudinalement, comment la zone mature de la feuille et sa transpiration sont-elles alimentées à travers la zone de croissance qui s'interpose entre elle et les racines ? Au sein de la zone de croissance, quels sont les vaisseaux qui alimentent les tissus, et comment le protoxylème s'allonge-t-il tout en assurant la conduction ?

Les diamètres et le caractère fonctionnel des vaisseaux observés dans les parties de limbe en croissance toujours chez la fétuque élevée ont été mesurés par Pierre Martre au cours de sa thèse. L'organisation de la feuille de fétuque élevée est particulièrement appropriée en effet pour aborder ces questions. Le développement des tissus peut s'observer sur le gradient spatial depuis la base où se situent les tissus dans leur stade le plus jeune vers la pointe où ils atteignent leurs dimensions et leurs fonctions matures.

Les feuilles de cette espèce sont élancées, la croissance est bien caractérisée par la déformation longitudinale relativement simple à mesurer. Les limbes de la fétuque élevée sont également suffisamment larges pour fournir par unité de longueur suffisamment de matériel pour des mesures précises de teneur en eau. Enfin, transversalement, le limbe de graminée peut être vu comme une série de faisceaux parallèles reliés en un voile par des parenchymes limités par un épiderme continu (Fig. 8). Le fonctionnement hydrique d'un faisceau présente donc un caractère géométrique assez simple.

Les vaisseaux du protoxylème sont fonctionnels dès le début de la croissance foliaire (lorsque la feuille mesure approximativement plus de 2 mm). La continuité hydraulique dans le xylème entre les racines et les limbes en croissance se met en place précocement, dans le primordium foliaire. Bien que nous n'ayons pu le démontrer complètement, il est très vraisemblable que la très forte accélération observée lorsque la feuille fait environ 1 mm de long (Durand *et al.* 1999) corresponde précisément au moment de la mort cellulaire des premiers éléments de vaisseaux du protoxylème qui se raccordent alors au réseau racinaire, mettant soudainement la feuille littéralement sous pression par un accès immédiat à une source en eau de potentiel élevé. Ultérieurement, la continuité est maintenue durant toute la durée de la croissance par production de nouvelles cellules de vaisseaux. Ces éléments de vaisseaux vides doivent toutefois s'allonger dans les mêmes proportions que les tissus environnants. Cela signifie que ces tubes transportent de l'eau sous tension, comme le xylème en amont et en aval de la zone de croissance, tout en se déformant considérablement, leur longueur variant de 1 à 10 entre la base et la fin de la zone de croissance. Ce phénomène tout à fait remarquable et encore mal compris

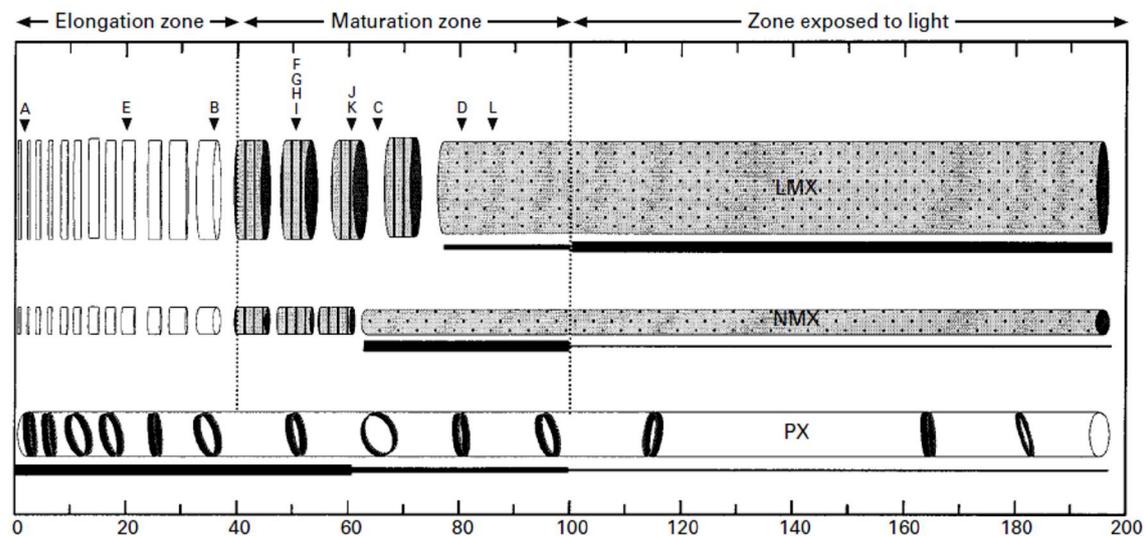


Figure 9. Représentation schématique de la mise en place et de la maturation des éléments de vaisseaux formant le xylème d'une feuille en croissance rapide de fétuque élevée (peu après l'apparition de la feuille). A ce stade, la feuille se divise en trois zones fonctionnelles recouvrant trois stades de développement tissulaire, de gauche à droite et de la plus jeune à la plus âgée : la zone d'allongement, la zone de maturation (dans la gaine de la feuille précédente) et la zone mature, exposée au rayonnement. Trois classes de vaisseaux sont considérées : le protoxylème (PX), les vaisseaux fins de métaxylème (NMX) et les grands vaisseaux (LMX) qui assurent l'essentiel de la conduction pour la transpiration des feuilles adultes. L'épaisseur du trait noir soulignant les vaisseaux indique la contribution relative de chaque classe de vaisseau et montrant la prise de relais au fur et à mesure de la maturation des tissus foliaires à ce moment du développement de la feuille. D'après Martre *et al.* (2000).

n'est évidemment possible que par la synthèse de paroi associée à cette déformation, laquelle est donc le fait des cellules environnant les vaisseaux. C'est ainsi que l'on voit se mettre en place le tissu conducteur de sève brute dont les constituants ne se réduisent pas aux éléments de vaisseaux mais qui comprend aussi de façon fonctionnelle les autres cellules ayant conservé leur

métabolisme (Fig. 9). On peut se demander si ce dispositif ne reste pas actif dans les parties matures de la feuille et ne pourrait pas intervenir dans les mécanismes de restauration de la conduction après une embolie.

La carte du réseau hydraulique de la talle a été complétée pour tous les limbes de la série foliaire, depuis la base de la talle vers les extrémités des différentes feuilles. Les tissus en croissance opposent une résistance hydraulique longitudinale environ 10 fois supérieure à celle des vaisseaux de métaxylème

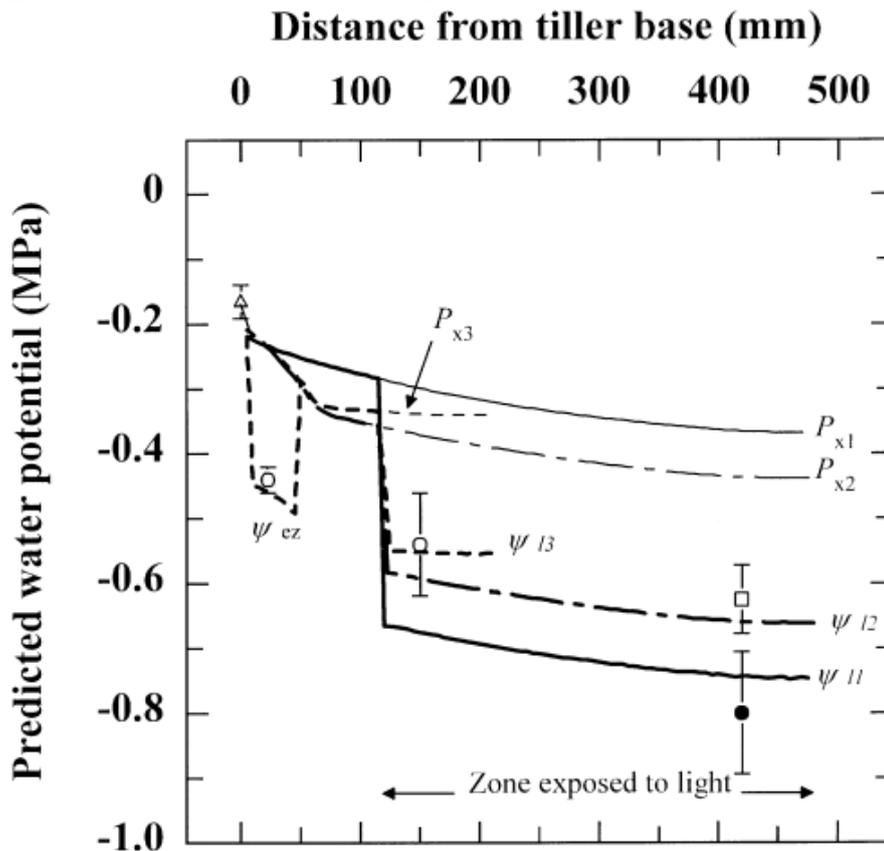


Figure 10. Simulations (lignes) et mesures (points) des pressions hydriques dans le xylème (P_x) et potentiels hydriques (ψ) dans le mésophylle en fonction de la distance depuis la base dans les trois feuilles visibles d'une talle de fétuque élevée en condition de croissance optimale et en phase diurne (transpiration d'environ $2,4 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Numérotation comme figure 7. 1 : feuille adulte, 2 : feuille terminant sa croissance. 3 : feuille à vitesse de croissance maximale. D'après Martre et al. (2001).

(Martre *et al.* 2001), produits ultérieurement et qui distribuent l'eau le long des limbes adultes. Ces grands vaisseaux se mettent en place comme le protoxylème mais ne sont pas fonctionnels dans la zone de croissance où ils conservent leurs structures métaboliques durant leur maturation (Fig. 9). Ils meurent et deviennent fonctionnels quelques centimètres après la fin de la zone de croissance, peu avant la sortie de la gaine. En plus de ce réseau longitudinal, dans lequel les deux plus gros vaisseaux de chaque faisceau assurent l'essentiel du transport le long de la feuille, les vaisseaux de plus faible diamètre et un réseau très fin de petits vaisseaux transversaux assurent la distribution latérale de l'eau aux cellules du mésophylle.

Cette architecture hydraulique permet de quantifier les variations de potentiel dans le réseau lui-même c'est à dire le long du xylème (Fig. 10). La connaissance précise des diamètres des vaisseaux fonctionnels entre la base et la pointe des feuilles permet de calculer le potentiel de l'eau dans le xylème au cours de son transport grâce à la loi de Poiseuille (Martre *et al.*2000). Il apparaît que la chute de potentiel entre la base de la talle et la pointe des plus grandes feuilles, due notamment au goulot d'étranglement que représente le protoxylème, n'est que de quelques centièmes de MPa pour une feuille transpirant intensément.

Dans la zone de croissance, l'eau parvient dès les premiers stades de la croissance rapide de la feuille par un réseau de xylème fonctionnel et s'écoule transversalement depuis le xylème vers les cellules dont l'expansion volumique crée la force d'attraction par relaxation de la paroi et régulation osmotique. Le flux d'eau et la déformation des tissus sont couplés (Lokhart 1965). Pour une croissance donnée à une position x de la zone d'allongement, on a donc un flux radial qui provient des vaisseaux à ce point. Le niveau auquel le potentiel des cellules en croissance s'abaisse pour assurer ce flux dépend donc de la perméabilité des tissus entre le xylème et les cellules environnantes. Au-delà de la zone de croissance, dans le limbe mature, c'est la transpiration qui crée flux radial et entraîne la sortie d'eau. Les résistances radiales entre le xylème et les cellules entraînent la chute de potentiel de croissance. La régulation osmotique des cellules en croissance, facilitée par une forte synthèse de sucres solubles dans les feuilles, permettent le maintien d'une pression hydraulique cellulaire positive.

Pourtant, la valeur de ces résistances radiales et de la chute de potentiel induit par la croissance faisait avant la thèse de Pierre Martre l'objet de nombreuses recherches et de sévères controverses scientifiques jusqu'à la fin des années 90 (Nonami and Boyer, 1993 *versus* Cosgrove, 1993).

2.3.2.3 *Démonstration de la différence de potentiel entre le xylème et la zone de croissance ; importance de l'architecture hydraulique.*

Ce n'est en effet qu'avec la thèse de Pierre Martre que nous avons pu vérifier ces éléments en réalisant en particulier une expérience décisive dans le laboratoire de Béatrice Bogeat-Triboulot qui avait mis au point une sonde à pression cellulaire après son séjour chez Derry Tomos au Pays de Galle. Pour cela (Martre *et al.* 1999), les potentiels hydriques des cellules de différentes zones de limbe en croissance ont été mesurés grâce au micro-manomètre permettant d'enregistrer la pression dans une seule cellule, puis d'en extraire le contenu afin d'en mesurer la pression osmotique (par la technique d'abaissement du point de congélation.) Ces techniques ont été appliquées sur l'épiderme de la base de la feuille dont nous nous assurons que les cellules sont en expansion en plaçant avant la manipulation des marques sur l'épiderme le long de la feuille. Le relevé des distances entre les marques à la fin de la manipulation permet d'identifier les mesures qui ont été faites entre des marques s'étant éloignées les unes des autres, et donc sans équivoque, dans des tissus en expansion durant la manipulation. Ces mesures, donnent des valeurs de potentiel inférieures de 0,2 MPa approximativement aux mesures réalisées dans les zones où les distances entre les marques étaient restées constante durant la mesure, c'est-à-dire là où

l'allongement des tissus est achevé. Par ailleurs, comme la talle pousse dans un milieu de potentiel hydrique voisin de zéro, le potentiel du xylème est donc peu différent de cette valeur. Ces constatations ont ainsi apporté pour la première fois la preuve d'une différence de potentiel de 0.3 MPa environ entre les cellules en croissance et les tissus vasculaires, dont le potentiel peut se déduire de celui du substrat d'alimentation. L'article rendant compte de ces mesures (Martre *et al.* 1999), a permis de conclure une controverse qui avait duré une vingtaine d'année, et permet de mettre en lumière le rôle particulier des réseaux hydrauliques dans les déterminants de la réponse des plantes au manque d'eau.

La valeur de la perméabilité radiale entre le xylème et les tissus en expansion a pu être calculée à partir du profil de dépôt d'eau et de la chute de potentiel hydrique. Le flux radial (J_x), égal au dépôt d'eau local, est calculé selon l'équation de bilan à partir de la mesure du champ de déformation longitudinal dans la zone de croissance ($1/l \, dl/dt$), celle du gradient de teneur en eau le long de la zone de croissance (de_x/dx) et de la vitesse de déplacement des tissus en x (v_x) (Equation 15, Durand *et al.* 1995).

$$J_x = \frac{d_{\text{water}}}{dx} + \frac{d_{\text{water}}}{v_x} \quad (15)$$

Comme le potentiel hydrique se révèle peu variable le long de la zone de croissance, il vient que la perméabilité suit approximativement la dynamique du flux d'eau radial (Fig. 11). Un autre point remarquable de ce travail est de révéler que le profil J_x suit celui de la surface d'échange entre le xylème et les tissus en croissance, calculée à partir du diamètre des vaisseaux fonctionnels de

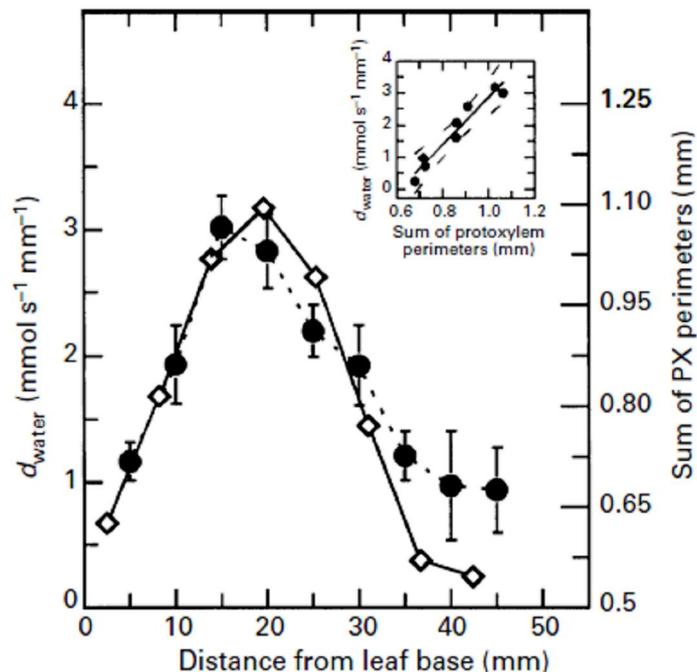


Figure 11. Coïncidences spatiale et temporelle des variations des périmètres des vaisseaux fonctionnels de protoxylème (cercles noirs) et du dépôt d'eau (triangles blancs) le long de la zone de croissance d'une feuille fétuque en conditions de croissance optimales. D'après Martre *et al.* 2000.

protoxylème. Ceci a été confirmé à différents stades de développement de la feuille, suggérant que le diamètre des vaisseaux, relativement au volume des

tissus en croissance à irriguer, pourrait ainsi limiter la vitesse de croissance des limbes.

Il résulte en tout cas de cette architecture hydraulique (conductivités hydrauliques axiale et radiale le long de la zone de croissance du limbe de graminée) que toute variation de potentiel à la base de la zone de croissance est immédiatement transmise tout le long de cette zone et modifie donc immédiatement la différence de potentiel de croissance entre le xylème et les cellules en expansion. Mais la réponse des tissus en croissance dépend alors aussi immédiatement des propriétés mécaniques des parois en croissance, c'est-à-dire des types de réponses entre force et déformation qui les caractérisent. Il est donc important de vérifier le rôle des structures mécaniques du solide elles-mêmes dans les réponses de la plante aux variations de pressions, notamment à celles susceptibles de se manifester en cas de déséquilibre entre la demande transpiratoire et l'offre des horizons du sol colonisés par les racines.

2.3.2.4 Biomécanique de la croissance.

Partant du couplage entre l'accroissement de volume des tissus en croissance et le flux d'eau y pénétrant, Lokhart (1965) a relié la perméabilité des membranes ou des tissus et l'extensibilité de ces derniers. Pour cela il a fait l'hypothèse que la vitesse de déformation est proportionnelle à la pression et

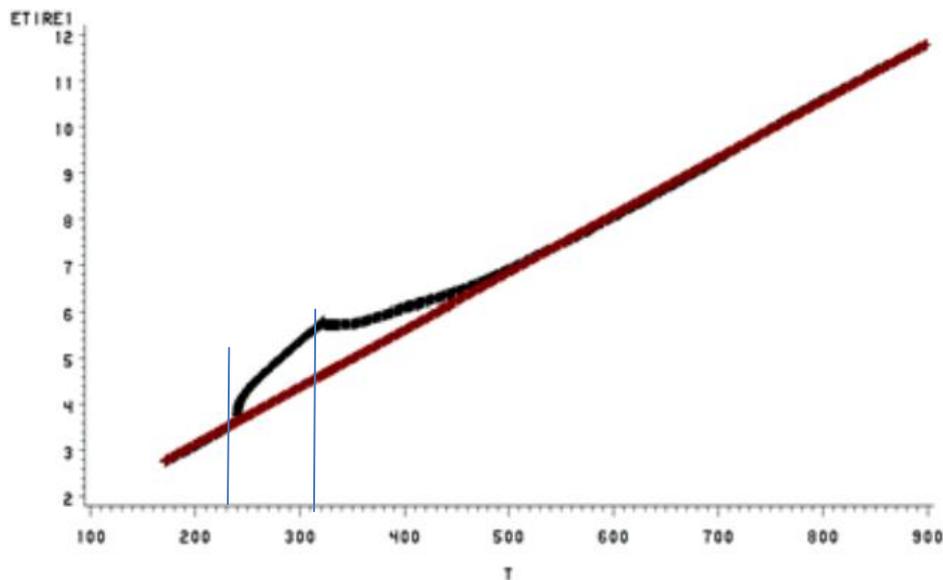


Figure 12. Déplacement linéaire (mm) de la pointe d'une feuille de fétuque élevée soumise à une sollicitation mécanique de $5 \cdot 10^{-2}$ MPa de la minute 230 à la minute 320. D'après Coutand et al. 1997.

donc que les tissus en croissance sont visqueux et plastiques. Pourtant, si le comportement de tissus ou de cellules en croissance semble bien répondre ainsi, rien ne permet d'affirmer que ce n'est pas justement le flux d'eau qui doit traverser les membranes et les tissus qui confère cette propriété et non une caractéristique intrinsèque de la paroi primaire en cours de formation et d'extension. Nous avons étudié ce phénomène expérimentalement dans le cadre du stage de DEA de Catherine Coutand en 1995 co-encadrée par Bruno

Moulia (Moulia *et al.* 1999). La méthode consiste en premier lieu à soumettre les feuilles de fétuques élevées en croissance à des tractions de force constante sur une durée inférieure à une heure, puis à supprimer la traction artificielle (Fig. 12). L'allongement de la feuille est enregistré avec un capteur de déplacement durant toute la durée du cycle traction-relaxation. Nous avons confirmé que la croissance foliaire répond positivement et immédiatement à toute sollicitation mécanique et proportionnellement à la force appliquée, mais avec une atténuation de l'effet. À la suite de l'arrêt de la sollicitation, se produit de plus un arrêt total de l'allongement durant un temps de quelques minutes. En comparant un ensemble de feuilles ainsi traitées, nous avons établi que la durée durant laquelle la feuille cesse tout à fait de s'allonger est approximativement le temps nécessaire à une feuille témoin pour rattraper le « retard » qu'elle prend sur la feuille tractée auparavant. Autrement dit, quand la feuille tractée reprend son allongement, elle a la même longueur que la feuille témoin, comme si la surcroissance provoquée par la tension artificielle n'avait pas d'effet durable. Les travaux antérieurs d'autres auteurs ont bien rapporté ce phénomène de surcroissance et en ont même déduit des mesures d'extensibilité des tissus. Mais ils ignorent tous la phase suivante et la signification de l'arrêt de croissance pourtant visible dans un certain nombre de figures publiées.

