

Ecophysiologie de la réponse et de l'adaptation des plantes fourragères et prairiales au changement climatique

J.-L. Durand¹, J. Lorgeou², C. Picon-Cochard³, F. Volaire⁴

Température, précipitations et taux de CO₂ ont un impact important sur la physiologie des plantes fourragères. Leurs valeurs moyennes, leur variabilité (interannuelle et saisonnière) et la fréquence d'événements rares vont évoluer fortement au cours de ce siècle. Comment ces évolutions climatiques vont-elles affecter la production et la pérennité des espèces fourragères ?

RÉSUMÉ

Si l'accroissement de la température et du taux de CO₂ a un effet globalement positif sur la photosynthèse, la production fourragère et la fixation symbiotique, les sécheresses et, dans une moindre mesure, une fertilisation azotée limitante des graminées, pourraient annuler cette amélioration. Les interactions entre les différents effets sont analysés, selon le type de couvert (graminée / légumineuse, espèce annuelle ou pérenne, tempérée ou méditerranéenne, plante en C3 ou en C4 (maïs, sorgho...) ainsi que les phénomènes d'adaptation des espèces et populations aux différents types de climats. Dans le cas de températures estivales fréquemment >30°C et/ou de déficit hydrique avril-août >500 mm, la survie des populations d'espèces prairiales d'origine tempérée est compromise. Un changement de variétés cultivées est donc à anticiper, en poursuivant l'amélioration génétique des espèces.

SUMMARY

Ecophysiology of the response and adaptation strategy of forage and grassland plants to climate change

Climatic variables (average and variability) will be undergoing a significant change in the 21st century. What will be the impact on the physiology, production and perennity of forage species? Higher temperatures and increased CO₂ levels will have a globally positive effect on photosynthesis, production and symbiotic fixation, but droughts (as well as limited nitrogen supplies) could cancel this. The interactions between these different effects are analyzed, per type of cover (forage grass/legumes, annual and perennial species, temperate or Mediterranean, C3 and C4 plants (maize, sorghum)...) and the way in which species adapt to different types of climate. In extreme conditions (high summer temperatures and/or hydric deficit in April-August >500 mm), the survival of temperate grassland species is compromised. The genetic improvement of species must anticipate the change in cultivated varieties.

1. Changement climatique et contraintes subies par les plantes fourragères

Les **trois variables climatiques**, de natures très différentes, qui ont un impact important sur la production agricole sont la température, les précipitations et le taux de CO₂. Le taux de CO₂ atmosphérique pourrait quasiment doubler d'ici la fin du siècle, passant de 380 à 700 ppm. La température de l'air au voisinage du sol résulte d'un bilan d'énergie qui dépend d'une part de l'occupation de la surface continentale et d'autre part des propriétés de

l'atmosphère. Le réchauffement généralisé observé se traduit par de grandes variations géographiques. Pour la France, tout indique que la température annuelle moyenne qui a déjà augmenté de 1°C environ au siècle dernier pourrait augmenter de 2°C à 3°C d'ici 2050, selon les régions. Le nombre de jours de gel et les périodes de gel de plusieurs jours consécutifs devraient en parallèle se réduire considérablement. Quant à la pluviométrie, elle varierait beaucoup selon les saisons et les lieux, puisque la teneur en eau de l'air devrait augmenter nettement. La pluie est toutefois la variable dont les projections sont les plus

AUTEURS

1 : INRA, UR P3F, F-86600 Lusignan ; jean-louis.durand@lusignan.inra.fr

2 : ARVALIS Institut du Végétal

3 : INRA UREP, F-63100 Clermont Ferrand

4 : INRA-CEFE-CNRS, F-34293 Montpellier

MOTS CLÉS : Bilan hydrique, changement climatique, dioxyde de carbone, espèce fourragère, facteur climat, légumineuse, maïs fourrage, nutrition azotée, pérennité, physiologie végétale, prairie, sécheresse, sorgho fourrager, température.

KEY-WORDS : Carbon dioxide, climatic change, climatic factor, drought, forage maize, forage species, grassland, hydric balance, legume, nitrogen nutrition, persistency, plant physiology, sorghum, temperature.

RÉFÉRENCE DE L'ARTICLE : Durand J.-L., Lorgeou J., Picon-Cochard C., Volaire F. (2013) : "Ecophysiologie de la réponse et de l'adaptation des plantes fourragères et prairiales au changement climatique", *Fourrages*, 214, 111-118.

incertaines. Dans les régions océaniques françaises, la variabilité interannuelle des précipitations, déjà élevée (± 150 mm), pourrait s'accroître (± 200 mm) avec une diminution tendancielle des pluies estivales.

Outre l'effet de serre observé à l'échelle globale, la tendance observée sur la ressource hydrique, la température et le CO_2 induit en général des transformations d'autres variables abiotiques très importantes pour les plantes à l'échelle locale. La teneur en eau moyenne au voisinage de la couverture végétale continentale (phytosphère) dépend également des variations des températures et des précipitations. Globalement enfin, les variations de températures induisent un accroissement de l'évapotranspiration de référence (ET). Le bilan hydrique des précipitations et de l'évapotranspiration (P-ET) devrait donc fatalement se dégrader, surtout en été (cf. les conclusions du programme Climsec : SOUBEYROUX *et al.*, 2012), à peu près dans toutes les régions françaises au cours du siècle.

Une expérience récente de deux ans et demi, conduite à Montpellier et Lusignan sur des variétés tempérées et méditerranéennes de dactyle et de fétuque élevée (POIRIER *et al.*, 2012), a tenté de **relier la pérennité** à une large gamme de valeurs de **déficit hydrique et de vagues de chaleur estivales**. Dans cette expérimentation, la variable la plus explicative des effets des contraintes extrêmes a été le déficit cumulé sur la période durant laquelle les plantes ont consommé les réserves en eau du sol, et qui correspond approximativement aux quatre mois de mai à août. Sur des sols d'un mètre de profondeur avec une réserve hydrique utilisable totale de 150 mm environ, la mortalité des plantes a été sérieusement aggravée à partir d'un déficit hydrique de 500 mm. Les variétés tempérées ont été définitivement éliminées pour des déficits supérieurs à un peu moins de 600 mm. Les variétés méditerranéennes (mais non dormantes) ont présenté une capacité supérieure de récupération jusqu'à des déficits de près de 700 mm. Il s'agit là de déficits très prononcés si l'on s'intéresse aux moyennes annuelles de déficit sur 30 ans mais ils deviennent moins rares à moyen terme. Il est à noter que les extrêmes thermiques (plus de 5 jours à 40°C de moyenne) ont eu un impact essentiellement en augmentant la demande évaporative et donc en intensifiant la contrainte hydrique. Enfin, il est probable que cette expérience conduite à une teneur en CO_2 contemporaine (approximativement 380 ppm) a sur-estimé les dégâts que l'on peut projeter dans le futur avec un doublement du taux de gaz carbonique.

Les changements de température, d'humidité de l'air et de taux de CO_2 devraient avoir des impacts non négligeables sur l'**environnement biologique**. Les premiers effets attendus se situent au niveau des micro-organismes, dont on attend une évolution adaptative aux nouvelles conditions, notamment dans le sol. Leur cycle reproductif rapide et leur absence de possibilité d'adaptation individuelle aux conditions nouvelles devrait induire des modifications dans la réponse de leur activité à la température, rendant d'autant plus difficiles la prévision des réponses à des phénomènes aussi divers que les maladies ou la minéralisation (SIERRA, 2010). Il est nécessaire d'étendre ceci aux autres organismes (insectes, nématodes...) en co-évolution

vraisemblable avec les cultures. Nous ne considérerons pas toutes ces interactions en détail ici, nous contentant de relever que **les variétés fourragères et les espèces prairiales sont constituées de populations améliorées très hétérogènes et sont a priori bien armées pour répondre efficacement aux variations des inoculum et des populations de ravageurs. Il n'en est pas de même pour les couverts monospécifiques et les variétés de fourrages annuels**. Les cultures de maïs et sorgho, peu à pas concernées par les maladies, ont souvent besoin de protection vis-à-vis de ravageurs de début de cycle.

L'objectif de cet exposé sera i) de décrire les réponses des plantes fourragères et prairiales aux trois variables climatiques d'intérêt, ii) d'indiquer les interactions entre elles, iii) d'identifier les phénomènes d'adaptation des espèces et populations aux différents climats.

2. Les réponses écophysiologicals

■ Le schéma de fonctionnement d'une plante

Pour traiter des réponses des plantes au climat et leurs interactions, il convient en premier lieu de **comprendre l'état de la plante** par rapport à la contrainte du milieu *via* la température des organes, l'état hydrique, l'état de nutrition azotée et le rayonnement absorbé (Rayonnement Photosynthétiquement ou Morphogénétiquement Actif, respectivement PAR et MAR). On peut ensuite **quantifier l'effet des contraintes en mesurant les coefficients de réduction par rapport à un fonctionnement optimal** (par exemple, le rapport entre la vitesse d'allongement des feuilles observée et la vitesse maximale). Il est ensuite possible de relier ces coefficients de réduction à l'intensité de la variable caractérisant spécifiquement l'état de la plante relatif à chaque contrainte. Le but de cette approche est de réduire la réponse globale de la plante à la combinaison des réponses élémentaires de chaque fonction à chaque état induit par une variable du milieu, puis d'intégrer les réponses en multipliant les coefficients de réduction. Cela suppose évidemment qu'on ait identifié l'impact de telle variable climatique sur l'état de la plante caractérisant la réponse à une autre variable (par exemple, l'impact de la sécheresse sur l'état de nutrition azotée). Pour les trois variables climatiques concernées, ceci est à peu près réalisé en théorie après 50 ans de progrès importants en écophysologie. Notons qu'il resterait cependant à intégrer ces connaissances dans les modèles de simulation de culture, assez largement en retard par rapport à ces progrès. Au-delà, il est enfin vraisemblable que certaines interactions restent encore sous-estimées, rendant nécessaires les études expérimentales intégrant les facteurs climatiques en combinaison (NORBY et LUO, 2004).