Bruno Moulia a construit un modèle compatible avec l'hypothèse de parois visco-élastiques pour décrire ces observations (Coutand *et al.* 1997, Moulia *et al.* 1999). La paroi où les tissus semblent effectivement répondre en fonction de la traction. Cette cinétique retardée pourrait être liée au mouvement d'eau induit dans les tissus en croissance et freiné par le réseau cellulaire des tissus. Selon ce modèle, la croissance nulle observée durant la phase suivant l'arrêt de la traction de la feuille résulterait de l'addition de deux déformations contraires : l'une correspondant au fonctionnement normal de toute ou partie de la zone de croissance, l'autre correspondant à la réduction d'une partie au moins de la déformation subie pendant la traction, par un phénomène de contraction élastique, toujours retardée par d'éventuels mouvements d'eau expulsée de la zone concernée. L'absence de déformation de la feuille entière durant la phase suivant immédiatement l'arrêt de la traction de la feuille résulterait de ces deux mouvements opposés.

Par ailleurs, une série d'expériences réalisées dans le même environnement et sur le même matériel végétal mais avec des durées de quelques jours, en maintenant des conditions de croissance optimales et constantes, ont cependant montré que l'extension réalisée durant une traction prolongée est alors irréversible. La longueur finale des cellules produites durant cette période est supérieure à celle des feuilles témoins. Dans ces conditions de sollicitation prolongée, si rétraction élastique il y a, elle n'est alors que très incomplète. Il convient donc de compléter l'approche de Lokhart (1965) pour ce qui concerne la rhéologie de la feuille de graminées en croissance. L'irréversibilité de la croissance en longueur sous tension dès lors que l'expérience est prolongée plusieurs jours, démontre que les capacités de relaxation des cellules étirées se perdent au-delà d'une certaine distance à la base de la feuille. Les cellules qui ainsi étirées quittent la zone de croissance restent figées, peut-être par de premières étapes de lignification, dans leur taille

« étirée » à une longueur supérieure à la normale. Celles qui se trouvent toujours dans la zone de croissance en revanche, peuvent revenir à une taille normale.

D'autres expériences permettant d'identifier les paramètres du modèle viscoélastique élaboré par Bruno Mouliaserait nécessaires pour avoir une vue complète de la biomécanique de la croissance.

On conclut de cette analyse biomécanique de la croissance, que toute variation de potentiel à l'entrée du système engendre une variation de vitesse partiellement réversible mais que les tissus qui ont atteint une certaine longueur conservent leurs dimensions finales. Seuls les tissus en croissance à l'amont de cette zone mature reprennent leur croissance. On peut donc faire l'hypothèse qu'une chute de pression à l'amont de la zone de croissance, provoquée par exemple par une détérioration du bilan entre transpiration et absorption, entraîne une chute de potentiel plus importante dans la partie distale de la zone de croissance du fait de la conductance hydraulique relativement faible du protoxylème, tandis que la partie mature à l'aval de la feuille et dans le sens du flux d'eau xylémien continue de transpirer. Ceci peut contribuer à réduire la longueur de la zone de croissance.

Pour illustrer cette hypothèse, nous avons utilisé une approche empirique qui permet de développer toutes les conséquences à long terme d'une modification, fût-elle temporaire, du fonctionnement hydrique de la zone de croissance des feuilles de graminées.

2.3.3 Réponse de la morphogenèse à un déficit hydrique.

2.3.3.1 Division et grandissement cellulaire : la dynamique des zones de croissance en cas de déficit hydrique.

L'impact de la sécheresse et de la dégradation de l'état hydrique de la plante sur la croissance foliaire a été analysé à l'échelle cellulaire pour mieux comprendre les effets immédiats et retardés d'un déficit (Fig. 13). En effet, suite à une période sèche, si la reprise suivant une irrigation ou des pluies est immédiate, elle se fait à vitesse réduite, toutes choses égales par ailleurs. Pour la première fois dans le cadre de la thèse de Bertrand Onillon, nous avons montré comment la production de cellules de la feuille et leur taux de croissance étaient affectés par la sécheresse (Durand *et al.* 1995).

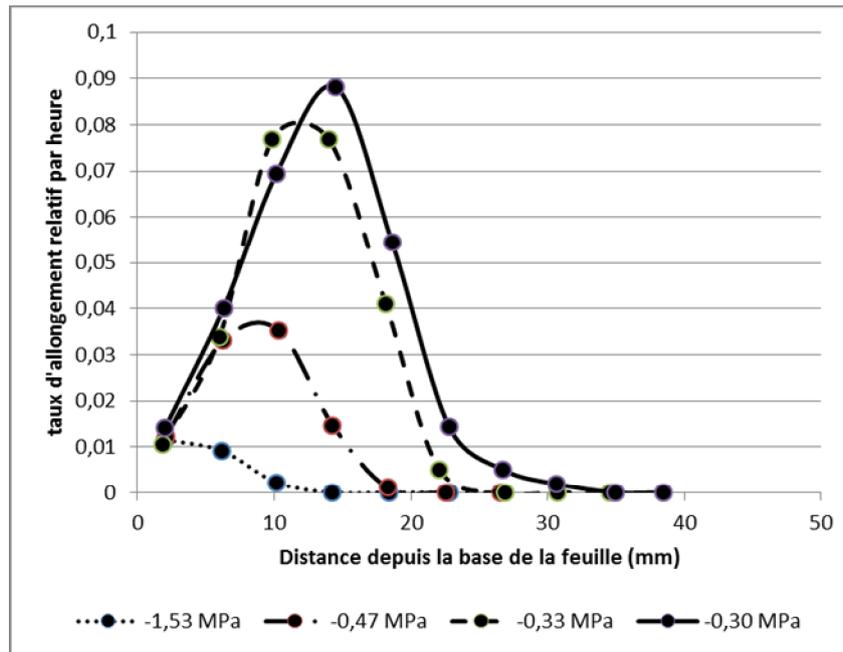


Figure 13. Variations du taux de croissance relatif (REGR) des tissus le long de la feuille en croissance d'une feuille de fétuque élevée privée d'irrigation et subissant un déficit hydrique croissant (de -0,3 au jour 1 à -1,53 MPa au jour 5). D'après Durand et al. (1995).

Pour cela, nous avons étudié les profils de longueur de cellule sur des feuilles dont la vitesse d'allongement peut être mesurée en permanence avec un capteur de déplacement attaché à sa pointe. Parallèlement, les profils de vitesses de déformations sont relevés à différents stades de développement de la sécheresse (Fig. 13). Nous avons ainsi montré que la longueur de la zone de croissance se réduit à mesure que l'intensité du déficit hydrique augmente et que la vitesse diminue (Fig. 14). La diminution de la longueur de la zone de croissance provient notamment d'une chute de la production de cellules à sa base, elle-même conséquence immédiate de la baisse de croissance en longueur affectant l'ensemble des tissus, y compris méristématiques. Dans la mesure où la taille moyenne des cellules du méristème actif reste constante, on déduit que les divisions ne se produisent que pour une longueur minimale. L'allongement des cellules dans le méristème est donc un processus crucial pour la division et tout facteur altérant cette vitesse d'allongement doit nécessairement altérer la vitesse de division. Notons que l'inverse n'est pas nécessairement vrai⁴.

⁴ Par exemple, le déficit azoté, au moins tant qu'il n'affecte pas l'alimentation en eau, ne modifie que le nombre de cellules et leur vitesse de division.

La longueur de la zone de croissance diminue au cours d'une sécheresse proportionnellement à la vitesse de croissance (Durand *et al.* 1995). De plus, si l'on extrapole cette relation linéaire, pour une vitesse nulle, la longueur de la zone de croissance est très significativement différente de zéro (Fig.14). Cette

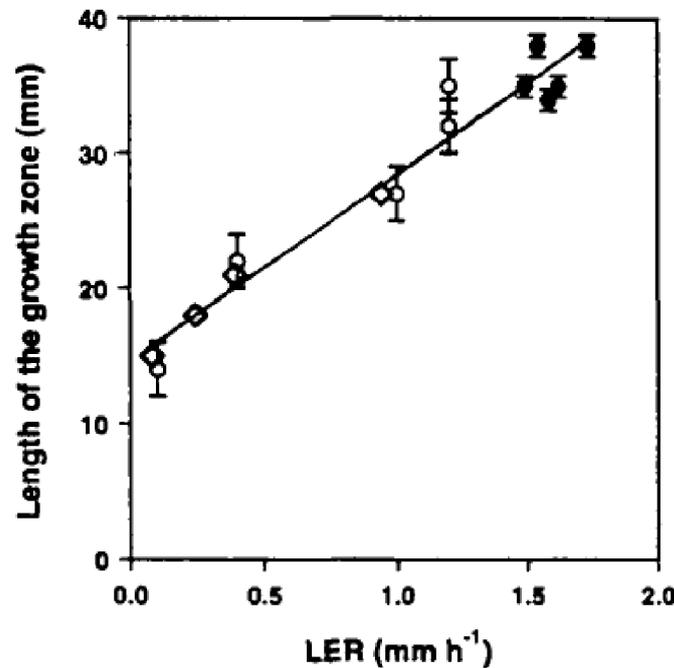


Figure 14. Relation entre la longueur de la zone de croissance d'une feuille de fétuque élevée (mm) et sa vitesse d'allongement (mm.h⁻¹). En blanc, mesures obtenues au cours d'un dessèchement progressif. En noir, mesures obtenues sur des plantes témoins bien alimentées en eau. D'après Durand *et al.* 1995

longueur pourrait correspondre à la longueur de tissus « potentiellement en croissance », prêts à « fonctionner » à la suite du rétablissement des conditions hydriques optimales. On vérifie qu'en effet, suite à une réhumectation du sol, la reprise d'allongement de la feuille observée se produit selon la même relation que celle observée durant la sécheresse et ce jusqu'à ce que la zone de croissance retrouve progressivement une longueur proche de la valeur initiale avant sécheresse. Ce phénomène qui retarde la récupération complète de la vitesse d'allongement correspond d'une part à une incapacité de reprise pour certaines cellules plus longues qu'une certaine valeur (typiquement 150 μm dans notre expérience réalisée sur fétuque élevée, Durand *et al.* 1995) et d'autre part au temps nécessaire pour que le méristème reconstitue le stock de cellules en expansion stricte. La mise en évidence d'une sorte de zone de « croissance potentielle » ne se manifestant comme telle que lorsque les conditions hydriques sont favorables nous semble ainsi bien établie. La zone de croissance apparaît donc à la fois une région dans laquelle circulent des éléments de feuilles, des tissus et des cellules qui subissent les conditions locales et se déforment selon la place qu'ils occupent dans cet axe, et un ensemble matériel de tissus en cours de formation, qui se déplacent et dont la capacité de croître évolue. La dualité de la nature de la zone de croissance est importante à saisir pour bien comprendre les rôles de l'eau dans la croissance foliaire d'une part mais également pour analyser

quels déterminants génétiques seraient susceptibles d'expliquer les variations observées entre génotypes et population vis-à-vis de cette contrainte.

2.3.3.2 Structure et validation expérimentale partielle d'un modèle de couplage entre la circulation de l'eau et la croissance instantanée de la talle.

Nous avons pu représenter le couplage de la circulation de l'eau dans une talle et la croissance instantanée de cette talle, en restant dans un intervalle de temps (de l'ordre de 24 heures) pour lequel la croissance foliaire ne modifiait pas significativement les dimensions générales de la talle ni de la zone de croissance des limbes.

Dans la série de feuilles constituant la talle, certaines ont terminé leur croissance et consomment toute l'eau par transpiration (Fig. 7). Ce sont ces

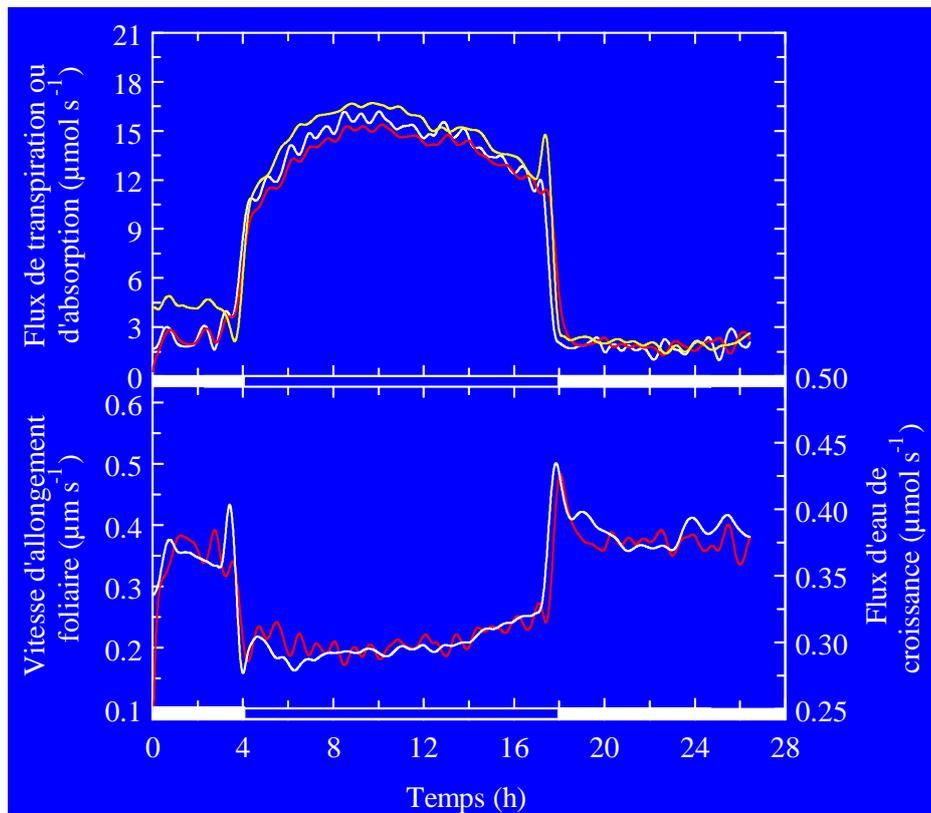


Figure 15. Le couplage entre la croissance et sa modélisation hydraulique illustré par les variations nyctémérales des différents flux d'eau dans une talle en croissance en conditions hydriques optimales et en chambre de culture. A : transpiration mesurée (blanc) et absorption (jaune) mesurées et simulée (rouge). B vitesse d'allongement de la feuille 1 en croissance rapide et dépôt d'eau radial correspondant dans la zone de croissance simulé. Les phases lumineuse et obscure de la chambre climatisée sont indiquées sur l'axe des x. D'après Martre 1999. Soutenance de thèse.

feuilles qui déterminent l'essentiel du bilan hydrique de la talle et leur état hydrique pilote celui des tissus à l'entrée de la zone de croissance, dès que la feuille en cours d'allongement a connecté son réseau de protoxylème au réseau des racines d'une part et des gaines des feuilles plus âgées d'autre part. Pour vérifier ce modèle et démontrer la compatibilité entre les caractéristiques hydrauliques du réseau xylémien de la plante et de possibles variations de vitesses, au cours de sa thèse, Pierre Martre (2001) a mesuré l'ensemble des résistances axiales et radiales le long des feuilles d'une talle de fétuque élevée. La

carte hydraulique de la talle sur laquelle repose ces calculs a été présentée dans la section .2.3.2.2 (Fig. 10). En ce qui concerne les zones de croissance, les valeurs de résistance radiale ont été calculées à partir des profils de dépôt d'eau le long de la zone de croissance et de la différence de potentiel qui avait été mesurée entre le xylème et les tissus en croissance. En ce qui concerne les zones matures, Pierre Martre a d'abord évalué la densité de flux de transpiration le long des feuilles. Le diamètre des vaisseaux de xylème le long des feuilles a ensuite permis de calculer une résistance axiale, corrigée grâce à des mesures réalisées sur des segments de feuille. Les valeurs mesurées étaient plus élevées (environ 10 fois) du fait de la longueur des vaisseaux qu'il est difficile de prendre en compte dans les calculs du fait de configurations anatomiques inconnues concernant leur interconnexion. La conductance radiale a été dérivée de cette conductance axiale et d'une mesure de résistance foliaire totale obtenue par mesure du flux d'eau forcée à travers une feuille entièrement immergée. Pour cela, on a utilisé le modèle de feuille de Tyree (1988) qui la représente par une série de résistances chacune associée à une résistance en parallèle le long du limbe. Ce modèle relie le flux local aux différences de potentiel, et aux résistances axiales connues et radiale de chaque élément. Le calcul des résistances radiales a été fait en optimisant les résultats pour représenter les flux observés en fonction de la chute de pression imposée dans le xylème et des valeurs de résistances axiales obtenues par le calcul à partir des diamètres de vaisseaux.

Une fois connu l'ensemble des résistances le long du limbe, un modèle de réseau hydraulique d'une talle a été construit, la talle entière comprenant une feuille complètement mature, déployée, une feuille en fin d'allongement et une feuille en phase d'allongement rapide (Fig. 7). Pour chaque feuille on distingue donc les parties transpirantes matures (limbes exposés au rayonnement) les parties non transpirantes matures (gainés, ou parties de feuilles encore dans les gainés) et les parties en croissance dont la consommation en eau est égale à leur croissance en volume.

Un ombrage, la fermeture des stomates (tous deux réduisant la transpiration et donc augmentant le potentiel de la feuille) ou bien une irrigation qui augmente le potentiel de la base des talles, ont finalement des effets semblables, positifs et immédiats sur le potentiel hydrique du xylème de la zone de croissance. Toute variation en ce point entraîne une variation du potentiel de croissance, les résistances radiales liées aux membranes introduisant dans ces tissus une viscosité importante qui accuse le déséquilibre déclenché initialement par la variation de potentiel du xylème. Le résultat sur le flux d'eau associé à la chute de potentiel entre xylème et tissus en croissance est donc également immédiat. C'est bien ce qu'on observe lorsqu'on suit à l'aide d'un capteur de déplacement linéaire, de façon continue, l'allongement d'une feuille sur une plante dont on fait varier les conditions de transpiration. Ainsi, nous avons montré avec Pierre Martre (fig 15) que le seul ombrage d'une feuille adulte provoque une augmentation de vitesse immédiate sur la même talle de la feuille en croissance non ombrée elle-même. L'accroissement du flux d'eau associé à cette augmentation de vitesse correspond bien à la variation de potentiels résultant des conditions de transpiration et des caractéristiques hydrauliques de la zone de croissance.

Ces résultats sont à rapprocher de ceux plus récents de Romain Barillot et d'ElaFrak(2010) qui ont démontré qu'une diminution d'intensité dans les longueurs d'ondes bleues de la lumière incidente avait un effet immédiat sur la transpiration de la feuille et sur la vitesse d'allongement de la feuille. De plus, cette diminution est accompagnée d'une augmentation du potentiel hydrique des limbes adultes, c'est à dire du potentiel à la base des feuilles. L'effet photomorphogénétique du bleu bien connu semble donc lié là encore à la structure hydraulique de la plante qui couple la croissance en volume à une variation équivalente de flux d'eau et donc à une chute de potentiel correspondante.

Ces variations instantanées sont prolongées et amplifiées chez les graminées par deux phénomènes. Premièrement, la modification de la vitesse d'allongement est généralisée à toute la zone de croissance ce qui concerne donc aussi le méristème et donc la production de tissus en croissance. De sorte qu'à la longue ces conditions réduisent la longueur de tissus en croissance et la vitesse, même si provisoirement les conditions hydriques son rétablies. C'est ce qui explique les résultats de B Onillon au champ qui montrent que les feuilles de plantes poussant en condition non irriguée ont toujours des zones de croissance plus courtes que celles des témoins irrigués (Tab. 2).

Tableau 2. Longueur moyenne (en mm) des zones de croissance de talles étudiées au champ durant les expériences de 1989 et 1990 à fertilisation azotée forte. Mesure par observation du déplacement de perforations pratiquées à travers les gaines adultes. D'après Onillon 1993.

Année de l'expérience	irrigué	sec
1989	27 +/- 1 (n=8)	16 +/- 1 (18)
1990	33 +/- 1 (n=14)	13 +/- 2 (n=9)

Deuxièmement, la production d'organes plus courts, et surtout de gaines plus courtes engendre une diminution de la durée de fonctionnement du méristème basal de la feuille en croissance, ce qui entraîne une diminution de la longueur de la feuille finale (Durand *et al.* 2000, Verdenalet *al.* 2009).

Il est donc possible que l'ensemble des effets de la sécheresse sur la morphogenèse des feuilles se rapportent essentiellement à la variation de la différence de potentiel entre le xylème et la zone de croissance, tant que l'ajustement osmotique permette de maintenir une pression hydraulique voisine de l'optimum dans ces tissus.

De récentes publications reprennent partiellement ces hypothèses en y intégrant aussi le contrôle biochimique résultant d'un signal provenant des racines se trouvant dans des zones de solsèches (Caldeira *et al.* 2014, Tardieu *et al.* 2015).

2.4 Conclusions.

L'ensemble des résultats recueillis au cours des travaux réalisés sur les graminées soumises à des déficits plus ou moins sévères sont compatibles avec les conséquences induites par un déficit hydrique local, au niveau des tissus en croissance. Toute variation du potentiel hydrique à la base des tissus foliaires en croissance modifie le potentiel de croissance, c'est à dire la différence entre le

potentiel du xylème et celui des cellules en expansion. Le flux d'eau induit par la croissance est forcément réduit et automatiquement la croissance elle-même, comme le montrent les travaux sur l'architecture hydraulique de Pierre Martre. Cela se produit indépendamment de toute autre possible variation des propriétés des parois primaires en formation. La perméabilité des tissus en croissance ainsi que leur extensibilité sont probablement aussi l'objet de régulations mais dans une architecture hydraulique locale qui joue un rôle de premier plan. Par exemple la proportionnalité entre la surface d'échange du xylème et la croissance locale le long de la feuille en croissance est importante pour la distribution de l'activité de croissance le long de la zone en croissance. Le premier signe hydrique d'une contrainte, qu'elle soit atmosphérique (augmentation du déficit de pression de vapeur) ou bien édaphique (par réduction du potentiel hydrique du sol) est une diminution du potentiel des feuilles, immédiatement traduite par une chute de la pression dans le xylème à l'aval des zones de croissance. De sorte que la réponse de la feuille au déficit hydrique commence nécessairement par une réaction à cette variation locale. Dans la mesure où toute la zone de croissance s'y trouve exposée, le méristème foliaire réduit également sa croissance, la vitesse de production de cellules en croissance est également réduite et il en résulte nécessairement une réduction graduelle de la longueur de tissus en croissance si la situation se prolonge et/ou se dégrade. Cette hypothèse a pris un relief particulier ces derniers temps avec la publication de modèles hydrauliques d'impact du déficit hydriques. Cela est également corroboré par la découverte de nombreux déterminants génétiques communs entre les réactions à la sécheresse de l'atmosphère et à celle du sol, suggérant encore une cause physiologique commune aux réductions de croissance foliaire que les deux contraintes provoquent. Cela est, de plus, conforme aux récentes découvertes sur la transduction du signal bleu dans les questions de morphogénèses qui toutes montrent que c'est la conductance stomatique et subséquentement les états hydriques foliaires qui transmettent finalement à la croissance l'impact des variations de spectre lumineux.

Il reste beaucoup à faire pour vérifier et valider les modèles hydrauliques de croissance et explorer la variabilité de leurs paramètres (perméabilité de membranes à l'échelle cellulaire et tissulaire, rhéologie des structures en croissance etc...). Il serait très important de repérer les variations de ces propriétés en fonction du milieu mais aussi d'explorer leur variabilité génétique. La question serait en particulier d'élucider ce qui varie le plus entre l'architecture hydraulique, tellement décisive dans la perception de la contrainte hydrique, et ces propriétés rhéologiques et de conduction.



Hybridation génomique in situ sur les chromosomes d'une cellule d'une plante de Festulolium (LmFg) Photo Olivier Coriton sur une préparation faite par Claudine Largeaud.

3 Variabilité génétique de la réponse à l'eau des graminées.

Tous les phénomènes obéissant à un contrôle biologique, c'est-à-dire soumis à l'évolution au cours des générations, sont *a priori* susceptibles de présenter des variations génétiques. Presque toutes les graminées fourragères cultivées sont allogames, polyploïdes. Il en résulte une variabilité génétique au sein des prairies semées relativement très élevée (par rapport à la plupart des plantes de « grande culture » en particulier). Dans la mesure où chaque graine semée a un génotype distinct de l'autre, les prairies se distinguent essentiellement de la plupart des cultures de céréales. A l'échelle du peuplement, ce trait particulier les rend donc très originales du point de vue de leur écophysologie.

La spéciation procède notamment de phénomènes d'isolement des populations entre elles, phénomènes qui ne sont pas nécessairement adaptatifs (événements chromosomiques, séparations géographiques, temporelles...) mais qui suffisent à empêcher les échanges de gènes. En revanche dans les deux cas, c'est en interaction avec l'environnement que ces caractères s'expriment, le phénotype étant donc le produit de cette interaction (Bustarret, 1944). Or la plupart des caractères observables (c'est-à-dire les phénotypes) se forment au cours de la croissance de l'individu, laquelle doit suivre les lois de la géométrie dans les trois dimensions pour ce qui est du déploiement de la forme, de la thermodynamique pour ce qui est de la dépense énergétique induite et de la stœchiométrie pour ce qui concerne la composition chimique. Ces lois génétique, géométrique et thermodynamique déterminent des faisceaux de contraintes qui lient les caractères observables entre eux de sorte qu'identifier les déterminants génétiques élémentaires d'un caractère quantitatif n'est pas souvent évident. Il en résulte aussi que la plupart des caractères sont définis par de nombreux gènes. Mais cela explique inversement qu'un seul gène portant sur une fonction ou une structure peut évidemment avoir des conséquences sur de nombreux caractères observables. Si l'on déroule ce raisonnement dans le temps de la morphogenèse, il en résulte aussi que de très nombreux gènes s'expriment en fonction de l'expression de ceux qui ont été sollicités auparavant. Ainsi, les variations observées entre les individus d'une prairie formée de multiples espèces, et de nombreux génotypes dans chaque espèce, ne sont pas seulement d'origine génétique mais sont évidemment aussi liées au micro-environnement local de chaque individu, environnement modifié par les individus voisins au cours du temps. Pour un écart moyen sur la valeur d'un caractère, une des questions à poser est donc de quantifier correctement la part génétique et la part environnementale dans cet écart.

La sélection variétale opère encore aujourd'hui essentiellement sur des espèces pures et elle est donc une source d'informations irremplaçable sur le mode de variation sous l'influence de diverses pressions, face à la dérive (variation génétique aléatoire résultant des recombinaisons au cours de la méiose) que l'on observe nécessairement d'une génération à l'autre chez ces espèces qui sont toutes allogames. La sélection est donc un contexte qui permet très directement de valider l'héritabilité d'un caractère et son aspect adaptatif (Darwin 1859). L'efficacité de la sélection est avérée dans les espèces fourragères (Sampoux *et al.* 2010) comme sur l'ensemble des espèces cultivées en

ce qui concerne les caractères quantitatifs comme le rendement ou la qualité fourragère, la phénologie etc... Nous avons donc le plus possible profité de la proximité d'équipes d'amélioration des plantes à Lusignan pour approfondir ces questions à différentes échelles de structuration génétique.

Nous résumerons en premier lieu la contribution que nous avons pu apporter à la classification des grands traits distinctifs des espèces cultivées dans les zones tempérées à sécheresse estivale marquée (*Festucaarundinacea*, *Dactylis glomerata*, *Loliummultiflorum*, *Loliumperenne*), vis-à-vis de l'économie de l'eau et de la réponse à la sécheresse. Nous nous intéresserons plus particulièrement à la fétuque et au ray-grass d'Italie qui ont fait l'objet de croisement interspécifique donnant accès à une analyse du déterminisme de caractères quantitatifs plus complexes, grâce à l'analyse de populations hybrides et qui permettent de distinguer ce qui différencie les espèces entre elles d'une part, les génotypes entre eux au sein de population monospécifique d'autre part. Enfin nous résumerons ce que nos travaux les plus récents nous ont montré de l'expression de ces caractères en conditions de mélange d'espèces semés.

3.1 Différences entre espèces.

Nous avons analysé la réponse au déficit hydrique de cinq espèces (non compris les hybrides interspécifiques) selon le schéma de fonctionnement décrit Figure 2. Nous avons ainsi cherché à savoir si les espèces communément cultivées dans les régions à sécheresse d'été marquée se distinguaient en fonction de leur acquisition de l'eau dans le sol, de la régulation de leur transpiration (notamment la conductance stomatique) ou par la réponse de la plante à son état hydrique.

Une expérience, implantée en 1993 en conditions de production en petites parcelles, compare *Festucaarundinacea* (*Fa*), *F. glauscescens* (*Fg*)—une sous espèce alpine de fétuque relativement très pérenne, *Loliummultiflorum* (*Lm*), *Loliumperenne* (*Lp*) et enfin un *festulolium*, une population hybride (amphiploïde) entre *Fg* et *Lm*—notée *LmFg* (Durand *et al.* 1997). Trois répétitions de placettes de 3 m² ont été semées en automne 1993 et étudiées successivement au cours des étés 1994 et 1995. Les parcelles ont été fertilisées abondamment au printemps et à chaque coupe. On a vérifié que l'INN n'était pas inférieur à 0.9 dans tous les cas. Des mesures de potentiel hydrique foliaire à l'aube et à midi solaire ont été faites à l'aide d'une chambre à pression deux fois par semaine. Pour chacune des espèces également trente talles au moins ont été baguées afin de suivre et mesurer l'allongement des limbes. Des tubes d'accès pour des mesures d'humidité neutronique ont été installés dans chaque parcelle de chaque répétition afin d'estimer la profondeur d'extraction d'eau par mesures répétées de l'humidité à différents niveaux dans le sol (tous les 15 cm).

La profondeur d'extraction d'eau mesurée au cours de l'été 1995 du *Lm* est la plus faible, la plus profonde étant celle de *Fa*, *Fg* et *Lp*. *LmFg* a une profondeur d'extraction d'eau intermédiaire entre *Lm* et les trois autres. Les potentiels hydriques mesurés à l'aube prennent des valeurs conformes à ce classement des horizons explorés par les racines. Les deux *Lolium* présentent les valeurs les plus faibles et les fétuques ou *LmFg* les valeurs les plus élevées. Au cours de la journée, le potentiel hydrique des feuilles de *Lm* se maintient cependant à des valeurs généralement nettement plus élevées que celle des

autres espèces, malgré des valeurs initiales à l'aube plus faibles. Cela indique une fermeture précoce et relativement plus efficace des stomates. Enfin, si les vitesses d'allongement sont très différentes d'une espèce à l'autre pour les mêmes conditions, la relation entre la vitesse d'allongement des feuilles durant une période de quelques jours et le potentiel hydrique foliaire de l'aube moyen de la même période révèle une sensibilité tout à fait équivalente et très forte entre *Lm*, *Fa*, *Fg*, et *LmFg*. Au contraire, les feuilles de *Lp* montrent des croissances non négligeables à des potentiels pour lesquels les quatre autres espèces ont cessé tout allongement. Cela est conforme aux observations de Van Loo (1992) qui a montré que les feuilles peuvent conserver environ 20 % de leur capacité d'allongement sur des plantes élevées durant près de trois semaines élevées dans une solution nutritive de 1.3 MPa de pression osmotique. Nous avons aussi décrit (Durand *et al.* 1995) en conditions contrôlées la résistance de l'allongement des feuilles du ray-grass anglais à un dessèchement prononcé.

A l'échelle de la zone de croissance, nous ne savons pas si durant cette phase de croissance à faible potentiel hydrique, le gradient de potentiel entre le xylème et les cellules en expansion est maintenu à des niveaux plus élevés que pour la fétuque. Nous n'avons pas pu observer non plus l'évolution de la longueur de la zone de croissance de la base des feuilles en phase sèche de *Lp*. Il serait donc intéressant de prolonger ces études comparatives entre ces deux espèces.

Mais contrairement aux fétuques étudiées ici, la vitesse de sénescence des feuilles est fortement accélérée par la sécheresse chez *Lp*, ce qui détermine un bilan de production de feuille négatif en cas de sécheresse prolongée et le prive de capacité d'assimilation lui permettant notamment d'entretenir les structures végétatives sur de longues périodes de déficit. Ce type de bilan doit aussi s'appliquer aux parties racinaires.

Dans le cas du ray-grass d'Italie (*Lm*), la forte production de fleurs durant toute la saison estivale (remontaison) réduit d'autant l'énergie disponible à l'entretien du système racinaire. C'est ce qu'a montré un suivi de la biomasse de racine sur cette espèce comparée à la fétuque élevée au cours d'une expérience conduite dans des conditions semblables (Durand & Ghesquière, 2002). Potentiellement, *Lm* exprime une potentialité de croissance racinaire supérieure à celle de *Fa* en phase végétative (Durand et Ghesquière, 2002). Mais après la première phase de floraison chez *Lm*, on constate que la profondeur de l'enracinement diminue pour se stabiliser à environ la moitié de la profondeur à laquelle se maintient le système racinaire de la fétuque même si chez cette espèce l'approfondissement du profil racinaire s'arrête dès la première phase de floraison. Comme celle-ci ne se produit que sur une proportion plus faible des talles chez la fétuque (Lafarge et Durand, 2011) et qu'une fraction non négligeable reste végétative d'une année sur l'autre, certaines racines portées par ces talles se maintiennent à une grande profondeur et peuvent ainsi en extraire de l'eau durant l'été suivant. Il faut noter que cela implique que les sucres nécessaires à l'entretien continuent de parvenir à l'extrémité de ces racines anciennes, ce qui suppose aussi une activité photosynthétique minimum durant la saison sèche.

A l'occasion d'autres expériences au champ et en conditions contrôlées (Durand *et al.* 2009, Gonzalez Dugo, 2011, Poirier *et al.* 2012), le dactyle a

montré une profondeur racinaire plus faible que celle de la fétuque, avec une régulation stomatique plus efficace, c'est-à-dire limitant fortement la transpiration. Dans les cas où le sol est peu profond et où la profondeur d'enracinement est de toute façon limitée par celle du sol, le dactyle résiste ainsi mieux que la fétuque en premier lieu. Pour autant, dans de nombreux cas la situation est équilibrée et si les quantités d'eau utilisées par la fétuque sont souvent plus élevées en fin de compte, les performances des deux espèces peuvent se révéler assez voisines sur l'année. Au cours d'une expérience réalisée en mini parcelles (Poirier *et al.* 2012), soumises à une sécheresse extrêmement poussée, le potentiel hydrique foliaire de base du dactyle a atteint des valeurs très basses durant plusieurs jours successifs (littéralement aux limites de la gamme mesurable par l'appareil, c.a.d. -5,5 MPa), avec des feuilles vertes et apparemment encore capables d'échanges gazeux durant une partie de la journée au moins. La fétuque élevée cultivée dans les mêmes conditions, présente des valeurs de potentiel hydrique foliaire nettement plus élevées, témoignant ainsi de l'exploitation de couches de sol plus profondes et encore humides.

Dans l'adaptation de la plante à la sécheresse, il n'est pas possible de conclure simplement sur la base de ces observations que l'acquisition de l'eau est

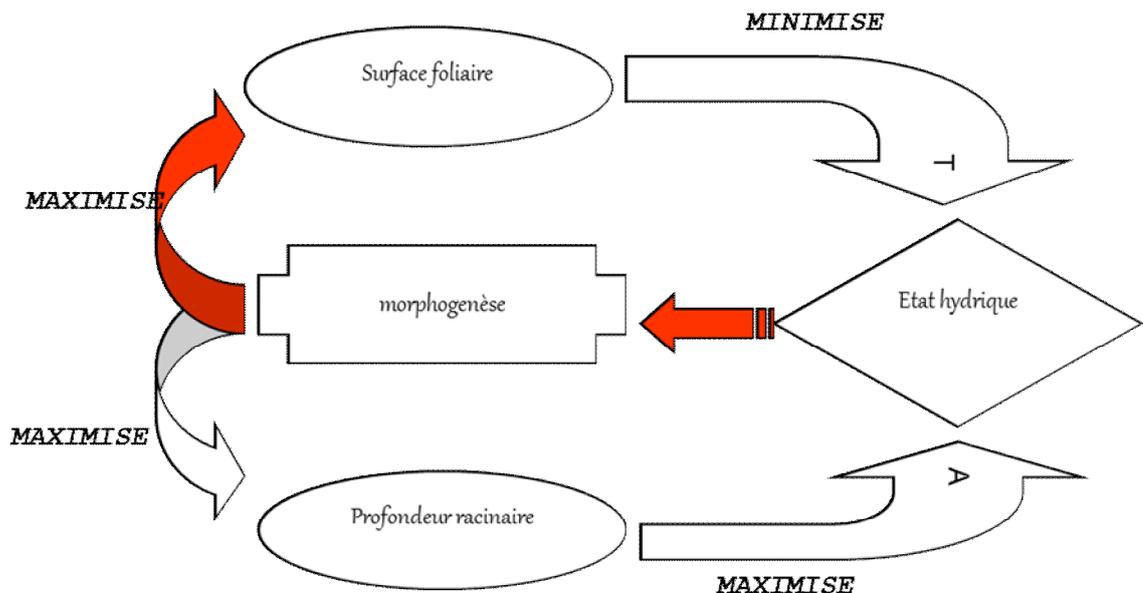


Figure 16. Compromis sur les morphogenèses aérienne (déterminant la transpiration T) et racinaire (déterminant l'absorption A) pour satisfaire à la contrainte hydrique d'une part et à la compétition pour la lumière d'autre part.

toujours plus décisive que la valorisation de l'eau absorbée. Ces caractères n'ont pas en effet la même importance à tous les niveaux de déficit hydrique climatique et pour tous les types de sol. En outre, l'observation d'un caractère à un moment ou un autre ne rend pas compte complètement de la dynamique du comportement de la culture vis-à-vis de la contrainte hydrique.