Cette approche doit être complétée par un cadre général d'analyse du fonctionnement global de la plante entière qui permet de hiérarchiser les processus et leur sensibilité au milieu (DURAND, 2007). Les fonctions d'une plante peuvent être classées en deux catégories, relative-

ment distinctes du point de vue de leur nature physiologique : la **morphogenèse**, qui intègre l'organogenèse et le déploiement des organes dans l'espace (aérien et souterrain) où les plantes trouvent leurs ressources, d'une part, **et les fonctions trophiques d'assimilation de l'énergie** d'autre part. Les premières sont très sensibles à la température, la qualité de la lumière, l'état de nutrition minérale et aux conditions hydriques tandis que les secondes dépendent directement du rayonnement solaire incident, du CO₂ et de façon plus atténuée des autres variables climatiques (température, eau).

■ Les grandes lois de réponse des fonctions de la plante

• La température

- De la température de l'air à celle de la plante

La relation entre la température de l'air et celle de la plante est complexe mais bien comprise et résulte d'un bilan d'énergie qui se réalise dans le feuillage et par transfert de chaleur dans le sol. Cette énergie se décompose d'une part en énergie radiative, elle-même bilan du rayonnement solaire incident absorbé et réfléchi, et d'autre part en chaleurs latente (évaporation de l'eau si disponible) et sensible (par transfert de chaleur entre la végétation et l'atmosphère). Mais la température de l'eau qui circule dans le xylème, largement influencée par la température de la zone du sol d'où elle provient, contrôle aussi fortement la température des zones de croissance (base des tiges des monocotylédones, pointes de racines) qui détermine la vitesse de la morphogenèse. C'est pourquoi, **chez les graminées, la température du sol à 10 cm** est souvent mieux **corrélée aux variations de croissance** observée. **Chez les légumineuses**, notamment les plus hautes, la **température de l'air à 2 m** est plus pertinente.

- Généralité des lois de réponse et températures « cardinales »

Chez la fétuque élevée, la réponse de la croissance et du développement foliaire à une baisse de température est immédiate alors que la réponse à l'augmentation prend plusieurs phyllochrones (ROBSON, 1974). Il semble que ce soit le temps de formation et les différents temps de réponse caractéristiques des différents tissus constituant les zones de croissance qui expliquent ce retard apparent de la réponse à un accroissement de température (DURAND *et al.*, 1999). Récemment, PARENT et TARDIEU (2012) ont confirmé que la réponse au changement de température des processus élémentaires de croissance et développement ne dépendait pas du sens de variation. Il est donc possible de représenter l'effet de la température sur la croissance des plantes en utilisant une fonction unique (figure 1). L'unicité de cette loi de réponse, quel que soit le processus morphogénétique, a frappé les observateurs depuis longtemps (LEHENBAUER, 1914). De fait, il existe chez tous les végétaux un âge phyllochronique minimal avant la mise à fleur de

l'apex. De plus, tout méristème peut être décrit comme un massif cellulaire en croissance, celle-ci cadencant et déterminant sa vitesse de production. Ainsi, l'ensemble des fonctions morphogénétiques (y compris la division cellulaire ou la floraison) dépendent en premier lieu d'un processus fondamental : l'expansion cellulaire. Régulièrement retrouvée **chez l'ensemble des végétaux, la réponse de tels processus à la température peut être décrite par une fonction mathématique simple à 4 paramètres** : les températures minimale, optimale (T_{opt}), maximale (T_{max}) et la vitesse maximale, à la température optimale. Ces trois températures sont les températures cardinales caractérisant chaque espèce (voir figure 1 pour le maïs). Dès que l'eau est à l'état liquide, il semble que les processus biologiques soient actifs et il est vraisemblable que la température minimale à retenir soit 0°C. La vitesse maximale observée dépend du processus et de la variété. Restent à **déterminer T_{opt} et T_{max}** pour lesquelles les vitesses sont respectivement maximale ou nulle. PARENT et TARDIEU (2012) ont montré que T_{opt} varie fortement entre les espèces originaires des régions chaudes et froides mais n'avait pas été modifiée par la sélection, au moins chez le blé, le maïs et le riz. Inversement, selon une observation plus traditionnelle, on considère chez les fourragères que **les variétés méditerranéennes présentent des T_{opt} inférieures à celles des variétés tempérées**. Un des buts du projet INRA CLIMAGIE est d'établir ces résultats sur 32 populations de 5 espèces de plantes fourragères afin de tester cette hypothèse. Malgré la forme particulièrement simple et générique de la loi de réponse à la température (par ex. : fonction bêta chez YAN et HUNT, 1999), les agronomes utilisent toujours les sommes de températures pour calculer les stades de développement et de croissance parce que ces données sont stables dans un contexte climatique donné et que leur utilisation pratique est bien comprise. Cette approximation valable sur une gamme de températures assez faible a cependant entraîné une grande confusion puisque la température de base est définie alors comme l'intersection entre la droite de régression de la variable d'intérêt et l'axe des températures (BONHOMME, 2002). C'est ainsi que la même espèce est affectée de températures de base