Enfin, contrairement aux caractères d'adaptation aux conditions arides qui s'appliquent à des plantes relativement isolées les unes des autres et qui n'entrent que peu en compétition pour la lumière, nous considérons ici des régions tempérées et donc des niveaux d'indice foliaire élevés dont découle une

intensité de compétition élevé pour la lumière et pour les autres ressources du sol. Ainsi, les individus favorisant la croissance racinaire au détriment relatif de la croissance aérienne feront certes face plus facilement à une période sèche, mais ils risquent d'être dominés durant les saisons humides et durant lesquelles peut se faire l'essentiel du rendement annuel. Dans les régions au bilan hydrique plus favorable, cette compétition reste la raison principale de l'absence de certaines espèces adaptées aux zones sèches (Sampoux et Huyghe, 2010). On peut ainsi faire l'hypothèse que les caractères au sein d'une espèce sont distribués entre les individus de façon continue et probablement assez stable puisque la compétition qui se produit au long du cycle de vie d'une prairie n'autorise pas la sélection des formes extrêmes, du fait de la contradiction (Fig. 16) entre les caractères favorisant la captation de la lumière (croissance aérienne et ouverture stomatique) et ceux favorisant l'économie de l'eau (croissance racinaire et fermeture stomatique).

Si la variation génétique de longueur ou de vitesse de croissance des feuilles a été bien étudiées dans le passé (eg : Volenec et Nelson 1981, Hazard *et al.* 1996) il n'en est pas de même pour les racines, faute d'un moyen efficace et rapide de comparer les profondeurs d'extraction d'eau au sein d'une population. Pour aborder cette question nous avons étudié la fétuque élevée et le ray-grass d'Italie très contrastées comme on l'a vu pour ce caractère et qui peuvent s'hybrider sous certaines conditions. Ces populations hybrides nous ont permis de d'explorer une gamme continue de variation au sein d'une population, les rétro-croisements d'un hybride avec un des parents offrant de plus un moyen de quantifier la part génétique de la détermination de certains caractères.

3.2 Différences intra-spécifiques : *Les festulolium.*

Le ray-grass d'Italie et la fétuque élevée sont deux espèces fourragères couramment semées pour produire du fourrage à destination des ruminants. Le premier est une plante de faible pérennité s'il n'est pas irrigué et dont la production est prévue sur au plus deux années si le premier été est suffisamment clément. La seconde est une espèce très pérenne qui survit à des sécheresses prononcées mais qui présente une vitesse d'installation faible et une qualité fourragère inférieure à celle du premier. Cela est dû à une forte proportion de tissus xylémiens dans les limbes ce qui augmente la teneur en lignines et tissus difficilement accessibles à la métabolisation par les bactéries du rumen. ⁵En outre, la fétuque peut explorer des profondeurs de sol plus importantes et donc des zones plus humides. Enfin, elle peut croître dans des terrains très humides et même inondés, ce qui lui permet durant les périodes humides en particulier d'installer ses racines dans des zones de sol moins accessibles à d'autres espèces de graminées.

⁵ Ce pourrait être ce qui permet à cette espèce de soutenir de fortes baisses de potentiel hydrique foliaire et qui l'autorise à maintenir les stomates plus longtemps ouverts en période sèche.

Notations isotopiques

La signature isotopique d'un élément est représentée par une variable qui mesure l'écart entre l'abondance de cet élément dans l'échantillon (R_i en %) et son abondance dans un standard. Concernant l'oxygène 18 (^{18}O) le rapport isotopique standard est la teneur dans l'eau de l'océan (R_{V-SMOW} , pour Vienna-Standard Mean Ocean Water). Sa composition est fixée par l'Agence Internationale de l'Énergie Atomique (IAEA), Vienne, Autriche, soit 0.2 % pour ^{18}O .

La signature isotopique de ^{18}O est alors égale à

$$\delta = \frac{R_i - R_{V-SMOW}}{R_{V-SMOW}} \times 1000$$

Les premières études réalisées avec Marc Ghesquière ne donnaient que peu d'informations sur la variabilité intra-spécifique du *festulolium* qui résultait de ces croisements ni sur les dynamiques possibles au sein d'un couvert végétal. Pour approfondir cette question, nous avons focalisé nos recherches sur l'analyse de la variabilité et de l'évolutivité de la profondeur d'extraction d'eau grâce à la méthodologie de l'analyse de la signature isotopique qui s'était avérée suffisamment sensible pour distinguer les espèces parentes et divers individus issus d'hybridation interspécifique (Durand *et al.* 2007).

Nous avons étudié trois questions :

- Quel est l'ordre de grandeur de la variation inter-individuelle (à l'échelle de la talle et/ou de la plante) dans une population de graminée au cours de son exploitation ?
- Une part de cette variation naturelle est-elle génétique ?
- Cette variabilité est-elle susceptible d'évoluer au cours des saisons ?

Des populations de *LmFg* ont été constituées, sélectionnées et stabilisées. En collaboration avec Thierry Bariac de l'unité BIOEMCO et Marc Ghesquière, un essai en petites parcelles a été implanté en avril 2005 pour étudier la dynamique génétique d'une population (noté dans la suite BC2) obtenue par rétro-croisement de l'une de ces variétés avec le ray-grass d'Italie et ne contenant plus théoriquement dans la population rétrocroisée que 25% de gènes de fétuque. Les parcelles implantées au printemps 2005 ont été arrosées durant le premier été puis laissées sous un régime pluvial durant l'année 2006 qui a connu un été particulièrement sec. Un suivi de la consommation d'eau par horizon a été réalisé sous les parcelles à l'aide de mesures d'humidimétrie neutroniques. Après une série de pluies et un début de récupération de la végétation, le 13 septembre 2006, 32 plantes ont été collectées au hasard dans la parcelle et des échantillons de sol ont été prélevés sur 3 profils de 1 m, (tous les 5 cm) dans la même parcelle et leur position spatiale notée. Tant sur une partie des talles des plantes prélevées que sur les échantillons de sol, l'eau a été extraite par distillation sous

vide et analysée pour la composition isotopique ($\delta^{18}\text{O}$) au laboratoire de Thierry Bariac (CNRS Grignon) afin d'évaluer la profondeur d'extraction d'eau des différents géotypes (Fig. 17). De plus, ces 32 plantes ont été clonées et cultivées en serre, ainsi que des représentants des populations des espèces parentes et de la population d'origine et du même lot de semence utilisé en 2005. Après 12 mois en serre, ces quatre populations (BC2, *F.a.*, *L.m.*, BC2_{initiale}) ont ensuite été repiquées dans une pépinière en octobre 2007 et cultivées en plantes isolées. Le prélèvement de plantes et leur clonage, leur culture en serre durant 12 mois permettant de remettre tous les géotypes à même stade et leur installation en situation de plante isolée permettant de mettre en évidence une possible hétérogénéité génétique de la profondeur d'extraction d'eau. Dans la pépinière de plantes isolées installée en octobre 2007, chaque individu de chaque population était représenté par 4 clones chacun dans l'un des quatre blocs de la pépinière. Le 19 septembre 2008, soit encore plus de 11 mois après l'implantation et 2 ans après le prélèvement de la plante dans l'essai en peuplement dense d'origine ayant subi la sécheresse de 2006, une nouvelle collecte de talles sur les quatre répétitions des 32 plantes a été effectuée, pour analyse de la signature isotopique de l'eau dans la base des talles. Dans chaque bloc également, un profil de la signature isotopique du sol a été mesuré sur 1 m de profondeur.

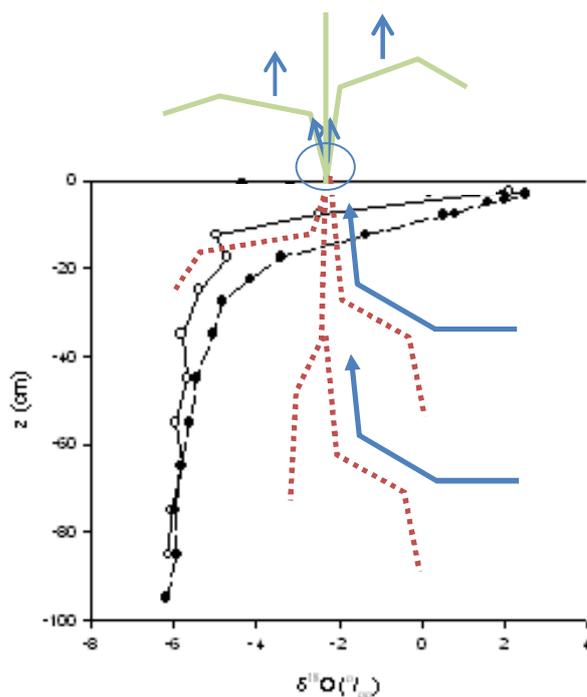


Figure 17 : situation d'une plante, qui extrait son eau d'un sol présentant un gradient de signature isotopique de l'oxygène résultant de l'enrichissement superficiel en isotopes lourds de l'eau par évaporation (en noir). La signature de l'eau extraite de la base de la talle (cercle bleu) prend la valeur de la moyenne pondérée des valeurs de l'eau provenant des différents horizons du sol.

Les mesures réalisées à l'aide de la sonde à neutron sous le peuplement entre le semis et l'automne 2007 ont montré qu'au moment du prélèvement des plantes à la fin de l'été 2006, le peuplement puise son eau à une profondeur moyenne de 20 cm en moyenne, c'est-à-dire en surface. De la mi-mai à la fin juillet 2006, la teneur en eau relative du sol évaluée sur un mètre de profondeur environ est restée inférieure à 40%, ce qui indiquait une sécheresse relativement sévère (FAO, 1998). En septembre 2006 dans la parcelle du peuplement dense de BC2, la signature isotopique du sol (entre les trois profils) varie faiblement horizontalement et montre au contraire un fort gradient vertical, de -2.0 à -6.3 ‰ entre -5 et -30 cm environ. Cela permet d'interpréter les variations observées sur les bases de talles comme des indications de variations de profondeur d'extraction d'eau.

Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ variant de +1 à -4 ‰ on conclut que les plantes extraient de l'eau essentiellement dans les horizons superficiels puisque les valeurs de δ les plus élevées sont même supérieures à la valeur moyenne de l'eau du sol dans les cinq premiers centimètres de sol. Cette variabilité entre individus du peuplement peut aussi venir de la variabilité de la profondeur de sol dont les effets cumulés sur la croissance des plantes au cours de l'année précédente peut avoir provoqué des écarts importants en interaction avec la variabilité génétique semée.

En pépinière en septembre 2008, soit approximativement 24 mois après le prélèvement des plantes mères au champ, la variabilité observée au sein des talles provenant des différentes populations (parentales, BC2 d'origine et collectée en septembre 2006) et au sein des populations s'est avérée significative pour chaque niveau observé. BC2 se situe à une position intermédiaire entre Lm et Fg, mais plus près de Lm, conformément à une hypothèse de déterminisme génétique additif de la profondeur d'extraction d'eau. Ceci est même concordant avec l'effet associé à chaque parent (*Lm* et *Fg*) et à la fréquence génomique (marqueurs DART) de chaque parent dans les différents individus étudiés.

La population BC2 résultant de 18 mois de production en condition de champ et récolté en septembre 2006 présente en outre des valeurs de signature isotopique très significativement plus faible que celles des plantes de la population d'origine. Cela implique qu'une sélection de plantes à extraction d'eau plus profonde s'est opérée durant la période de culture. Enfin, au sein de cette population, la variabilité isotopique génétique de l'eau de la base des talles se révèle hautement significative. Cette variabilité est de plus (mais non significativement) corrélée à la variabilité observée entre plantes collectées sur la parcelle, ce qui suggère qu'une partie des différences de profondeur d'extraction d'eau observée en condition de culture est aussi d'origine génétique.

A ce jour, ces résultats sont uniques pour ce qui est de la variation intra-populationnelle d'une espèce. Ils permettent de répondre aux trois questions posées en concluant

- 1) qu'une variabilité importante de profondeur de prélèvement d'eau existe entre plante d'un peuplement,
- 2) qu'une part de cette variation est d'origine génétique et
- 3) qu'elle est susceptible d'évoluer en fonction des conditions climatiques.

Observée au bout de un an seulement de culture, cette évolutivité de la population pour ce caractère quantitatif est remarquable. Elle s'est produite alors qu'une sécheresse marquée s'est en effet installée et a pu fragiliser les individus génétiques les moins armés contre le manque d'eau dans le sol. Il faut noter toutefois que cette sélection n'a pas abouti à une élimination complète de toute variabilité intra-populationnelle puisque celle-ci reste mesurable après l'été 2006.

Nos résultats illustrent le dynamisme possible de l'évolution au sein des peuplements cultivés complexes. Cela ouvre des perspectives intéressantes en écophysiologie des populations et en applications pour la sélection. Des travaux plus anciens avaient bien montré l'évolution d'autres caractères liés de populations semées au cours du temps selon les pressions de sélection

(TillBottraud *et al.*1990). Ici, la vitesse de ce processus s'avère potentiellement très rapide.

3.3 Conclusions.

La variabilité génétique entre espèces se joue dans le cadre d'une grande unité architecturale de cette famille, particulièrement bien adaptée à ces écosystèmes, et notamment à la consommation par les herbivores, notamment grâce à l'architecture des feuilles et des tiges qui peuvent continuer leur croissance sans être perturbées par le prélèvement par l'animal. Au sein de ce plan d'organisation général, les variations morphogénétiques concernent fondamentalement la vitesse de production et d'allongement des feuilles, la ramification et la phénologie, lesquelles déterminent les capacités des espèces à maintenir plus ou moins profondément des systèmes racinaires qui déterminent ainsi les conditions d'accès aux ressources du sol et notamment hydrique. Les plantes retenues pour la production fourragère des prairies semées présentent des capacités supérieures de recolonisation après la fauche par la production rapide de leur surface foliaire. La régulation stomatique intervient pour moduler l'impact d'un système racinaire plus superficiel. L'association d'un système racinaire profond et d'une régulation stomatique efficace joue un rôle important dans les performances des hybrides interspécifiques *festulolium* et leur pérennité. Quoique fixées après plusieurs cycles de reproduction, les variétés améliorées sont susceptibles d'évoluer sous l'effet de la contrainte hydrique.

4 Perspectives et programme de recherche : des prairies semées pérennes et adaptées aux contraintes hydriques.

4.1 Approche transdisciplinaire et définition de l'écophysio­logie des populations.

Améliorer les espèces pour constituer les mélanges d'espèces les mieux préparés à des conditions climatiques contraignantes a jusqu'ici fait appel aux seules techniques et théories de l'amélioration des plantes. Parallèlement, face à la diversité des usages et à la variabilité des climats les recommandations d'association d'espèces en nombre et en pourcentage sont essentiellement empiriques. Il est bien connu que pour réduire la fertilisation azotée, il convient d'introduire des légumineuses. L'équilibre qui s'établit au cours de l'implantation est toutefois décisif et il n'est pas toujours possible d'assurer une présence efficace de celles-ci pour toute la durée de l'exploitation. On sait aussi qu'augmenter le nombre d'espèces tend à stabiliser un rendement et une valeur alimentaire acceptable sur une durée minimale. Mais faut-il diversifier les populations au sein des espèces ? Faut-il accorder plus d'importance à la phénologie des espèces entre elles ou bien au sein de chaque espèce ? La diversité intra-spécifique nuit-elle ou bien au contraire contribue-t-elle à la pérennité ? Cette diversité ne doit-elle pas être également considérée pour l'ensemble des caractères ou bien au contraire est-il possible de la maximiser pour certaines fonctions biologiques et la réduire pour d'autres ? A toutes ces questions, les connaissances d'écophysio­logies exposées précédemment apportent des éléments de réponses chez les graminées, mais on est loin d'une maîtrise permettant d'orienter la sélection, encore moins de définir des idéotypes pour chaque cas. Pour les fonctions trophiques les choses pourraient paraître simples. *A priori*, la plante ne pourrait que gagner à augmenter l'efficacité de la conversion de l'énergie absorbée en sucres ou bien à maximiser la quantité d'azote absorbée. Il en est tout autrement pour les fonctions qui consistent en investissement d'énergie dans des structures nouvelles, sans garantie que les conditions ultérieures permettent à la plante de « retrouver son investissement » (Gillet *et al.* 1982). Ainsi, une fréquence de tallage trop élevée déséquilibre-t-elle la plante à moyen terme en créant plus de demande que la photosynthèse ne pourra satisfaire. De même, l'absence de frein à la croissance foliaire pourrait provoquer des manques importants à l'entretien et à la croissance des racines. Cela se complexifie en situation de partage des ressources, entre des génotypes ou espèces présentant plusieurs modes d'occupation de l'espace et de captation de ces ressources. Une espèce favorisée durant une période au détriment des autres risque de produire un peuplement présentant des manques, des déséquilibres importants ou l'invasion par des espèces aux propriétés inadaptées à la production fourragère.

4.2 Intensification écologique en vue d'adapter les plantes au changement climatique.

On sait que l'intensification sur le seul rendement a atteint ses limites, tant pour l'usage de l'eau que pour les flux polluant l'environnement. Il faudra mieux valoriser les ressources. Le changement climatique et les contraintes

énergétiques ne font que renforcer cette nécessité puisque le bilan hydrique de la zone herbagère du nord ouestfrançais devrait se dégrader dans l'avenir, et que le déséquilibre entre production de printemps et d'été risque de se creuser (Fig. 1). Cela a de fortes conséquences sur le type de structure génétique à favoriser. Toutes ces approches nécessitent une meilleure connaissance du fonctionnement de la plante et du peuplement, sur l'acquisition et l'utilisation des ressources hydriques et minérales et sur la façon dont elles sont restituées au milieu.

En agriculture, tant que l'objectif permanent est de mobiliser des ressources pour une production maximale, il a été montré que l'optimum est atteint avec une homogénéité génétique maximum (Rotili *et al.* 1999). Dans ces configurations en effet, la compétition entre individus est la plus faible, le travail est le plus simple et le rendement de la conversion de l'énergie solaire est maximale. Mais si les conditions hydriques et minérales varient fortement au cours de la culture ou bien si ces conditions sont hétérogènes spatialement, les phénomènes de compensation entre individus qui permettent une interception complète du rayonnement incident permettent à une grande diversité de génotypes de coexister. Cette diversité confère aussi au peuplement une interception et une conversion du rayonnement moyenne plus stable. Les individus qui assurent l'essentiel de la productivité du peuplement à un moment donné sont sélectionnés en partie selon les conditions de croissance effectivement subies antérieurement. Pour un peuplement pérenne, une alternance dans l'importance relative des individus est également possible dans le cours de l'alternance des saisons. En conditions hydriques non limitantes, la forme et donc l'accès aux ressources dépendant de la croissance antérieure, cette alternance dans l'importance relative des individus est relativement limitée du fait que les grands individus ont très généralement un potentiel de survie supérieur à celui des individus de taille modeste qui ne peuvent que rester à l'ombre et se fragiliser chaque jour davantage. En revanche en cas de contrainte hydrique, la surface foliaire des individus est limitée et en conséquence la compétition pour la lumière également. Il en résulte une moindre diminution du nombre des individus de petite taille, d'autant que leurs besoins en eau sont également réduits par rapport à ceux des individus dominants, et s'ils sont caractérisés par un enracinement relativement plus profond. Si la sécheresse devient plus intense et place les plantes dans des situations critiques, ce sont ces caractères d'équilibre entre parties aériennes et parties racinaires qui peuvent même l'emporter sur tout autre, au point que la sélection par la sécheresse peut provoquer une modification de la forme de l'individu moyen.

L'idée selon laquelle le meilleur mélange est fait des meilleures variétés en pur ne s'impose donc pas d'emblée. C'est pourquoi dans une recommandation, qu'on pourra juger prudente mais conforme aux connaissances limitées dont on dispose, l'Association Française pour la Production Fourragère (2014) « *considère que les meilleurs mélanges seront obtenus à partir des meilleures variétés, en tenant compte de leur capacité à être associées.* » Cette proposition prend en compte le mode actuel d'inscription au catalogue des variétés fourragères qui se fait à l'issue de deux années et demie d'essai par le GEVES. Il est économiquement impossible de statuer exhaustivement sur les performances de mélanges dans des conditions fiables du fait du nombre infini de circonstances qui peuvent de se présenter. Il n'existe aucun système totalement

fiable de classement des mélanges selon les variétés. A notre connaissance, seul le système suisse sous la responsabilité de l'Agroscope a établi une procédure officielle de classement (Mosimann, 1996).

Nous proposons de contribuer à une définition « d'idéotypes » de mélanges de variétés pour des régions subissant des étés systématiquement plus secs et en prenant en compte les cycles de l'eau de l'énergie et de l'azote sur la durée de l'exploitation de la prairie.