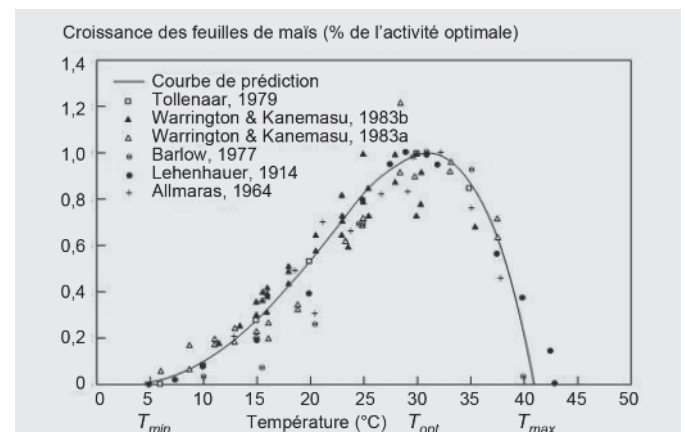


FIGURE 1 : Réponse à la température de la croissance des feuilles de maïs (d'après YAN et HUNT, 1999).

FIGURE 1 : Growth rate of maize leaves in response to temperature (after YAN and HUNT, 1999).

différentes selon l'endroit où on la cultive (par exemple 8°C aux USA, 6°C en France pour le maïs), voire de températures de base variables selon la phase phénologique (6°C puis 9°C après floraison du maïs en Allemagne). Outre le flou que cela entretient autour de la signification biologique de la « température de base », l'effet des températures élevées est tout aussi mal représenté par les relations linéaires des réponses à la température. Au-delà de T_{opt} , situation de plus en plus fréquente pour les plantes de régions tempérées comme la plupart des graminées et légumineuses fourragères, la vitesse commence à diminuer jusqu'à une valeur nulle. Pour les fourragères tempérées, cette valeur semblerait de l'ordre de 40 à 45°C (plutôt 50°C chez certains sorghos). Mais c'est en réalité un domaine peu illustré par les faits expérimentaux. A de telles températures, des effets physiologiques délétères peuvent se manifester.

- Adaptation à la chaleur : limites et compromis

L'expérience conduite à Montpellier et Lusignan (POIRIER *et al.*, 2012) imposait un chauffage durant 3 semaines par des radiateurs infrarouges situés à 80 cm au-dessus des feuilles. A Lusignan, les températures des plantes sont passées durant quelques heures au-dessus de 40°C durant deux jours sur les 3 semaines de l'expérience. Pour les traitements les plus secs, et dans lesquels les plantes de dactyle et de fétuque élevée avaient encore des feuilles vertes, on a constaté la formation de deux bandes blanches d'environ 1 cm de large, le reste de la feuille étant normal (figure 2). On en conclut que **de fortes températures peuvent détruire les tissus chlorophylliens en formation**, c'est-à-dire situés sur une faible longueur entre la sortie de la gaine de la feuille précédente et les tissus matures. En dehors de ces effets visibles, et y compris à Montpellier où le couvert était presque totalement flétri du fait de la sécheresse, **aucun impact des fortes températures n'a été observé dans ces conditions sur les propriétés des membranes de la base des talles de graminées**. Bien que les projections climatiques comprennent des valeurs de température maximale plus élevées que celles enregistrées dans cette expérimentation, on peut en conclure que les graminées en C3 devraient bien résister aux températures induites par le changement climatique. Pour ce qui est des plantes en C4 dont l'optimum thermique est plus chaud de 5 à 10°C, leurs T_{opt} devraient rester inférieures à ces mêmes projections dans nos régions, et les situations où les températures dépasseraient les T_{max} devraient être exceptionnelles même aux alentours de 2100. **L'utilisation de variétés méditerranéennes dans les zones aujourd'hui tempérées pourrait sembler intéressante afin de maximiser la production hivernale**. En culture pure, cette surproduction en hiver - printemps ne compense cependant pas l'écart avec les variétés tempérées, dont le rendement a été semble-t-il amélioré essentiellement pour les périodes d'été - automne. En plus, la croissance relativement plus forte durant les périodes froides exposerait davantage les populations méditerranéennes au gel.

On peut donc s'attendre à un **accroissement de la vitesse de développement en hiver pour les C3 et**

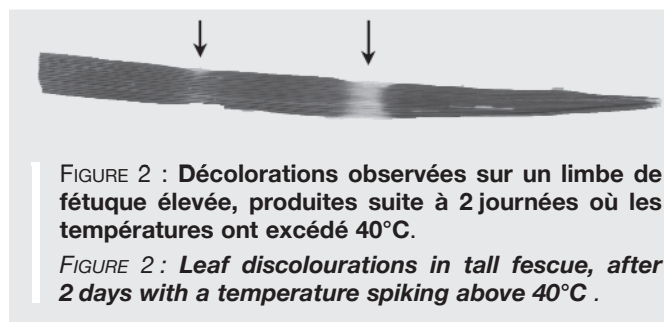


FIGURE 2 : Décolorations observées sur un limbe de fétuque élevée, produites suite à 2 journées où les températures ont excédé 40°C.