4.3 Deux démarches concomitantes.

L'écophysiologie qui s'attache à quantifier les relations entre les variables du milieu et les processus élémentaires fondamentaux de la productivité puis à intégrer ces processus pour expliquer la dynamique de la plante ou du peuplement au cours de son cycle peut donc jouer un rôle dans l'orientation de la sélection et la définition d'idéotypes. Une méthode performante est alors de rechercher ce qui est commun à tous les géotypes, de le représenter par des fonctions de réponse élémentaires (paramétrisation) puis d'explorer la variabilité génétique des valeurs de ces paramètres. Nous voudrions donc contribuer à l'émergence d'une *écophysiologie des populations*, qui serait l'étude de la transmission d'une génération à l'autre des valeurs de paramètres caractérisant les lois de réponse de la plante au milieu. Cela implique un renforcement de la collaboration entre généticiens et écophysiologistes. Cette sous-discipline devra prendre en compte la variabilité des formes, des fonctions, des flux entre les individus composant le peuplement.

Une première voie consiste à élaborer des modèles de peuplement individu-centrés où chaque talle est représentée. Chaque individu est alors susceptible de croître et d'échanger avec son milieu environnant, lequel est lui-même affecté par le fonctionnement de chacun des voisins. L'interaction entre l'individu et l'environnement est donc le cœur de cette approche. La définition de la *population ecophysiologie* proposée par Woodward (1992) « s'arrête » au stade végétatif, et prolonge les analyses de Harper (1977) sans que la question de la reproduction d'une population ne soit réellement intégrée au raisonnement et constitue selon nous plutôt une écophysiologie du peuplement (ou de la plante dans le peuplement). Cependant, une population est davantage qu'un peuplement dont l'état est donné au départ et où les caractères ne se recombinaient pas dans le temps. Si l'on reprend la définition d'une population à l'équilibre par Harper (1977) l'écophysiologie des populations devra travailler à traduire ce concept d'équilibre en termes de fonction. Or, on voit que la stabilité et les changements résultent autant de la recombinaison aléatoire d'allèles très nombreux que de phénomènes stabilisants émergents de la culture en condition dense et en situation de compétition. Pour aboutir, l'écophysiologie des populations doit donc prendre en compte les effets du climat et du sol sur la reproduction sexuée, la production de semence et même la qualité de semence. En réalité, il n'existe à ce jour et pour aucune plante cultivée de modèle couvrant l'ensemble du cycle, de la graine à la graine, et qui puisse ainsi enchaîner plusieurs générations, ne serait-ce qu'en prenant en compte uniquement le rayonnement pour lequel la compétition est inévitable (les autres facteurs et conditions de croissances pouvant pratiquement être contrôlés à des niveaux approximativement non limitants.)

Si elle prolonge *l'écophysiole de la plante*, *l'écophysiole des populations* se développe aussi dans le sillage de l'écologie fonctionnelle qui a justement cherché à caractériser les espèces en multipliant les connaissances sur des traitsmoyens d'espèce. Cette « nouvelle » discipline se situerait donc à l'intersection de deux autres, et se développer dans ce point focal de convergence entre l'écologie fonctionnelle et de l'écophysiole.

Notre objectif à l'avenir est donc d'intégrer les fonctions d'acquisition des ressources hydrique et azotées dans un modèle d'évolution génétique d'un peuplement semé pour comprendre l'action de l'environnement sur l'équilibre génétique de la population au cours des saisons et des années d'une part, et d'orienter les schémas de sélection d'autre part.

L'écologie des communautés et l'écologie fonctionnelle prennent le parti de ranger les interactions entre plantes comme des contraintes biotiques essentiellement caractérisées par le nom des espèces voisines et leur abondance locale. Cela permet de traiter empiriquement des communautés complexes à grand nombre d'espèces mais n'apporte que peu d'éléments quantitatifs à la connaissance de l'évolution des peuplements formés de quelques espèces semées. L'écophysiole, avec sa démarche très déterministe est performante pour décrire les relations entre des individus aux propriétés très bien connues, ce qui n'est le cas que d'un très petit nombre d'espèces (Hodgson 1999). Mais elle est encore en échec dès lors que le nombre d'espèces dépasse deux ou trois, c'est-à-dire quand des phénomènes aléatoires déterminent des trajectoires du peuplement. Lorsque plusieurs populations dans les espèces constituant la prairie multispécifique coexistent, la situation est donc encore plus complexe et n'a même jamais été traitée de façon mécaniste. Or, l'intérêt agronomique de telles situations ne fait plus guère de doute (e.g : Prieto *et al.* 2015.)

Nous souhaitons faire progresser nos connaissances en menant parallèlement deux approches. La première vise à contribuer à l'amélioration des modèles individu-centrés afin de les rendre capables de simuler l'évolution génétique de populations au cours de leur exploitation. La seconde vise à mieux caractériser empiriquement la diversité génétique des caractères importants pour les performances agronomiques et environnementales croisée avec la variabilité du milieu dans lequel les individus de ces populations se trouvent en conditions de culture afin de dégager des lois d'évolution globale de différents types d'associations et mélanges.

Dans ce mémoire, nous ne développerons que la première approche, la seconde étant prise en charge dans notre unité de recherche (UR P3F) par d'autres collègues, bien qu'à chaque fois, en collaboration avec une approche écophysiole.

Le programme de l'écophysiole des populations doit se poursuivre dans deux grands domaines avec des niveaux de compréhension très inégaux. Le premier consiste à creuser les relations trophiques et morphogénétiques qui décident de la pérennité des individus en place et en relation avec le milieu pour intégrer des phénomènes morphogénétiques bien identifiés mais encore trop peu intégrés dans les modèles. Le second concerne la reproduction sexuée qui n'est pas mobilisée dans l'exploitation des prairies cultivées pour le fourrage mais qui est évidemment décisive en amélioration des plantes. La floraison est

un phénomène qui répond au milieu et est décrite par des caractères assez bien pris en compte en génétique. Les paramètres de la phénologie sont parmi les plus héréditaires de tous les caractères importants pour les plantes fourragères. En outre, ils interviennent très fortement dans la saisonnalité de la production. Pourtant, ils sont encore peu présents dans les modèles individuels centrés qui simulent les échanges de masse et d'énergie au sein du peuplement.

4.4 Evolution des populations de graminées durant l'exploitation d'une prairie en zone tempérée : effet des périodes sèches.

Dans un premier temps, nous souhaitons intégrer l'ensemble des connaissances acquises sur la morphogenèse des feuilles et de leur architecture hydraulique. Ainsi, nous voulons tester un modèle qui intégrerait les réponses de la croissance des feuilles à la sécheresse via les limitations de l'architecture hydraulique, à une modélisation de la mise en place des feuilles et de leur réseau hydraulique. Cette première partie consisterait donc à enchaîner les réponses instantanées pour simuler la mise en place de la zone de croissance à la base de la feuille, sous contrainte hydrique. Ensuite, le modèle de série foliaire présenté prendrait en compte les variations d'état des compartiments et de leurs relations avec le xylème. Ce modèle couplé représentera la dynamique de l'effet de la contrainte hydrique sur la feuille. Notons que ce modèle pourrait aussi s'appliquer à toutes les situations où la transpiration est réduite par la conductance stomatique ou bien l'ombrage et permettrait de préciser les dynamiques compétitives entre individus en peuplement dense (Barillot et al. 2013.)

Dans le modèle complet, et reprenant le schéma présenté par Lafarge et Durand (2011), l'ensemble des processus assurant la formation, la croissance et le déplacement des talles et leur disparition (sénescence plus ou moins accélérée par les conditions locales et floraison) seront représentés. En conséquence et compte tenu du manque de connaissances et surtout d'un formalisme satisfaisant encore sur la sénescence et la floraison nous développerons spécialement les modèles de talles qui permettent de les simuler.

L'assemblage final des modules (composition de l'architecture de la série foliaire, y compris l'architecture hydraulique, le tallage, la croissance et le déplacement, et la disparition des talles) fera l'objet d'une dernière étape.

Les chapitres suivants intégreront un ensemble de travaux coordonnés sur la capacité de récupération de peuplements herbagers semés face à des sécheresses estivales plus ou moins prononcées. Ils sont actuellement en cours dans diverses équipes de l'INRA et du CNRS et coordonnés dans divers réseaux de recherche (par exemple le projet INRA que nous coordonnons sur l'adaptation des prairies semées au changement climatique). Le projet de l'Unité de Recherche Pluridisciplinaire INRA pour la Prairie et les Plantes Fourragères, de Lusignan, porte en outre une partie essentielle de ce programme. Cependant, la suite précise la démarche en trois étapes sous forme de trois sujets de thèse correspondant à l'élaboration de trois modèles, à différentes échelles. Les cahiers des charges, y compris informatiques, et les bases expérimentales sur les espèces cibles, cohérents avec l'ensemble, sont détaillés pour finir.

4.4.1 Mise en place de l'architecture hydraulique d'une talle de graminée sous contrainte hydrique (projet de thèse 1).

Il existe plusieurs modèles de production fourragères intégrant la réponse à la sécheresse (eg STICS ou PASIM in Ruget *et al.* (2013).

Mais nous voulons ici développer des modèles individus centrés qui puissent prendre en compte la compétition entre les individus dans le peuplement et ainsi mesurer et explorer l'impact de la pression de sélection exercé par la sécheresse estivale. De plus des travaux ont montré que la variabilité génétique dans la résistance hydraulique du xylème était intéressante à explorer (Richards et Passioura 1989). Ces deux aspects justifient la

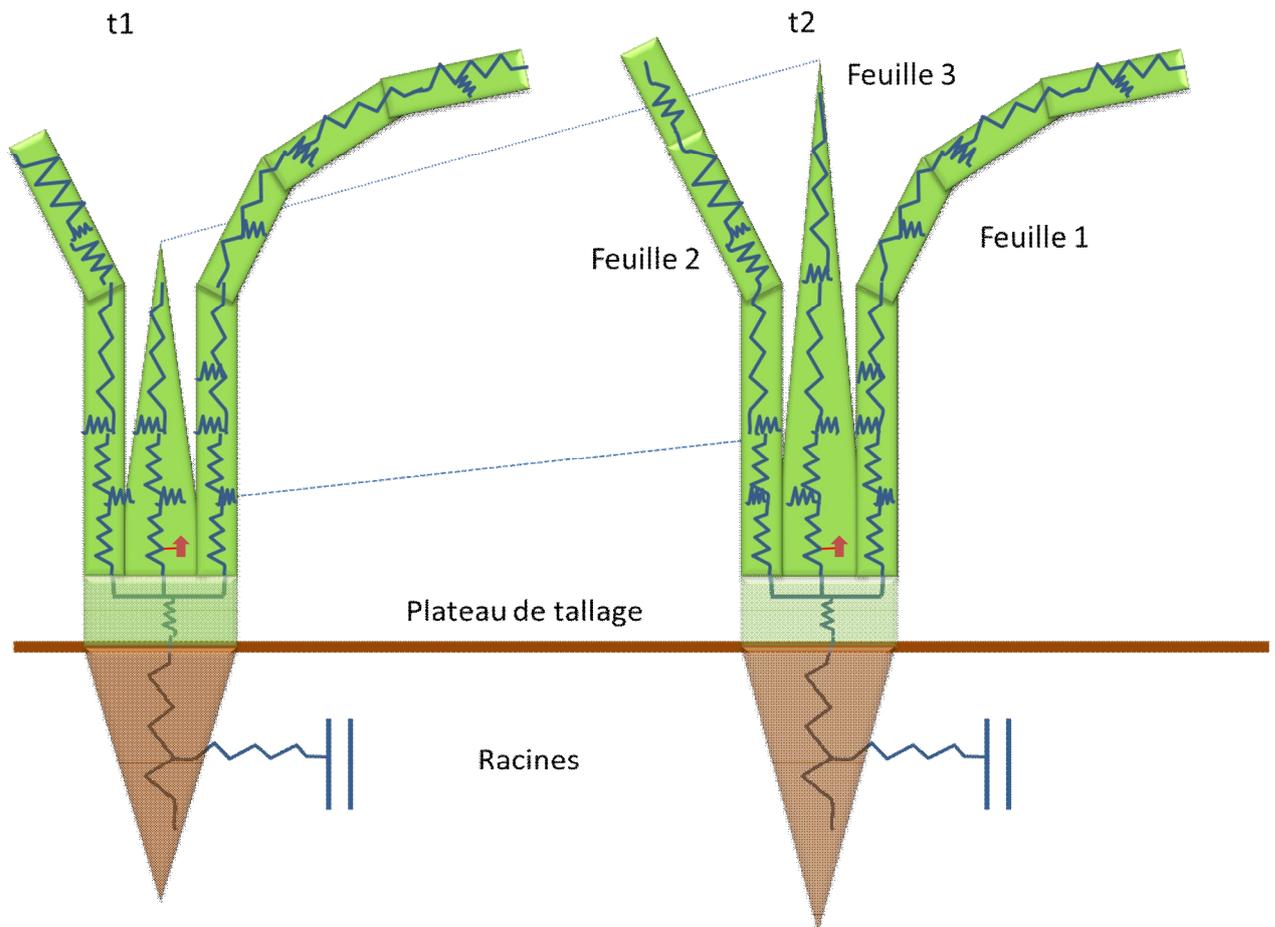


Figure 18. Schéma du réseau hydraulique dynamique à simuler à deux étapes successives du développement de la talle (t1 et t2). L'eau extraite du sol (part de l'ETR du peuplement au prorata du rayonnement absorbé par la talle) circule dans les feuilles en fonction des conductances radiales et de paramètres liés à la situation à l'aval de chaque point du réseau (la talle déterminant l'exposition et la demande de la feuille) Au pas de temps t2, un élément est ajouté à la base des zones de croissance.

construction d'un modèle de simulation permettant de relier de façon la plus mécaniste possible la mise en place de la plante (feuilles et racines) à la demande en eau et à l'offre du sol.

Dans une première étape, on cherchera à représenter la réponse immédiate de la croissance foliaire à un déficit hydrique par les variations de gradient de potentiels résultant des variations entre entrée et sortie d'eau à la

base de la zone en croissance des feuilles. Cette première étape se situera à l'échelle de la talle, en prenant en compte son environnement. Dans la seconde étape, des relations simplifiées entre les flux d'eau, les variables d'état hydrique de la plante et sa croissance seront élaborées, permettant de passer à l'échelle du mètre carré

Nous faisons l'hypothèse en effet que la première réponse de la plante à la sécheresse est opérée par les variations de potentiels hydriques et de pression hydrauliques dans le réseau de circulation de la plante. Ceci a été bien mis en évidence chez d'autres espèces récemment (Caldeira *et al.* 2014, Tardieu *et al.* 2015, De Swaef *et al.*, 2015) La structuration des zones de croissance de la série foliaire décrite au paragraphe 2.3.1, (Fig. 7) simule correctement les variations de longueur des différentes parties de la zone en croissance. Parallèlement, les travaux de Martre donnent une piste pour modéliser l'impact instantané d'une chute de potentiel de croissance du fait d'un déséquilibre hydrique entre offre et demande (Martre et al. 2000). Relier les deux consisterait à associer à la zone de croissance une conductance hydraulique distincte de celle de la zone adulte (Fig 18).

Nous proposons en outre d'affecter à la zone de division une conductance encore plus faible qui puisse rendre compte d'une part de la chute de potentiel observée entre le xylème de la zone de croissance et celui des racines et d'autre part la vitesse de croissance très faible mise en évidence par Durand *et al.*(1999) durant la première partie de la croissance foliaire. Au-delà de la zone de croissance, la conductance hydraulique axiale serait encore 10 fois supérieure. Radialement, et dans la zone de croissance, le flux d'eau sera supposé proportionnel à la surface d'échange, c'est-à-dire la circonférence cumulée de l'ensemble des vaisseaux de protoxylème, la différence de potentiel entre le xylème et les cellules en croissance étant dans un premier temps exclusivement contrôlé par le potentiel du xylème. Nous nous appuyons pour justifier cette hypothèse sur ce qu'ont montré Martre et al. (2001) et les résultats de Onillon(1993) qui suggèrent une régulation de la pression osmotique des cellules par osmorégulation, peut être liée au dépôt de sucres solubles et au contrôle de la polymérisation des fructosanes (Schnyder et Nelson, 1987).

Le potentiel du xylème serait déterminé à partir des résistances en série le long de la feuille et de la transpiration, qui dans une première version de ce modèle serait donnée en entrée (simple produit d'une transpiration par unité de surface par la surface foliaire exposée de la feuille en croissance. Ce système pourrait donc être représenté ainsi, comme d'après Durand et al.(1999).

$$\begin{aligned}
 \frac{\partial \psi}{\partial x} &= k_M \psi - \psi_c - \frac{\partial \psi}{\partial x} \\
 \frac{\partial \psi}{\partial x} &= k_{ZC} \psi - \psi_c + k_{ZM} \psi - \psi_c - \frac{\partial \psi}{\partial x} \\
 \frac{\partial \psi}{\partial x} &= k_{ZM} \psi - \psi_c
 \end{aligned}
 \tag{14}$$

Où M , ZC et ZM sont les longueurs des zones méristématique, de croissance cellulaire sans division et matures de la feuille en croissance, respectivement, avec les potentiels correspondants, ψ_c étant le potentiel des cellulés en croissance vivantes. Les paramètres a et b dépendent de la température. Les paramètres k_M et k_{ZC} sont des paramètres également sensibles à la température, équivalents à des conductibilités hydrauliques entre le xylème et les cellules en expansion du méristème et de la zone de croissance sans division cellulaire, respectivement. Ce système d'équations différentielles permet ainsi de relier la croissance à l'état hydrique de la plante *via* le potentiel local du xylème, le potentiel des cellules en croissance étant supposé sensiblement constant.

Il s'agit là d'une simplification de l'architecture hydraulique de la feuille qui pour calculer la chute de pression dans le xylème doit être subdivisée en sections plus courtes, typiquement de quelques millimètres comme dans Martre *et al.* (2000.) Mais cette représentation est cohérente avec le modèle de développement de la série foliaire pour laquelle il n'est pas fait de subdivision au sein des trois compartiments actifs. Une option pourra cependant être explorée, dans laquelle justement une telle décomposition ajustée à la dynamique de l'eau pourra être faite. Ceci devrait déboucher sur un modèle dynamique non plus à partir de celui décrit par Gandar (*in* Austin *et al.* 1999) et adapté à la feuille de graminée par Durand *et al.* (1999) mais de celui de Tyree (1988) et utilisé par Martre *et al.* (2001) pour calculer la carte hydraulique d'une talle (Fig. 10). Dans un tel modèle, la croissance correspond alors à une accumulation d'eau en sortie du xylème dans la zone de croissance⁶. Dans son état actuel, le modèle ne fonctionne que pour une déformation petite du système et il ne simule pas l'acquisition de nouveaux éléments dans les zones de croissance et mature. Cette piste pourra donc être proposée pour une modélisation de type orientée-objet ou L-system pour que la production de nouveaux éléments soit prise en charge. Naturellement, le nombre d'éléments devra être, au départ au moins, très grand ce qui limite les possibilités d'agréger un tel modèle dans un modèle de peuplement.

Une des questions importante est de savoir si la répétition de situations de déséquilibre hydrique conduit bien à un raccourcissement de la zone de croissance et donc à une vitesse « structurellement » inférieure chez les feuilles soumises à de tels déficits.

⁶ Pour une petite déformation, on peut poser que l'accumulation d'eau se fait dans un réservoir local élastique. Mais avec la prise en compte de l'allongement en tant que changeant réellement la longueur de la feuille, le formalisme, qui reste donc à définir et au centre du projet de thèse, ne pourra pas être de ce type.

Au-delà de ces effets immédiats et de ces conséquences, on voudrait aussi simuler parallèlement le développement foliaire et le déficit hydrique. On explorera donc une option où la diminution du potentiel hydrique du sol, avec abaissement du potentiel à l'entrée des parties aériennes, provoque une tension supérieure dans le xylème et donc une réduction permanente du gradient de potentiel de croissance. Pour cela, le modèle aérien devra être associé à un modèle racinaire. Dans la mesure où le potentiel hydrique du xylème à la base des tiges en croissance est commun à toutes les tiges de la plante, il n'est pas nécessaire de simuler chaque racine nodale de chaque tige (de chaque nœud !) On peut calculer un potentiel basal unique, ainsi que dans Doussan *et al.* (2006). Nous proposons de partir du travail effectué par V Migault (2015) au cours de sa thèse encadrée par Abraham Escobar Gutiérrez, Didier Combes et Gaëtan Louarn. Ce travail permet d'une part une simulation extrêmement fine de la croissance d'un système racinaire dans un sol, couplée à l'exploitation de l'eau par la plante. Il permet d'autre part une approche plus globale de la densité racinaire par individu. Ainsi, le fonctionnement d'une tige peut être intégré sur des temps plus longs. Le modèle prendrait en compte une description du profil des propriétés hydrodynamiques du sol, de règles de production et de croissance des feuilles et du système aérien, y compris la formation de nouvelles tiges en tant que séries foliaires dérivées de la série initiale, couplées à la transpiration et à la circulation de l'eau dans le xylème.

4.4.2 Démographie végétative des tiges (projet de thèse N°2).

4.4.2.1 Schéma global de l'évolution du nombre de tiges.

Pour suivre l'évolution dans le temps de la densité de tiges d'une population donnée (Fig. 19) il faut envisager quatre flux, tous soumis directement ou indirectement aux contraintes du milieu et en interaction avec le potentiel génétique de l'individu (fig 2). Le nombre de tiges dépend de la production de feuilles de la série foliaire puisque chaque feuille porte un bourgeon potentiellement capable de produire une nouvelle série foliaire (flux 1), laquelle peut porter des racines et devenir autotrophe par rapport à la tige mère (flux 2). La fin de ce cycle est le passage de l'apex à l'état reproducteur (flux 4) ce qui termine la vie de la tige, y compris si pour une raison quelconque la floraison ne peut aboutir à son terme. Enfin, certaines tiges disparaissent au stade végétatif pour des causes immédiates diverses (maladies, agresseurs divers...) mais le plus souvent renforcées par une faiblesse générale liée à sa situation dans le couvert (flux 3).

4.4.2.2 Ramification (tillage) et individualisation.

Le flux de production de tiges à partir de la génération des feuilles a été beaucoup étudié pour relier la ramification à l'apparition des feuilles. Partant du fait qu'à chaque feuille de graminée correspond un bourgeon axillaire, le nombre de tiges visible dépend alors du temps entre l'apparition sur la première feuille et celui sur des feuilles suivantes. Ceci a conduit aux notions de « *site filling* » (Davies et al 1983) en rapportant le nombre de tiges effectivement observées à celui de celles qui auraient pu potentiellement apparaître eu égard au nombre de feuilles déployées. Une probabilité d'émission peut alors être affectée à chaque bourgeon de tige, probabilité qui va diminuant à mesure que la série foliaire de

l'axe porteur progresse en nombre de feuilles. Une sorte de « fenêtre de temps » pour l'émission de ces talles émerge ainsi. En outre, la fermeture du milieu réduit fortement cette probabilité d'émission, ce qui explique la diminution tendancielle du tallage dans les couverts fermés. Il a été démontré que ceci relève de la photomorphogenèse et en particulier de l'action du ratio entre les longueurs d'onde rouge clair et rouge sombre, qui varie fortement sous l'ombrage des feuilles. Différents modèles simulent cela correctement d'un point de vue empirique (e.g. :Verdenal 2009). L'étude des processus fondamentaux reste pourtant incomplète car à ce jour, il demeure une incertitude sur les sites de perception du signal lumineux. La conclusion de ces études est attendue pour améliorer ces modèles. C'est un chapitre essentiel à la compréhension de la variabilité génétique parce qu'il semble qu'à ce niveau elle ne joue pas tant sur la réponse au signal que sur la perception par les plantes, du fait de leurs morphologies différentes (Barre et Frak, communications personnelles). Il résulte de ces approches que faute de données contraires, on ne constate pas de mécanisme particulier de réponse de la ramification à la sécheresse à part celui

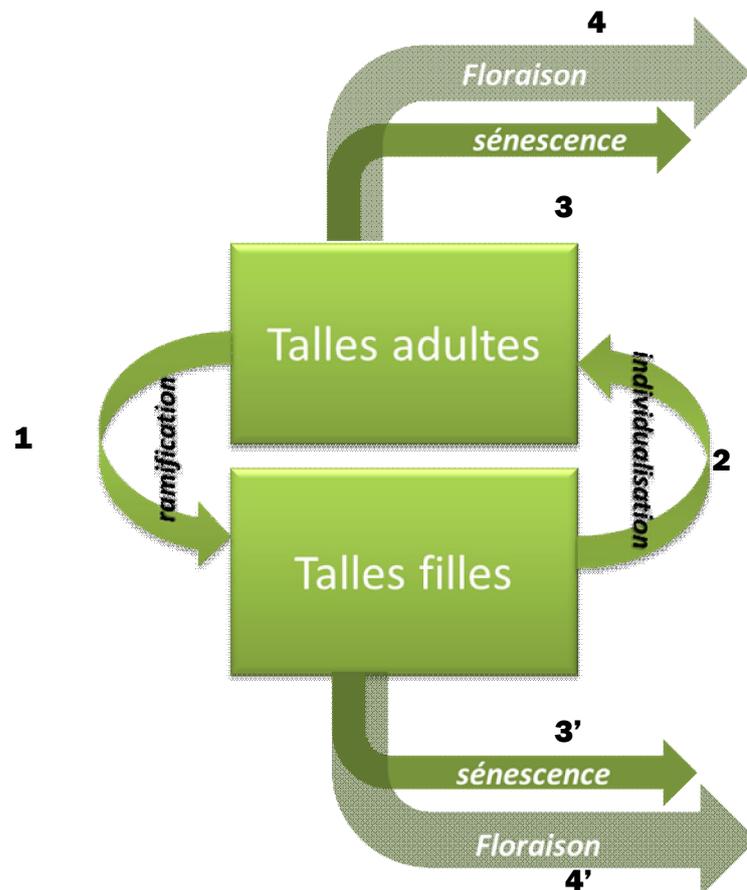


Figure 19 : Schéma de la dynamique de la densité de talles dans une population de graminées au champ et des différents processus contribuant à modifier ce nombre.

déoulant de la réduction de la vitesse de développement foliaire.

L'individualisation est généralement raisonnée comme dépendant de l'état énergétique de la talle. Ce flux entre la population de talles filles et de talles individualisées peut être approché en supposant qu'une talle fille devient autonome dès lors qu'elle possède les structures permettant l'acquisition des

ressources atmosphériques et édaphiques. Typiquement, le nombre de feuilles émises par une talle avant d'émettre une racine est voisin de 5 à 7 selon les espèces et les génotypes (Lafarge et Durand 2011). On peut compter un ou deux phyllochrons supplémentaires pour prendre en compte le fait que la talle n'a réellement accès à l'eau et aux éléments du sol que lorsque les racines ont atteint une certaine profondeur, ou bien simuler l'allongement des racines de la talle. Mais bien au-delà de ce moment, la talle peut toujours échanger de l'eau, des sucres et des acides aminés, avec la plante mère ainsi que de nombreuses substances porteuses d'information. Depuis longtemps, elle contribue à l'alimentation d'autres talles de la plante. Des études utilisant des traceurs radioactifs (^{14}C) ont montré que le bilan de masse et d'énergie des talles filles est ainsi très dépendant de l'environnement immédiat de la plante (Tabourel communication personnelle). Seule la section définitive de l'entre-nœud reliant cette talle à la plante mère provoque l'individualisation complète. Enfin, pour le dénombrement des individus dans la végétation, nous proposons de retenir ceux dont le nombre de feuilles correspond à l'installation des premières racines.

4.4.2.3 *Sénescence des talles en cas de compétition pour la lumière.*

De tous les processus déterminant la démographie d'un peuplement de graminées, la sénescence est probablement la plus difficile à comprendre parce que l'on n'a pas à ce jour défini d'état énergétique signant l'arrêt de mort d'une talle. Selon les conditions ambiantes en effet, le processus de sénescence peut conduire ou non à la disparition de la talle. Au cours d'expérience de semis en mélange de fétuque élevée avec du ray-grass d'Italie (Gonzalez Dugo et Durand, non publié), nous avons observé que la fétuque élevée pouvait végéter durant plus d'une année sous forme de minuscules plantes, à l'ombre de l'espèce dominante, au point de ne pas apparaître dans les dénombrements réguliers que nous effectuons. Cela suggère au moins chez cette espèce, de très grandes capacités d'abaissement du métabolisme pour supporter de longues périodes d'ombrage (Journet *et al.* 1986). Mais à l'inverse, on sait que durant une repousse au cours du printemps ou bien en conditions estivales irriguées, la diminution de la densité de talles témoigne d'une véritable hécatombe de jeunes talles (flux 3', Fig. 19) qui ne peuvent supporter la compétition pour la lumière (Onillon 1993).

Nous proposons de prendre en compte et d'évaluer correctement le bilan de carbone de la talle dans le peuplement. La longueur de limbe nécessaire à la production d'un centimètre de feuille a été évaluée par Volenec et Nelson (1984) à approximativement deux mm, mais il est nécessaire que ces deux millimètres soient exposés à la lumière. Faute de cela, il coûte en maintien et en croissance davantage évidemment qu'il ne produit. Le bilan négatif entraîne un épuisement de l'énergie de la talle qui en fin de compte disparaît par anémie carbonée. La position de la talle dans le peuplement est donc déterminante.

L'autre phénomène associé à la sénescence est le recyclage d'un grand nombre de constituants chimiques de la talle qui est amenée à disparaître. La plupart des modèles fixent en général une fraction constante de ces matériaux redistribuée dans la plante; mais en réalité l'influence des conditions de croissance sur cette proportion est largement ignorée.

Enfin, l'impact de la sécheresse sur la sénescence est mal compris. On sait qu'il y a une grande différence entre les espèces vis-à-vis de la sensibilité de leur sénescence à la sécheresse. Le ray-rass anglais est connu par exemple pour voir disparaître ses limbes plus vite en période sèche alors que Onillon(1993) a montré que chez la fétuque, la sénescence est freinée à peu près autant que la croissance brute. C'est d'ailleurs ce qui explique la meilleure adaptation de la seconde aux régions à étés secs. Il sera donc nécessaire de paramétrer le modèle de sénescence des feuilles.

Une possibilité est de reprendre le formalisme utilisé pour représenter la série foliaire (équation 14). Il s'agira d'ajouter un compartiment sénescent alimenté à partir de celui des tissus matures, à partir d'un stade de croissance donné, paramétrable pour prendre en compte les conditions extérieures ainsi que la vitesse de sénescence. Toutefois, la disponibilité de données sur ce thème n'est pas absolument avérée et il conviendra d'intégrer ces mesures dans les expérimentations.

4.4.2.4 *Déplacement, allongement des entre-nœuds végétatifs.*

Le déplacement des génotypes dans un peuplement procède de la croissance latérale et horizontale des entre-nœuds végétatifs. Lorsque l'entre-nœud reste superficiel, il s'agit d'un stolon. Quand la croissance est souterraine, ces chaînes d'entre-nœuds forment des rhizomes. Au nœud ainsi éloigné de quelques centimètres se développe ensuite le bourgeon qui peut donner naissance à une talle, avec des racines, et donc la reconstitution d'un clone. Chez certaines espèces (comme la fétuque), ce processus permet en plusieurs années de coloniser un espace bien plus important que chez les espèces cespitueuses (comme le dactyle) et assure la propagation ou même la pérennité du génotype. Le terrain ainsi prospecté peut être colonisé plus efficacement. Ces nouvelles talles sont souvent vigoureuses et produisent des séries foliaires puissantes à croissance rapide, liée au diamètre de l'entre-nœud qui les porte. La production de ces rhizomes ou stolons, très variables selon les espèces et écotypes, est importante à prendre en compte dans les modèles qui visent à simuler la culture sur plusieurs années. Sampoux (2009) a démontré que parmi les espèces et sous-espèces de fétuques, il y a une corrélation entre la résistance à la sécheresse et cette morphogenèse particulière. C'est un phénomène très important dans la compétition entre les espèces parce qu'il conditionne le devenir de l'individu génétique en plaçant les talles dans des situations moins contraignantes. En conditions tempérées, la diminution du nombre d'individus du peuplement intervient dans les périodes de forte croissance car la compétition pour la lumière est le phénomène le plus décisif. Celle-ci fait intervenir en premier la capacité de l'individu à disposer le plus rapidement possible des feuilles à la lumière, soit en produisant des allongements plus rapides, soit en plaçant des bourgeons talles dans des espaces inoccupés de la végétation.

Le déclenchement de cette morphogenèse radicalement différente de celle qui organise l'axe végétatif de base répond à des signaux et des états internes de la plante encore mal compris (Lafarge et Durand 2010). La variabilité de la croissance foliaire a été examinée dans le détail. De façon beaucoup moins systématique, la morphogenèse des « distanceurs » comme les rhizomes ou les stolons a été bien moins fortement étudiée. S'agit-il d'un déclenchement ou bien

d'un processus relativement beaucoup plus lent que le développement de l'axe principal qui porte ces bourgeons? Existe-t-il des conditions énergétiques internes à la talle qui permettent la levée de l'inhibition et qui empêchent les bourgeons de se développer? Un signal est-il produit en réponse à des variables environnementales particulières? Comment la lumière, la température, la photopériode l'état hydrique sont-ils impliqués?

La difficulté de cette étude tient à ce que le phénomène observé, l'apparition de la talle, se dévoile probablement longtemps après qu'un tel signal, s'il peut être défini en tant que tel, se soit produit. Il est donc difficile de relier empiriquement une variation de l'environnement à ce phénomène. Il en est de même pour les états physiologiques internes. Les rares travaux indiquent nettement que le rapport entre le niveau d'énergie dont dispose la plante et son état de nutrition azotée serait une des clefs (Lafarge et Durand, 2010). En effet, on a observé plus d'émissions de ce type d'organes dans les situations de relative carence en azote. La logique est certes facile à voir : en cas de déficit local en azote, la plante émet un stolon (ou un rhizome) qui se chargera, à peu de frais en carbone et azote, d'éloigner et de placer un nouveau point végétatif dans une zone mieux pourvue en azote et disposant de lumière, là où cessera donc la prolifération de ces structures et où seront mises en places les talles racinées qui exploiteront la nouvelle ressource locale jusqu'à un nouvel épuisement. Ce scénario pourrait être mis en équations en faisant dépendre le démarrage d'un stolon ou d'un rhizome (selon le génotype ou l'espèce) de l'état de nutrition azotée.

Un programme d'étude impliquera donc une dissection de l'évènement dans ses phases successives aussi détaillée que nécessaire à l'échelle anatomique afin de résoudre au mieux la relation entre les conditions et le démarrage. On appliquera la démarche utilisée pour mettre en évidence les coordinations entre les phases de croissance de la feuille sur la série foliaire (Durand *et al.* 1999). En outre, on utilisera la variabilité génétique pour la formation des entrenœuds horizontaux et qui s'exprime pleinement sur un même site (Sampouxet Huyghe, 2009). Les corrélations entre diverses phases et états de la plante et l'émission de rhizomes ou stolons seront établies.

Enfin un modèle de déclenchement et de croissance de ces stolons ou rhizomes sera bâti et intégré à un modèle de morphogenèse des graminées, par exemple sur la base de celui développé à l'initiative de recherche de Lusignan (L-Grass) ou bien à celui élaboré par Lafarge *et al.* (2005).

4.4.2.5 Floraison et démographie végétative des talles.

Intégrer la floraison dans les modèles de morphogenèse est important à plusieurs titres. Tout d'abord, il s'agit de l'une des causes principales de disparition des talles puisque la floraison arrête la production des feuilles et signe donc la fin de la croissance végétative, en l'absence de toute sénescence liée à l'ombrage ou à un autre déficit de ressources⁷ (Fig. 19).

⁷Deux autres raisons demandent à intégrer la floraison dans le modèle de démographie de talles envisagé. Tout d'abord, il a été observé que la vitesse d'allongement des feuilles, pour une température donnée, augmente fortement sur les talles induites à la floraison. En d'autres termes, la loi réponse de la vitesse d'allongement des feuilles à la température change. Et ensuite, la floraison est

Il existe de nombreux modèles semi empiriques permettant de rendre compte des variations de taux de floraison en fonction du milieu. En particulier, les effets de la température (les besoins en froid puis la vitesse de mise à fleur) et la photopériode sont depuis longtemps intégrés dans les modèles de production de céréales. Il ne semble pas utile de développer un programme spécifique aux graminées fourragères, les processus de mise à fleur suivant chez ces toutes espèces un système très semblable d'un type à l'autre, les graminées fourragères étant sensibles à la vernalisation et à la durée du jour (Gillet 1980). La première étape consiste donc à intégrer les modèles de floraison des céréales avec les paramètres appropriés. L'originalité de cette démarche tiendra à ce qu'il conviendra d'emblée d'intégrer la variabilité génétique qui est très large. On sait par exemple qu'au sein de l'espèce dactyle par exemple, la différence de date d'épiaison entre des individus issus de populations méditerranéennes ou tempérées peut aller jusqu'à plus de 100 jours (Ghesquière *et al.* 2014). Cela conditionne fortement la proportion de talles qui sont éliminées de la population active pour la reproduction des individus et interagit fortement avec les capacités de la population de se maintenir ou non selon la période de la saison où se produit cette diminution, selon que la croissance est ralentie en fin d'hiver ou forte en milieu de printemps. *A fortiori* la constitution de mélanges de populations doit prendre cette variabilité en compte. Enfin, cette variabilité est justement susceptible d'évoluer en fonction des conditions. La reconstitution d'un peuplement de talles végétatives à partir du moment de la mise à fleur dépend fortement des conditions dans lesquelles s'opèrent ces transformations. L'évolutivité des populations de dactyle a été mise en évidence très nettement au cours de l'une de nos expérimentations (Poirier *et al.* 2013). Plus l'intensité de la sécheresse estivale (mesurée par le déficit climatique P-ET° du printemps et de l'été) était élevée, plus les individus à floraison tardive ont été éliminés du peuplement (Ghesquière *et al.* 2014). On fait l'hypothèse que les plantes mises à fleur tardivement n'ont pas le temps de reconstituer des talles végétatives portant des racines avant le développement de la sécheresse. De sorte que non seulement disparaissent les talles mises à fleurs mais encore leurs filles qui se dessèchent irrémédiablement au milieu de l'été, faute d'avoir pu mettre en place des systèmes racinaires suffisamment profonds. Irriguée, une telle prairie pourrait au contraire conserver les individus à floraison tardive. D'autres hypothèses peuvent compléter cette première approche. En particulier, on peut supposer que les conditions hydriques elles-mêmes influencent la floraison. Il est souvent rapporté en effet que le déficit hydrique accélère la production des fleurs mais il a été aussi démontré que c'est le réchauffement du couvert végétal du fait de la réduction de la transpiration qui porte la responsabilité de cette accélération. Indépendamment de ces effets thermiques, il est aussi possible que l'accumulation de sucres liée à une chute de leur utilisation par la morphogenèse déclenche des réorientations de la production des méristèmes apicaux. Dans la mesure où l'on s'intéresse essentiellement à la variabilité génétique et à la façon dont elle s'exprime au cours de l'exploitation, c'est donc davantage la variabilité telle qu'elle s'exprime au printemps que l'on étudiera et donc en conditions hydriques non limitantes. La démarche consistera à rechercher chez des espèces

évidemment une phase cruciale de la formation de la génération suivante, phase qui doit être bien prise en compte dans un projet d'écophysologie des populations.

différentes des gammes de phénologies suffisamment larges dans des écotypes par ailleurs les plus semblables possibles par rapport aux autres caractères de production notamment ceux relatifs à la mise en place de l'appareil végétatif. L'utilisation de croisements entre populations de phénologies contrastées permettra d'explorer complètement et le plus continument possible cette gamme de précocité de floraison pour tester des modèles quantitatifs de variation de nombre de talles en fin de période sèche et au cours des années d'exploitation. Dans une seconde étape, la question de la production de fleur au cours des saisons suivant le printemps sera aussi abordée. Lorsqu'une talle est mise à fleur, les talles filles sont toutes induites également au même moment chez certaines espèces, tandis que cette transmission est beaucoup plus restreinte chez d'autres (Lafarge et Durand, 2011.)