FIGURE 2 : Leaf discolourations in tall fescue, after 2 days with a temperature spiking above 40°C .

durant la saison de végétation pour les annuelles en C4. 23 modèles de culture de maïs différents montrent que, en situation hydrique favorable, la principale source de réduction de rendement attendue est la hausse des températures et le raccourcissement du cycle de production qui en résulte. Si les valeurs de T_{opt} et T_{max} semblent assez stables au sein des espèces, les valeurs de vitesse de croissance maximale, à température optimale, semblent en revanche assez variables et permettent d'ajuster les choix variétaux pour les gammes de températures à venir.

• L'eau

La réponse des plantes à la sécheresse a été abordée aux Journées de l'A.F.P.F. en 2007. Le changement climatique augmente la fréquence des événements de sécheresse estivale. L'état de la plante est déterminé essentiellement par le bilan transpiration-absorption. La morphogenèse répond immédiatement à une dégradation de ce bilan hydrique. Les flux d'eau des tissus en croissance (mm^3/jour) sont en effet égaux à l'expansion volumique des cellules. On sait que l'impact hydraulique de toute augmentation de transpiration de la plante sur la croissance foliaire est immédiat du fait de la baisse de potentiel hydrique dans la base des tissus en croissance (MARTRE *et al.*, 2001). Comme cela affecte autant les méristèmes, la formation des zones de croissance est elle aussi affectée, ce qui entraîne des effets prolongés du bilan hydrique sur l'expansion des feuilles et la ramification.

Pour réduire l'impact de ces réponses immédiates et, à terme, inévitables, **l'approfondissement de l'enracinement et la réduction de la transpiration permettent à la plante d'affronter le déficit hydrique avec un compromis nécessaire entre les deux**. Le premier processus n'est possible qu'en sol meuble et donc durant une période humide ou en début de sécheresse et grâce à une surface foliaire suffisante pour alimenter les racines en énergie. Le second phénomène est d'autant plus efficace que la surface foliaire est faible ce qui, là encore, résulte d'un fonctionnement qui doit précéder la période sèche proprement dite, avant que les stomates ne se ferment. En elle-même, la réduction de la croissance foliaire pendant la sécheresse ne réduit pas efficacement la surface et ne peut être considérée comme un phénomène adaptatif contrairement à l'absence de croissance dans des conditions qui précéderaient une sécheresse, par anticipation. La réduction de la conductance stomatique est essentiellement une réponse due au bilan hydrique des cellules de l'épiderme et du mésophile sous-jacent. Certains mouvements stoma-

tiques constituent certainement une adaptation et relèvent d'une véritable régulation qui permet à la plante d'anticiper les situations de déséquilibre hydrique trop pénalisantes (inertie de la réponse après une première période sèche, sensibilité à l'humidité des horizons superficiels du sol...).

L'optimum entre l'enracinement et la croissance foliaire est ainsi déterminé par les conditions climatiques locales. C'est au point que, pour empêcher une reprise qui pourrait se produire en plein été à la suite d'un orage et compromettre la survie ultérieure des plantes, une véritable **dormance estivale** est **observée chez les populations d'origine méditerranéenne semi-aride**, ainsi que la mise en place d'une physiologie particulière visant à protéger les cellules et les réserves (azotées et carbonées) des zones de croissance. Cette situation nécessite en plus que des racines actives soient tout de même présentes dans des zones de sol plus fraîches afin d'entretenir un flux d'eau minimum. Au contraire, le premier type de réponse de maintien d'un bilan hydrique non nul (par un système racinaire puissant et la fermeture stomatique) conserve des tissus verts exposés au rayonnement et, malgré une forte réduction de la croissance estivale, valorise le moindre épisode humide durant cette saison. La reprise à l'automne est alors plus précoce. Chez les fétuques élevées tempérées ou les fétuques des prés, l'enracinement permet de solliciter l'ensemble du profil de sol et permet le maintien de tissus foliaires actifs. Dans les régions intermédiaires (Poitou, Massif central...), si la sécheresse estivale est systématiquement faite de séquences plus longues que la durée de vie d'une feuille, le couvert peut se dégrader au point de devenir définitivement improductif. Si une espèce comme le ray-grass anglais peut y survivre de longues années en culture pure, il est systématiquement éliminé dès qu'il est en compétition avec des plantes occupant l'espace aérien en été. Mais dans les régions où la sécheresse reste modérée, les plantes qui maximisent complètement les potentialités de croissance, y compris à faible état hydrique, sont favorisées. Tous les résultats sont cependant interprétés à teneur en CO₂ constante et il faut prendre en compte ce changement.

• Le CO₂

L'augmentation de la teneur en CO₂ est un facteur favorable pour les plantes en C3 comme la plupart des plantes fourragères pérennes en France. L'accroissement de la teneur en CO₂ atmosphérique (C_a) engendre mécaniquement celle de la teneur en CO₂ interne aux feuilles (C_i) et une augmentation de la photosynthèse. C'est ce que montre bien la **réponse positive de la photosynthèse au taux de CO₂**, amortie seulement pour des valeurs élevées de teneur. C'est aussi ce que simulent les modèles de production (pour le blé par exemple) et ce que démontrent les expériences réalisées à l'échelle d'un cycle cultural entier (expérimentation FACE). Mais, en général, les accroissements de rendements sont inférieurs à ce qu'annoncerait celui de la photosynthèse. De fait, une adaptation de la capacité photosynthétique des feuilles est aussi attendue. L'augmentation de C_i, malgré celle de la photosynthèse, provoque une fermeture des stomates, ce qui induit une

réduction de la transpiration. Or, cette réduction est relativement plus importante que celle de la photosynthèse, ce qui fait que **l'efficacité de l'eau des plantes augmente avec la teneur en CO₂**. Cet effet stomatique est visible sur la consommation d'eau et permet parfois le report d'une partie de la ressource du sol sur les périodes plus sèches. Cela explique pour une part l'augmentation de productivité observée, augmentation relativement supérieure sans irrigation (MORGAN *et al.*, 2004). Cet effet CO₂ est aussi visible chez les plantes en C4 qui, en revanche, ne bénéficient pas de l'accroissement de leur photosynthèse, limitée par le rayonnement. Cependant, la supériorité des plantes en C4 à valoriser les températures élevées leur garantit une meilleure productivité estivale (MORGAN *et al.*, 2011).

Dans les steppes composées de mélanges de plantes prairiales en C3 en C4 (pampas, steppes mongoles...), la proportion des espèces en C4 a augmenté au cours des 150 dernières années. C'est **la réponse à la température qui semble donc primer sur la réponse au CO₂** (CANTAREL *et al.*, 2012). Le maintien de cet avantage dépend toutefois du bilan hydrique à venir qui défavorisera sans doute les plantes dont l'essentiel de la production est réalisé en été. Les effets positifs directs du CO₂ sur la photosynthèse et négatifs sur la conductance stomatique devraient être tempérés, à moyen et long terme, par une acclimatation photosynthétique par accumulation de sucres non structuraux dans les feuilles et une limitation de la croissance par manque d'azote (immobilisation par les microbes). Les relations source - puits sont affectées par l'enrichissement en CO₂ : si la force des puits est faible, l'accumulation de sucres entraîne l'acclimatation photosynthétique, sinon la croissance est stimulée (ARP, 1991). Les effets négatifs sur la transpiration peuvent en plus être contrebalancés par une augmentation de la surface foliaire et on a alors une transpiration plus importante (par exemple TUBIELLO *et al.*, 2007).

Enfin, à travers cette réduction de transpiration, le CO₂ a un rôle morphogénétique direct par l'intermédiaire de ce même mécanisme de contrôle de l'ouverture des stomates (BARILLOT *et al.*, 2010). Cela pourrait d'ailleurs expliquer les observations antérieures d'impact positif immédiat de l'augmentation de la teneur en CO₂ sur l'allongement des feuilles chez le blé (BARCELO-BANCAL, com. pers.). Par le fait de l'auto-organisation de la plante, les effets sur la croissance foliaire sont amplifiés et se déploient sur toute la morphogénèse de la plante, ce qui explique certaines observations. A notre connaissance, cette hypothèse d'un effet morphogénétique induit par le CO₂ *via* l'état hydrique de la plante n'a cependant pas encore été testée.

• La nutrition azotée

Très sensible au déficit hydrique, à peu près autant que la morphogénèse, **la fixation symbiotique répond fortement aux conditions climatiques**. Si, comme pour la luzerne, les ressources en eau du sol sont importantes, un déséquilibre s'installe entre la demande en azote et l'offre de la fixation (opérant dans les horizons superficiels et secs du sol). En été, les légumineuses manquent généralement d'azote, l'azote minéral pouvant lui-même être difficile à

extraire du sol. Dans le cas où les légumineuses ont un enracinement plus superficiel (trèfle blanc par exemple), la dégradation de l'état de nutrition azotée semblerait moins systématique. Cette logique liée à l'enracinement se retrouve chez les graminées. Cependant, la solution du sol absorbée par la plante est alors appauvrie en éléments nutritifs et la production peut alors être réduite par une carence minérale (GONZALEZ DUGO *et al.*, 2011). Chez une espèce comme le dactyle, le maintien du bilan hydrique repose davantage sur le contrôle des pertes et une protection plus efficace des tissus aériens, avec affectation prioritaire de l'azote aux parties assimilatrices, que sur l'accroissement des ressources par enracinement profond, ce qui concourt à conserver un état de nutrition azoté optimal.

Les dynamiques du carbone et de l'azote dans les mélanges et les associations sont évidemment plus complexes. Entre le stockage d'azote dans les parties pérennes de la plante et la conservation dans les périodes de sécheresse de masses d'azote minéral ou organique (et facile à minéraliser), la situation à l'automne peut varier de façon très importante, la plante qui récupère le mieux l'azote disponible du sol étant celle qui a alors la croissance la plus active.