4.4.3 Dynamique génétique d'une population en peuplement dense subissant un déficit hydrique (projet de thèse N°3).

4.4.3.1 Objectifs.

4.4.3.1.1 Simuler l'évolution de la production pour rationaliser les assemblages de variétés.

On a vu que l'évolution d'une population au champ et soumises aux variations des conditions climatiques peut-être rapide et affecter fortement la composition génétique de la communauté végétale. C'est encore vrai dans les prairies semées constituées de plusieurs espèces. Or, la stabilité et la qualité de la production dépendent de cette composition. Bien entendu, cette composition dépend de ce qui a été semé mais change rapidement en abondance relative sinon en nombre d'espèces présentes. C'est ce changement qu'il faudrait connaître pour préciser d'une part les règles d'assemblage d'espèces mais surtout la composition variétale de ces espèces. A terme, nous souhaitons en avoir une évaluation sur une durée de 3 à 6 ans afin de mieux assurer la pérennité de ces prairies semées.

4.4.3.1.2 Contribuer à de nouveaux modes d'amélioration génétique des variétés.

Outre la simulation de cette évolution, pour une meilleure gestion ou un assemblage raisonné de variétés performantes en mélange, nous souhaitons aussi prévoir, à partir de la distribution initiale de caractères génétiques données, la distribution que l'on observe dans la population issue de la reproduction des plantes à la génération suivante. Cette connaissance est nécessaire pour évaluer la capacité des dispositifs de sélection en peuplement à aider à l'amélioration génétique des variétés.

Aujourd'hui, et dans une situation générale où les caractères d'intérêts sont ici quantitatifs, mettant de nombreux loci, la sélection la plus efficace est récurrente et se fait sur les individus qui ont servi à constituer la génération testée en peuplement. La reproduction sexuée intervient donc dans le schéma de sélection dans des polycross où les conditions de productions cibles ne s'exercent pas nécessairement. Les conditions d'obtention d'un fourrage de bonne qualité visent le plus souvent précisément à éviter la phase de reproduction sexuée en fauchant le couvert à temps pour supprimer les épis et bien avant la maturation des grains. Toutefois, on pourrait s'intéresser aux conditions de reproduction dans les polycross qui assurent la recombinaison

« aléatoire » entre les allèles d'individus choisis non pour leurs propriétés connues *a priori* mais pour leur aptitude à recombinaison et à produire avec d'autres une population dont la production est améliorée. Être en mesure de simuler à l'avance la distribution allélique ou bien les propriétés d'une population issue de la recombinaison d'individus aux caractères génétiques connus pourrait permettre d'optimiser le processus de sélection, ne serait-ce que par l'orientation vers le choix initial des individus de départ qui à ce jour sont choisis au hasard au sein de diverses populations⁸. Les processus de sélections intervenant dans la constitution des populations testées pourraient ainsi être précisés.

Dans un tout autre contexte de sélection, cette capacité de simulation du passage à la génération $n+1$ permettrait de mieux maîtriser une sélection en gestion dynamique de la population d'origine, en utilisant la sélection opérée au cours de la vie de la population ou de la prairie en phase de production. Si l'on pouvait relier la constitution allélique et mieux encore, la répartition des valeurs des caractères écophysologiques d'intérêt entre les individus au cours de l'exploitation, puis la répartition de ses allèles dans les graines produites durant une phase de reproduction de cette prairies (conduite alors pour récolter les semences sur la parcelle d'exploitation elle-même) on pourrait mieux orienter et créer les conditions optimales de production permettant une sélection plus efficace. Cette pratique, qui est celle de la sélection participative classique, est certes moins efficace (et même théoriquement environ deux fois moins efficace) en terme de progrès génétique d'une génération à l'autre lorsque les conditions de production sont bonnes. Ceci tend à maximiser les niveaux de production de chaque variété pour le mélange. Mais dès que la condition de la durée de la prairie complexe repose en partie sur des contre-performances à certains moments des unes pour mieux valoriser les performances des autres, il pourrait être intéressant d'accompagner un certain travail de sélection *in situ*.

4.4.3.2 Cahier des charges du modèle à construire.

Dans un premier temps, nous considérons une surface homogène d'une prairie constituée d'un mélange de 3 espèces de graminées, initialement réparties au hasard et fertilisée avec de l'engrais minéral. Le modèle permettant ce calcul qui se présente donc de façon naturelle est de type *individu centré* tel qu'il en existe déjà (Lafarge *et al* 2005). Il prend en compte les contraintes climatiques et minérales. Sur ce dernier point, il convient d'explicitier pour chaque individu l'absorption d'énergie solaire, et le prélèvement par les racines de l'eau et de l'azote. Les variables d'entrée d'un tel modèle sont donc le profil de sol (texture essentiellement et propriété hydrodynamiques approchées par la capacité au champ et la limite de dessèchement de chaque horizon et le niveau initial de teneur en azote minéral) les conditions météorologiques au moins journalières et des caractéristiques génétiques attachées aux processus de production clef (fig. 2). Les conditions initiales du peuplement doivent aussi être décrites, ce qui comprend une distribution spatiale initiale de chaque individu de

⁸ Issus de graines, les individus d'un polycross n'ont pu être évalués avant leur choix. C'est la population d'origine ou bien au mieux la plante sur laquelle se sont formés les grains qui sont choisies et le niveau de variabilité à ce niveau dépasse de loin les capacités de prédire les performances d'un génotype particulier en son sein. Sampoux, communication personnelle.

chaque espèce. Les variables de sortie sont la situation et le nombre de talles de chaque génotype ainsi que leur position et leur taille (*a minima*, surface foliaire et densité racinaire). Enfin, on cherchera à simuler l'impact d'une sécheresse intervenant au cours de la période de reproduction sur la distribution allélique dans les graines récoltées en fonction de la distribution allélique des talles initialement présentes et intervenant dans la reproduction.

4.5 Outils informatiques envisagés pour les modélisations.

Une première option consisterait à assembler les modèles développés sur graminées par Verdenal puis Migault sous la direction de A Escobar et D Combes et ceux qui seront produits par les travaux décrits dans les sections précédentes (4.4.1. et 4.4.2.). Les deux premiers modèles sont basés sur les L Systems qui présentent l'avantage de s'appuyer sur la notion de phytomère et intègrent dans leur algorithme même un mode de fonctionnement itératif très proche de celui du végétal (Pruzinkiewicz et Lindenmayer, 1990). Chaque phytomère est classiquement composé d'un apex, d'une feuille axillante, d'un entrenoeud et d'éléments de racine. Chacun de ces éléments est ensuite suivi en mettant à jour leur état décrit par des paramètres qui leur sont attachés. En outre, le bilan radiatif est calculé pour répartir le PAR absorbé par la végétation entre les différents individus (Verdenal 2009). De même des règles d'attribution de la ressource en eau s'appliquent horizon par horizon pour comparer la disponibilité en eau à la demande de chaque individu, elle-même liée à son PAR absorbé (Migault, 2015). Le modèle de synthèse envisagé ici pourrait donc lui aussi se baser sur une représentation explicite de chaque phytomère. On connaît une première difficulté importante concernant les capacités de calcul nécessaires vu le nombre de phénomènes à prendre en compte pour représenter les flux d'eau et la dynamique de la population de talles sur un m². A ce jour, même en comptant sur les progrès toujours rapides de la puissance de calcul des ordinateurs, une solution serait de construire le modèle de telle sorte que chaque individu génétique (représenté par une population clonale de talles) soit pris en charge par un processeur dans un système informatique à calculs parallèles.

Une autre difficulté se présente avec l'entrée en jeu de phénomènes qui au sein de la talle ne se déterminent plus au niveau du phytomère mais au niveau des zones de croissance, mature et en sénescence, qui sont des sous-parties des phytomères. Il est donc au moins nécessaire de conduire un calcul parallèle pour la circulation de l'eau entre les parties des feuilles de chaque talle. Il en est de même pour l'absorption et la circulation de l'azote dans la plante pour laquelle les unités morphologiques sont moins les phytomères que certains de leurs compartiments.

Une deuxième option pourrait « partir » du modèle qui actuellement prend en compte le plus de phénomènes parmi ceux qui décrivent la dynamique de talles (figure 19) en réaction aux limitations en lumière eau et azote (Lafarge *et al.* 2005). Mais dans sa forme actuelle ce modèle n'intègre pas la talle comme une série foliaire dont la croissance en surface de chaque feuille est simulée. La réponse au déficit hydrique est en outre entièrement représentée à travers la fourniture plus ou moins complète de l'azote par rapport à une demande par talle. Ces limitations rendent l'utilisation de ce modèle par conséquent moins pertinente pour intégrer les acquis des précédents chapitres.

Cependant, il pourrait être amélioré et prendre en compte certaines fonctions manquantes pour ce qui est de la circulation de l'eau dans le système sol – plante – atmosphère, au moins comme simulateur alternatif à utiliser en parallèle sur les mêmes données pour préciser la sensibilité de l'évolution génétique à certains processus (Lafarge et Durand, 2012).

Enfin une troisième option serait de réduire le niveau de détail de la description du m² de prairie à une simulation de la distribution statistique des valeurs individuelles des variables descriptives des talles. Une approche de ce type a été utilisée avec une élégance particulière pour décrire la mortalité des talles de graminées en réponse à des sécheresses intenses (Ruget *et al.* 2009). Sur un peuplement soumis à une sécheresse intense, sans pluies durant plusieurs mois et sous une ET° très élevée, comme il arrive dans les zones méditerranéennes, un certain nombre d'individus finissent par mourir. Volaire *et al.* (1998) ont montré que la variable qui semble contrôler ces disparitions est le rapport entre la transpiration de la talle et sa transpiration potentielle, définie par le rayonnement, l'humidité et la température de l'air. Si ce ratio descend sous un seuil, qui s'est avéré de moins de 5% pour le dactyle, la talle ne survit pas. Ainsi, supposant une distribution log normale de ce ratio entre les différents individus du couvert, les auteurs ont pu faire évoluer cette distribution à partir d'une situation initiale, en mettant à jour ce ratio chaque jour. En effet, la somme des transpirations des talles est égale à l'ETR et le ratio moyen est donc le rapport entre cette somme et l'ET° du jour. Connaissant d'une part cette valeur moyenne et le nombre de talles à une date donnée, il reste seulement à identifier un paramètre pour obtenir une distribution complète et donc à simuler une évolution réaliste de la mortalité. Dans ce type d'approche, le nombre de talles est une variable de compartiment, les flux entrants et sortants de ce compartiment dépendent du nombre de talles, et l'état de la plante est défini à l'échelle de la population entière. On peut reproduire ce type d'approche pour d'autres contraintes contrôlant par exemple la disparition des talles en cas de compétition pour le rayonnement ou bien le nombre de plantes induites à la floraison d'une date à l'autre par exemple.

Le choix de modélisation pour chacun des trois sujets précédemment décrits (architecture hydraulique et réponse à la sécheresse, démographie des talles et simulation de l'évolution génétique) est donc à réfléchir en fonction des objectifs propres des projets.

4.6 Bases de données expérimentales.

Ces travaux s'appuieront tous nécessairement sur des données expérimentales dont la plupart est publiée et d'autres en cours d'acquisition. Ainsi, l'intégration de la contrainte hydrique dans la production de talles et la mortalité liée à la floraison devrait pouvoir être représentée à partir, soit des modèles évoqués dans les points 4.4.1 et 4.4.2, soit dans des modèles de céréales prenant en compte les phénomènes d'absorption d'eau et d'azote, toutes ces représentations s'appuyant sur des données bien établies (Cf in Lafarge et Durand 2010). Pour autant, certains thèmes restent très peu explorés. Il en est ainsi du déplacement des talles au cours de leur croissance, et singulièrement par l'allongement de certains entre-nœuds. Les expériences sur la réponse de la mise en place de stolons et de rhizomes envisagées dans la section 4.4.2 seront

donc indispensables, tant à l'identification des paramètres qu'à la validation des modèles. Comme ces processus interviennent généralement à des stades avancés du développement des plantes, et en tout état de cause, rarement à l'issue de la première année, il faudra envisager des dispositifs expérimentaux d'assez longue durée (environ trois ans au moins). En outre, il semble nécessaire d'envisager une surface de terrain suffisamment vaste pour que s'exprime sans restriction le potentiel d'allongement de ces entre-nœuds (de l'ordre de la dizaine de centimètres). Nous envisageons donc un dispositif en pleine terre avec un système efficace d'abris à pluie (serre en pleine terre ou bien serre roulante). Parallèlement une campagne d'observation sera entreprise sur des essais en cours pour relever les talles croissant à une distance éloignée de leur talle d'origine.

La simulation de l'évolution d'une prairie implique une collaboration avec les généticiens que cette question mobilise. Il s'agit d'une part de travailler avec les collègues qui envisagent le suivi de populations au champ, soit au titre de la gestion des ressources génétiques *in situ* ou bien de la gestion dynamique d'une ressource domestiquée. Il s'agit d'autre part, de se rapprocher des généticiens impliqués dans des programmes de sélection, soit pour préciser la formation des fréquences d'allèles et son impact sur l'héritabilité des caractères, soit pour simuler la distribution d'allèles dans une population récoltée après plusieurs cycles soumis à une contrainte pour laquelle nous cherchons une amélioration et une sélection *in situ*. Dans tous les cas, les expériences en cours engagées dans ces programmes lourds au plan expérimental (tant pour le nombre de plantes impliquées que pour les méthodes d'identification des marqueurs génomiques) seront nécessairement aussi celles de ces collègues.

4.6.1 *Quelles espèces et populations ?*

Il découle de la dernière observation et de la situation des laboratoires de Lusignan que pour profiter au mieux des connaissances en génétique, les trois espèces envisagées sont d'une part, le dactyle et la fétuque, et d'autre part, des hybrides de fétuque élevée et de ray-grass (essentiellement *Lolium multiflorum*). D'après les premières analyses de la réponse des mélanges à divers niveaux de déficit hydrique climatique, il semble que la vitesse de ramification, la phénologie et la profondeur d'extraction d'eau soient les trois caractères les plus importants à considérer. Nous chercherons donc à explorer la gamme de variation des paramètres liés à ces caractères et à organiser les simulations en croisant les variations autour des valeurs centrales des caractères les plus importants. Pour les hiérarchiser entre eux, il conviendra de conduire une étude de sensibilité préalable et de les comparer aux connaissances sur les variétés existantes lorsqu'elles existent. *A priori*, on peut penser que le choix de plantes issues de variétés méditerranéennes et tempérées, connues pour différer quant à leurs morphologies et surtout leur phénologie, permettrait une exploration efficace de la diversité.

4.6.2 *Quels scénarii de sécheresse considérer ?*

Les conditions hydriques estivales varient fortement d'une année à l'autre. Il convient de prendre en compte les situations de sécheresse précoce, d'été sec et de reprise automnale en conditions sèches. Ces trois situations, ainsi grossièrement définies, peuvent s'enchaîner ou non dans des combinaisons de

durée et d'intensités largement aléatoires. L'intensité du déficit ou de dégradation de l'état hydrique instantané est donc insuffisante pour définir la sécheresse en général. Il est nécessaire de considérer la période qui peut se présenter dans un intervalle de temps encadrant largement les 3 mois d'été. Les conséquences sur les niveaux de production par repousse, par année et leurs impacts sur la pérennité sont en effets très différents selon les périodes de ce point de vue. En outre, la phase d'implantation de la végétation est cruciale. En effet, la sécheresse réduisant fortement la croissance des racines, son effet sur la réserve utile dépend de la profondeur d'enracinement de la prairie. Manipuler sur plusieurs années ces conditions hydriques demande, d'une part, des expérimentations permettant de mesurer l'effet instantané de déficits hydriques contrôlés à divers stades de développement de la prairie et d'autre part, des expérimentations de longue durée sur différents sites. Des expérimentations seront conduites avec des spécialistes des conditions méditerranéennes. (Poirier *et al.* 2012.)

Pour finir, il faudra nécessairement caractériser les phases intermédiaires entre les sécheresses et notamment celles durant lesquelles la densité de la végétation est la plus forte (printemps). Une très forte mortalité de talles récemment émergées se manifeste en effet dans ces conditions, en plus de celle liée à la floraison. Ce phénomène est porteur d'une forte capacité de sélection, ainsi que l'ont montré de récentes expériences sur des *festulolium* conduites sur plusieurs années (Ghesquière *et al.* 2015).



LesPerches. Prairie semée dans la Creuse.

5 Conclusions

Notre contribution aux progrès réalisés en 30 ans sur la compréhension des effets de la sécheresse sur la productivité des peuplements de graminées pérennes et sur le fonctionnement de ces espèces a principalement concerné la morphogenèse aérienne, et plus spécialement la croissance des feuilles. Pour cela, nous nous sommes intéressés à l'organisation de la zone de croissance des feuilles, tant dans son fonctionnement comme producteur de tissus foliaires, que comme dans l'organisation de la circulation de l'eau. Nous avons montré les conséquences immédiates de cette architecture hydraulique sur la réponse de la plante au déficit hydrique du sol. La démonstration de l'existence d'un potentiel de croissance de l'ordre de 0.3 MPa dans la zone de croissance a été l'une des plus importantes contributions selon nous à ces progrès. D'abord quantifié par déduction dans des expériences en conditions contrôlées et au champ au cours de la thèse de Bertrand Onillon, la véritable preuve d'un tel gradient entre le protoxylème et les tissus en croissance n'a été apportée que dans la thèse de Pierre Martre. Avec la constatation d'une telle différence de potentiel entre les tissus conducteurs et les tissus environnant, et la mesure de différences encore plus importantes entre le xylème et les tissus mésophylliens dans les limbes exposés au rayonnement, on mettait en évidence l'importance des résistances radiales au flux d'eau, aux limites que ces dernières étaient susceptibles de mettre à la vitesse de croissance. Parallèlement, le modèle de formation des feuilles sur la talle, avec les coordinations décrites par d'autres auteurs et confirmées dans le cadre de nos propres expériences, permet de comprendre comment la morphologie de la plante évolue avec l'âge, se modifie sous l'action des coupes d'intensité et de rythme variables et comment la sécheresse module ces effets. La combinaison de ces modèles d'architecture hydraulique, d'une part, de mise en place des zones de croissance de feuilles successives, d'autre part, se présente donc comme un débouché naturel de ces approches.

Afin de comprendre la réaction des plantes aux champs, nous avons été conduits à mieux analyser les relations entre l'alimentation en azote et l'alimentation en eau. Nous avons montré ainsi comment la première dépend de la seconde. En premier lieu, nous avons indiqué que les horizons où était extraite l'eau se distinguaient parfois de ceux où se situaient les réserves d'azote minéral du sol. Nous avons pour la première fois montré comment l'indice de nutrition azoté moyen d'un peuplement dépendait directement du flux d'azote à la racine dans la même période. En second lieu, nous avons aussi pu montrer au cours de la thèse de Victoria Gonzalez Dugo que même si les flux d'azote à la racine pouvaient satisfaire la demande des parties aériennes, l'état de nutrition azoté tel que mesurés par le niveau de satisfaction des besoins des feuilles en azote était chez certaines espèces sensibles à l'état hydrique de la zone où se situait l'azote.

Nous avons donc conclu que le phénomène important pour expliquer la variation de la réaction des plantes à la contrainte hydrique était donc la répartition des extractions d'eau entre les différents horizons du sol. C'est pourquoi nous avons mis au point des méthodes de mesures sur les plantes permettant d'évaluer et comparer entre elles les profondeurs d'extraction d'eau chez un grand nombre de géotypes dans le cadre de programmes de sélections

conduits par Marc Ghesquière. L'apport de la chimie isotopique de l'eau utilisée à cette fin en collaboration avec Thierry Bariaca montré que l'on pouvait étudier ainsi de telles variations génétiques chez des graminées en peuplement dense ou en pépinière.

Nous voulons maintenant associer de façon explicite la simulation de différents processus :

- la mise en place de l'architecture hydraulique en relation avec la circulation de l'eau entre le sol et les feuilles,
- le tallage et la formation d'espaceurs comme les rhizomes ou les stolons,
- la sénescence liée à la floraison ou à la compétition pour la lumière entre les plantes,
- la dynamique génétique qui résulte de ces dynamiques morphogénétiques.