Avec le changement climatique et l'augmentation conjointe du taux de CO₂, il est donc à prévoir que l'indice de nutrition azotée se dégrade et donc, sans adaptation des espèces à ces nouvelles conditions, cela correspondrait à une **demande en azote accrue. Les légumineuses peuvent ajuster l'offre en azote en dédiant davantage d'énergie à la nodulation. Les graminées n'ont pas les mêmes capacités d'adaptation** à court terme et pourraient s'avérer relativement limitées. Au pire, il semble que des situations extrêmes finissent par réduire durablement les capacités de prélèvement d'azote du sol par une prairie (POIRIER *et al.*, 2012)

Des travaux menés sur trois espèces de graminées prairiales, ray-grass anglais, fétuque élevée et houlque laineuse, ont montré une baisse de l'absorption d'azote minéral sous CO₂ élevé, limitant ainsi la demande en azote de ces plantes (SOUSSANA *et al.*, 2005), tandis que l'efficacité d'utilisation de l'azote a augmenté seulement chez la houlque et la fétuque. Ces résultats suggèrent qu'à fertilisation constante, **les espèces ayant une plus grande efficacité d'utilisation de N et de l'eau** (cf. plus haut) **devraient être favorisées par l'augmentation de la concentration en CO₂ de l'air.**

■ La pérennisation des plantes prairiales

L'adaptation des plantes au climat se constate par la présence d'espèces et de populations ou variétés maintenue au cours des années. Il a été constaté dans le passé que les canicules associées à des étés secs avaient conduit à la disparition de certaines espèces prairiales. Pour les plantes fourragères pérennes, la reproduction végétative est aussi importante que la reproduction sexuée. La ramification et la réitération du motif élémentaire de la série foliaire sur une talle assurent à la fois la production agricole utile et la reproduction. **Chez les graminées**, le

fonctionnement de la talle n'est pas modifié par la défoliation, tandis que **l'ouverture du couvert induite par le prélèvement** par l'animal ou la machine **stimule la ramification**, le temps que le couvert se referme à nouveau (LAFARGE et DURAND, 2011). **Chez les légumineuses, le temps de récupération d'un prélèvement est plus long parce qu'il faut reconstituer les zones de croissance aérienne.** Le développement des bourgeons de la base de la plante prend plus de temps que le développement des bourgeons axillaires. Au-delà de quelques repousses, la reproduction végétative dépend essentiellement de la capacité de la plante à coloniser de nouveaux espaces aériens et souterrains, avec deux stratégies : « phalange » (touffes excluant les espèces compétitrices) et « guérilla » (explorant rapidement des espaces libres). Elles procèdent de deux modes d'allongement des entre-nœuds. Il semble que, dans certains groupes, la prépondérance d'une des deux formes dépende partiellement du climat (SAMPOUX et HUYGHE, 2009), mais aussi de la présence plus ou moins abondante d'espèces concurrentes. **La conservation d'un nombre de bourgeons minimal est finalement la condition la plus importante de la pérennisation.** Deux options se présentent alors, entre la conservation d'un grand nombre de bourgeons aux capacités de résistance moyennes, et d'un faible nombre mais dotés de fortes capacités de résistance aux conditions de contrainte.

L'état et le niveau des réserves carbonées et, peut être plus encore, des réserves azotées **sont alors décisifs.** A l'échelle d'une repousse, que cela soit chez les légumineuses ou les graminées, il semble rare que le niveau de réserves influe fortement sur les vitesses de redémarrage. Dans des conditions normales, la photosynthèse d'un seul centimètre de limbe de fétuque élevée suffit pour alimenter la croissance de 5 cm de feuille. A fort taux de CO₂, on constate un accroissement de la disponibilité en carbone soluble dans les plantes surtout si, par ailleurs, l'azote ou l'eau manquent. Inversement, si la croissance s'arrête du fait d'un déficit hydrique prononcé et d'une augmentation de la température, la consommation de carbone par la respiration d'entretien de la plante finit par épuiser ces réserves, et les méristèmes des populations peu tolérantes à la déshydratation meurent progressivement (VOLAIRE, 1995 ; VOLAIRE *et al.*, 1998). Les populations de graminées à dormance estivale (dactyle, fétuque) originaires des milieux semi-arides tolèrent de fortes déshydratations pendant de longues périodes. Avec un arrêt ou une forte réduction de croissance aérienne, ainsi qu'une déshydratation provoquée des tissus méristématiques même sous irrigation, la dormance estivale, induite par la photopériode et la température, confère une survie remarquable sous sécheresses estivales fortes (VOLAIRE et NORTON, 2006). Si **les conditions hivernales ne devraient pas poser de problèmes accrus de pérennité** pour les espèces soumises au changement climatique, **les conditions estivales devraient opérer une sélection entre les populations qui ne peuvent pas réduire leur consommation d'entretien** (non tolérantes à la déshydratation) **et celles qui deviennent économes en énergie** (tolérantes à la déshydratation et/ou à dormance estivale).