Il n'est pas possible à ce stade de décrire la forme exacte que pourrait prendre un modèle de simulation permettant de rendre compte de ces évolutions : un modèle où chaque élément (talle ou élément dynamique de feuille) est représenté avec tout le détail des structurations clonale et spatiale des plantes dans le peuplement, ou bien une approche décrivant les populations par leur moyenne et écart type de variables décrivant leurs dimensions et leurs propriétés (états hydriques, états de nutrition azotée, positions dans le couvert, dans le sol etc...) pour ainsi simuler l'évolution du couvert dans sa complexité spatiale et génétique. Il s'agira en tous cas d'un programme permettant de franchir une nouvelle étape dans l'élaboration d'une véritable écophysiologie des populations.



6 Bibliographie

AFPF. 2014. Préconisations agronomiques pour les mélanges de semences pour prairies en France. Versailles. 6p.

Austin R.B., Ford M.A., Morgan C.L., 1989. Genetic improvement in the yield of winter wheat: a further evaluation. *The Journal of Agricultural Science* 112, 295-301.

Austin P. T., Hall A. J., Gandar P. W., Warrington I. J., Fulton T. A., Halligan E. A., 1999. A compartment model of the effect of early-season temperatures on potential size and growth of 'Delicious' apple fruits. *Annals of Botany* 83, 129-143.

Bariac, T., Gonzalez-Dunia, J., Katerji, N., Bethenod, O., Bertolini, J. M., & Mariotti, A. (1994). Spatial variation of the isotopic composition of water (^{18}O , ^2H) in the soil-plant-atmosphere system, 2. Assessment under field conditions. *Chemical Geology* 115, 317-333.

Barillot R, Frak E, Combes D, Durand JL; Escobar Gutierrez A, 2010. What determines the complex kinetics of stomatal conductance under blueless PAR in *Festuca arundinacea*? Subsequent effects on leaf transpiration. *Journal of Experimental Botany*. 61, 2795-2806.

Bélanger G., Gastal F., Warembourg F.R., 1994. Carbon Balance of Tall Fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.): Effects of Nitrogen Fertilization and the Growing Season. *Annals of Botany* 74, 653-659.

Boyer J.S., 1970. Leaf Enlargement and Metabolic Rates in Corn, Soybean, and Sunflower at Various Leaf Water Potentials. *Plant Physiology* 46, 233-235.

Bryant R.H., Hodgson J., Mattew C., 2015. Growth strategy of rhizomatous and non-rhizomatous tall fescue genotypes in response to defoliation. *Agriculture* 5, in press.

Bustarret J., 1944. Variétés et variations. *Annales Agronomiques* 14, 336-362.

Caldeira C. F., Bosio M., Parent B., Jeanguenin L., Chaumont F., Tardieu F., 2014. A hydraulic model is compatible with rapid changes in leaf elongation under fluctuating evaporative demand and soil water status. *Plant physiology* 164, 1718-1730.

Chazal P., Dumont R., 1954. La nécessaire révolution fourragère et l'expérience lyonnaise. *Journal de la France agricole*, Paris, 150 p.

Cosgrove D. J., 1993. Water uptake by growing cells: an assessment of the controlling roles of wall relaxation, solute uptake, and hydraulic conductance. *International Journal of Plant Sciences*, 10-21.

Coutand, C., Moulia B., Durand JL., 1997. "Plant Biomechanics, 1997, II" eds G. Jeronimidis & J.F.V. Vincent. The University of Reading Pub., Reading pp. 29-30.

Darwin C., 1859. *The origin of species*. Modern library Paperback Edition (1998).

Davies A., Thomas H., 1983. Rates of leaf and tiller production in young spaced perennial ryegrass plants in relation to soil temperature and solar radiation. *Annals of Botany* 51, 591-597.

De Swaef T, Coussement J, Lootens P, Steppe K, Roldán-Ruiz I. 2015 Organ Growth Symposium, Gent, Belgique. (poster)

Doussan C., Pagès L., Vercambre G., 1998. Modelling of the hydraulic architecture of root systems: an integrated approach to water absorption—model description. *Annals of botany* 81, 213-223.

Durand J.L., 1987. Modélisation de la production de luzerne et alimentation hydrique. Thèse de Docteur-Ingénieur, INA-PG, 109p.

Durand J.L., Lemaire G., Gosse G., Chartier M., 1989. Analyse de la conversion de l'énergie solaire en matière sèche par un peuplement de luzerne (*Medicagosativa* L.) soumis à un déficit hydrique. *Agronomie* 9, 599-607.

Durand J.L., Varlet-Grancher C., Lemaire G., Gastal F., Moulia B., 1991. Carbon partitioning in forage crops. *ActaBiotheoretica* 39, 213-224.

Durand, J.L., Schnyder, H., Vianden, H., Schaefele, R., 1995. Sécheresse, discrimination du ^{13}C et répartition des assimilats après la coupe chez *Loliumperenne*. In Utilisation des isotopes stables pour l'étude du fonctionnement des plantes. INRA. Colloques de l'INRA 70, 123-132.

Durand J.L., Onillon B., Schnyder H., Rademacher I., 1995. Drought effects on cellular and spatial parameters of leaf growth in tall fescue. *Journal of Experimental Botany* 46, 1147-1155.

Durand J.L., Gautier H., Castell J.F., Drouet J.L., 1995 b. Eau, carbone, azote et zones de croissance. Actes de l'Ecole Chercheurs INRA en Bioclimatologie, Le Croisic (France), INRA-Editions, Paris, 03 - 07 avril 95, Tome 1- De la plante au couvert végétal, 97-216.

Durand J.L., Gastal F., Etchebest S., Bonnet A.C., Ghesquiere M., 1997. Interspecific variability of plant water status and leaf morphogenesis in temperate forage grasses under summer water deficit. *European Journal of Agronomy* 7, 99-107.

Durand J.L., Schaefele R., GastalF., 1999. Grass leaf elongation rate as a function of developmental stage and temperature : morphological analysis and modelling. *Annals of Botany* 83, 577-588.

Durand J.L., GastalF., Schaefele R., 2000. Dynamic modelling of leaf length for investigating the response of feeding value of grass swards to cutting height, cutting frequency and temperature. In "Grass Farming - Balancing environmental and economic demands". Proceeding of the 18th General Meeting of the European Grassland Federation, Soegaard K., Ohlson C., Sehested J., Hutchings N.J. and Kristensen T. (Eds), Aalborg (Danemark), Grassland Science in Europe, 22 - 25 mai 2000, 5, 182-184.

Durand J.L., Ghesquière M., 2002. Root biomass changes in tall fescue and Italian ryegrass swards under two irrigation regimes. In Durand, J. L., Ghesquière, M., Emile, J. C., Huyghe, C., &Lemaire, G. (eds) Multi-function grasslands: quality forages, animal products and landscapes. Proceedings of the

19th General Meeting of the European Grassland Federation, La Rochelle, France, 27-30 May 2002. 292-293.

Durand JL , Gary C, Brisson N, BariacT, Doussan C, Picon CochardC, Gonzalez DugoV, CeletteF, Richard P, VauclinM , Braud I., 2005. Couplage de l'eau et de l'azote dans les peuplements cultivés. 1er Colloque de restitution ECCO. 5-6 décembre 2005. Toulouse.

Durand J.L., BariacT., GhesquièreM., Biron P., Richard P., Humphreys M., ZwierzykowskiZ., 2007. Ranking of the depth of water extraction by individual grass plants, using natural ¹⁸⁰ isotope abundance. *Environmental and Experimental Botany* 60, 137-144.

récolte.

Durand, J. L., Bariac, T., Rothfuss, Y., Richard, P., Biron, P., Gastal, F. 2010. Investigating the competition for water and the depth of water extraction in multispecies grasslands using ¹⁸⁰ natural abundance. In *Sustainable use of Genetic Diversity in Forage and Turf Breeding*. Springer Netherlands. 205-209

Durand JL, GonzalezDugo V, Gastal, F, 2009. How much do water deficits alter the nitrogen nutrition status of forage crops ? *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 88, 231-243.

Durand J.L., Bernard F., Lardy R., Graux I. (2010) changement climatique et prairies: l'essentiel des impacts. in Brisson et Levraud (ed) livre vert du projet climator. changement climatique, agriculture et foret en france : simulations d'impacts sur les principales especes. Ademe et Inra. 181-190.

Errecart, PM, Agnusdei, MG, Lattanzi, FA, Marino, MA, Berone, GD. 2013. Critical N concentration declines with soil water availability in tall fescue. *Crop Science* 54, 318-330.

F.A.O (1998) Crop evapotranspiration - Guidelines for computing crop water requirements *FAO Irrigation and drainage Papers 56*.

Gastal F., Durand J.L., 2000. Effects of nitrogen and water supply on N and C fluxes and partitioning in defoliated swards. In "Grassland ecophysiology and grazing ecology", G. Lemaire, J. Hodgson, A. de Moraes, P.C. de F. Carvalho and C. Nabinger (Eds.), CABI Publishing, Oxon (G.B.), 15-39.

Gastal F., Lemaire G, Durand J.L., Louarn G., 2014. Quantifying crop responses to nitrogen and avenues to improve nitrogen-use efficiency. In: Sadras VO, Calderini D (eds)./Crop physiology – Applications for genetic improvement and agronomy (2nd Edition)/. Academic Press, Elsevier, 161-206.

Ghashghay J., Saugier B., 1989. Effects of nitrogen deficiency on leaf photosynthetic response of tall fescue to water deficit. *Plant Cell & Environment* 12, 261-271.

Ghesquière M., Barre P., Durand JL., Litrico I., Sampoux JP, Mournet P., Volaire F. 2013. Genetic response to climate scenarios within *Dactylis* and *Festuca* of temperate vs Mediterranean origin. *Eucarpia Meeting*. Serbia. (presentation orale)

Gillet M, 1980. Les graminées fourragères. Application à la culture de l'herbe. Gauthiers-Villars. 228p.

Gillet M., Lemaire G., Gosse G., 1984. Essai d'élaboration d'un schéma global de la croissance des graminées fourragères., *Agronomie* 4, 75-82.

González Dugo V, Durand JL, Gastal F, PiconCochard C, 2005. Short term response of the nitrogen nutrition status of tall fescue and Italian ryegrass swards under water deficits. *Australian Journal of Agricultural Research* 56, 1269-1276.

Gonzalez Dugo Maria Victoria 2006. Effet du déficit hydrique sur l'état de nutrition azotée chez les graminées fourragères. Thèse de docteur de l'Université de Poitiers. 179 p. 90.

Gonzalez-Dugo V, Durand J.L. Gastal F., Barriac T., Poincheval J., 2012. Restricted root-to-shoot translocation and decreased sink size are responsible for limited nitrogen uptake in three grass species under water deficit. *Experimental and Environmental Botany* 75, 258-267.

Hanssens, J, De Swaef, T, Wittemans, L, Goen, K, Marien, H, Desmedt, J & Steppe, K 2012, 'Model-assisted analysis of elevated temperature and vapour pressure deficit effects on tomato stem and fruit water balance'. in *IV International symposium on models for plant growth, environmental control and farm management in protected cultivation : HortiModel 2012*. *Acta Horticulturae*, vol. 957 37-44

Harper, J. L., 1977. Population biology of plants. Population biology of plants. Academic press. 892 p.

Hazard L., Ghesquière M., Barraux C., 1996. Genetic variability for leaf development in perennial ryegrass populations. *Canadian journal of plant science* 76, 113-118.

Hodgson J., Da Silva S., 2000. Sustainability of grazing systems: goals, concepts and methods. In *Grassland ecophysiology and grazing ecology*, G. Lemaire, J. Hodgson, A. de Moraes, P.C. de F. Carvalho and C. Nabinger (Eds.), CABI Publishing, Oxon (G.B.), 1-13.

Journet E. P., Bligny R., Douce R. 1986. Biochemical changes during sucrose deprivation in higher plant cells. *Journal of Biological Chemistry* 261, 3193-3199.

Lafarge M, Mazel C, Hill RC, 2005. A modelling of the tillering capable of reproducing the fine-scale horizontal heterogeneity of a pure grass sward and its dynamics. *Ecological Modelling* 183, 125-141.

Lafarge, M., Durand, J. L., 2010. Comment l'Herbe Pousse. Structures clonales et spatiales des graminées. *Quae*. 182 p.

Lemaire G., Lila M., Durand J.L., 1989. Effet de la sécheresse sur la valeur énergétique et azotée de la luzerne. *Agronomie* 9, 841-848.

Lockhart, J. A. 1965. An analysis of irreversible plant cell elongation. *Journal of theoretical biology* 8, 264-275.

Martre P., 1999. Architecture hydraulique d'une talle de fétuque élevée (*Festuca arundinacea* Schreb.). Implications pour les relations entre la transpiration et l'expansion foliaire. Thèse de Docteur de l'Université de Poitiers, 149 p.

Martre P., Cochard H., Durand J.L., 2000. Hydraulic architecture and water flow in growing grass tillers (*Festuca arundinacea* Schreb.). *Plant, Cell and Environment* 24, 65-76.

Martre P., Durand J.L., Cochard H., 2000. Changes in axial hydraulic conductivity along elongating leaf blades in relation to xylem maturation in tall fescue. *New Phytologist*, 146, 235-247.

Mary B, Beaudoin N, Justes E, Machet JM, 1999. Calculation of nitrogen mineralization and leaching in fallow soil using a simple dynamic model *Eur. J. Soil Sci.*, 50 549–566.

Migault V, 2015. Insertion de la morphogenèse racinaire dans L-grass, un modèle structure-fonction de graminées fourragères. Thèse de doctorat de l'Université de Poitiers .183 pages.

Monteith J.L., 1977. Climate and the efficiency of crop production in Britain. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London, B*, 281, 277–294.

Mosimann E, Charles JP, 1996. Conception des mélanges fourragers en Suisse. *Fourrages* 145, 17-31.

Mouliat B., Coutand C., Durand J.L., 1999. Bio-rheological analysis of an *in situ* creep test on linearly-growing organs (gramineous leaves). In "Plant Proteins and the mechanical properties of cell walls". Plant Protein Club, University of York (G.B.), Alicante (Espagne), 10-12 avril 99, 8-9.

Nelson C.J., 1999. Shoot morphological plasticity of grasses: leaf growth vs. tillering. In "Grassland ecophysiology and grazing ecology", G. Lemaire, J. Hodgson, A. de Moraes, P.C. de F. Carvalho and C. Nabinger (Eds.), CABI Publishing, Oxon (G.B.), 101-126.

Nonami H., Boyer J. S., 1993. Direct demonstration of a growth-induced water potential gradient. *Plant Physiology* 102, 13-19.

Onillon B., 1993. Effets d'une contrainte hydrique édaphique sur la croissance de la fétuque élevée soumise à différents niveaux de nutrition azotée. Etude à l'échelle foliaire et à celle du couvert végétal. Thèse de Docteur de l'Université de Poitiers, 122p.

Onillon B., Durand J.L., Gastal F., Tournebize R., 1995. Drought effects on growth and carbon partitioning in tall fescue sward grown at different rates of nitrogen fertilization. *European Journal of Agronomy* 4, 91-99.

Poirier M., Durand J. L., Volaire, F., 2012. Persistence and production of perennial grasses under water deficits and extreme temperatures: importance of intraspecific vs. interspecific variability. *Global Change Biology* 18, 3632-3646.

Prieto I., Violle C., Barre P., Durand J. L., Ghesquière M., Litrico I., 2015. Complementary effects of species and genetic diversity on productivity and stability of sown grasslands. *Nature Plants* 1. doi:10.1038/nplants.2015.33

Pruzinkiewicz P, Lindemayer A, 1990. The algorithmic beauty of plants. Springer. New York.

Richards R.A., Passioura J.B., 1989. A breeding program to reduce the diameter of the major xylem vessel in the seminal roots of wheat and its effect on grain yield in rain-fed environments. *Crop and Pasture Science* 40, 943-950)

Rotili, P., Gnocchi, G., Scotti, C. and Zannone, L., 1999. Some aspects of breeding methodology in alfalfa. In: Proc. of The Alfalfa Genome Conference, Madison, WI, USA, www.naaic.org/TAG/TAGpapers/rotili/rotili.html.

Ruget F., Satger S., Volaire F., &Lelièvre, F., 2009. Modeling Tiller Density, Growth, and Yield of Mediterranean Perennial Grasslands with STICS. *Crop Science* 49, 2379-2385).

Ruget F, Durand JL, Ripoche D, Graux AI, Bernard F, Lacroix B, Moreau JC, 2013. Impacts des changements climatiques sur les productions de fourrages (prairies, luzerne, maïs) : variabilité selon les régions et les saisons. *Fourrages* 214, 99-109.

Sampoux J.P., Huyghe C., 2009. Contribution of ploidy-level variation and adaptive trait diversity to the environmental distribution of taxa in the 'fine-leaved fescue' lineage (genus *Festuca*subg. *Festuca*). *Journal of Biogeography* 36, 1978-1993.

Sampoux J. P., Baudouin P., Bayle B., Béguier V., Bourdon P., Chosson J. F., Viguié A., 2011. Breeding perennial grasses for forage usage: An experimental assessment of trait changes in diploid perennial ryegrass (*Loliumperenne* L.) cultivars released in the last four decades. *Field Crops Research* 123, 117-129.

Schnyder H., Nelson C. J., 1987. Growth rates and carbohydrate fluxes within the elongation zone of tall fescue leaf blades. *Plant Physiology* 85, 548-553.

Sheehy J.E., Gastal F., Mitchell P.L., Durand J.L., Lemaire G., Woodward F.I., 1996. A nitrogen led model of grass growth. *Annals of Botany* 77, 165-177.

Skinner RH, Nelson CJ, 1995. Elongation of the grass leaf and its relationship to the phyllochron. *Crop Science*35,4-10.

Tabourel-Tayot, F., Gastal, F., 1998. MecaNical, a supply-demand model of carbon and nitrogen partitioning applied to defoliated grass. 1. Model description and analysis. *European Journal of Agronomy* 9, 223-241.

Tardieu F, Simonneau T, Parent B, 2015. Modelling the coordination of the controls of stomatal aperture, transpiration, leaf growth, and abscisic acid: update and extension of the Tardieu–Davies model. *Journal of Experimental Botany* 8, 2227-2237.

Till-Bottraud I, Wu L., Harding J., 1990. Rapid evolution of life history traits in populations of *Poaannua* L. *Journal of evolutionary Biology* 3, 205-224.

Tyree M.T. 1988. A dynamic model for water flow in a single tree: evidence that models must account for hydraulic architecture. *Tree Physiology* 4, 195-217.

Van Loo, E. N., 1992. Tillering, leaf expansion and growth of plants of two cultivars of perennial ryegrass grown using hydroponics at two water potentials. *Annals of Botany* 70, 511-518.

Varlet-Grancher, C., Bonhomme, R., Chartier, M., Artis, P., 1982 . Efficience de la conversion de l'énergie solaire par un couvert végétal. *Acta Oecologica Oecologia Plantarum*, 3, 3-26.

Verdenal A, 2009. Thèse pour l'obtention du grade de docteur de l'université de Poitiers. 190 p.

Volaire F, Thomas H and Lelièvre F., 1998. Survival and recovery of perennial forage grasses under prolonged Mediterranean drought. I. Growth, death, water relations and solute content in herbage and stubble. *New Phytologist* 140, 439-449.

Volenc J. J., Nelson C. J., 1981. Cell dynamics in leaf meristems of contrasting tall fescue genotypes. *Crop Science* 21, 381-385.

Volenc J. J., Nelson C. J., 1984. Carbohydrate metabolism in leaf meristems of tall fescue II. Relationship to leaf elongation rates modified by nitrogen fertilization. *Plant physiology* 74, 595-600.

Watson D.J., 1947. Comparative physiological studies on the growth of field crops. I. Variation in net assimilation rate and leaf area between species and varieties and between years. *Annals of Botany* 11, 41-76.

Woodward F. I., 1992). Predicting plant responses to global environmental change. *New Phytologist* 122, 239-251.