■ Les fourrages annuels (maïs et sorgho)

Le changement climatique est déjà une réalité pour le maïs comme pour toute autre espèce. L'augmentation moyenne des températures est de 0,8°C/an entre les médianes des périodes 1959 - 1988 et 1989 - 2012, ce qui représente environ +150 degrés.jours entre le 15 avril et le 15 octobre. Ceci correspond à un **écart de 2 groupes de précocité des variétés** ou de 8 points d'augmentation des teneurs en MS. A cet effet, il faut ajouter un **avancement des dates de semis** qui se traduit par des dates de floraison et de maturité plus précoces et des choix de variétés plus tardives. Les analyses historiques des précipitations pendant le cycle de la culture ne montrent pas de diminution. En revanche, depuis les années 1990, une augmentation de l'ETP de 20 à 30 mm a été observée sur la période de plus grands besoins en eau. En régions septentrionales, l'augmentation des températures vers des plages à meilleure efficacité de l'eau est favorable à la production. En région où la température n'était pas le facteur limitant, les simulations montrent que, avec des pratiques culturales inchangées, les conséquences de cette surconsommation en eau seraient négatives sur les rendements (LORGEOU *et al.*, 2009). Le progrès génétique et les adaptations de conduite de culture ont compensé jusqu'à maintenant ces effets. L'avancement des dates de semis (d'environ 20 jours en 40 ans), le choix de précocité des variétés les plus appropriées aux scénarios climatiques, une optimisation de la gestion de l'eau et le progrès génétique ont été et restent **des leviers d'adaptation du maïs à des contraintes climatiques plus fortes**.

Les hypothèses de scénarios climatiques, de conduites de culture (dates de semis, tardiveté des variétés, apports en azote et en eau) et de paramétrage des modèles, tant en termes d'effet des températures que du CO₂ sur les bilans photosynthétique et hydrique, ont de très fortes répercussions sur les estimations des productions potentielles. Les simulations réalisées avec le modèle STICS sur plusieurs sites de production de maïs fourrage en culture pluviale, en adaptant le cycle des cultures et en tenant compte de l'effet de la concentration du CO₂, montrent que les projections climatiques **à moyen terme** (de 2020 à 2049) resteraient favorables à l'**augmentation de la production du maïs** par rapport à la situation actuelle. L'accentuation des sécheresses estivales et des fortes températures du **futur lointain** (2070-2099) aurait des **conséquences négatives** par rapport au moyen terme et de stagnation des rendements actuels. L'amélioration des connaissances sur l'effet du CO₂ est indispensable pour faire des projections plus précises.

Les espèces en C4 (dont le maïs et le sorgho), plus adaptées aux températures élevées que les graminées en C3, présentent des avantages dans un contexte de changement climatique. Toutefois, **la concentration de leur période active de croissance et de besoins en eau en période estivale**, ainsi que **l'augmentation du risque de températures froides en début de cycle** par des anticipations de dates de semis qui permettraient de valoriser des effets d'esquive du stress hydrique, **sont des handicaps**.

La valeur d'usage en ensilage du sorgho (productivité, concentration en UFL, aptitude à la mécanisation et conservation) et sa similarité de modes de production avec le maïs pourraient diversifier l'offre en espèces fourragères pour la constitution des stocks fourragers estivaux et hivernaux. **Le sorgho présente des atouts agronomiques** avec son indice foliaire plus faible (cas des sorghos grain contrairement aux sorghos sucriers), la puissance de son système racinaire et sa tolérance aux températures très élevées. Toutefois, sa meilleure efficacité de l'eau que le maïs en contexte de forte pénurie n'est pas vérifiée en situation moins restrictive et de bonne pluviométrie. L'intérêt, dans l'avenir, des sorghos sucriers à bonne concentration en UFL dépendra des possibilités de progrès techniques (implantation, protection) et génétiques (productivité, tenue de tige, tolérance au froid et à la sécheresse, régularité de performances sous une grande diversité de scénarios climatiques). L'alternative avec d'autres espèces de substitution dépendra de leurs propriétés physiologiques intrinsèques (températures optimales, besoins et efficacité en eau, valorisation du CO₂)... mais aussi de leurs possibilités d'adaptation, par la conduite de culture et par le progrès génétique, de leur coût de production de l'UFL et de la production (MAT, nombre de rations) par hectare, permettant de libérer des surfaces pour les cultures de vente, sans oublier leur aptitude à la mécanisation et à la conservation.

Conclusion : quelles adaptations ?

Localement, le maintien d'une production fourragère sous de nouvelles conditions climatiques devrait d'abord s'adapter par le choix d'espèces ou de variétés nouvelles. Il est donc crucial que le progrès génétique continue de fournir ces choix culturels de base. La question se pose de remplacer les variétés tempérées par des variétés méditerranéennes, plus adaptées au sud des régions intermédiaires. Il serait intéressant de **préciser la valeur du déficit estival seuil de 450 ± 50 mm** (selon la réserve hydrique disponible du sol) **qui semble délimiter les zones favorables aux espèces et variétés tempérées versus méditerranéennes**. Plus au sud de cette frontière, certaines espèces et populations commencent certainement à devenir moins intéressantes du fait d'étés plus secs. Les gammes de variation de réponse à la température semblent suffisantes au sein de chaque espèce pour combiner efficacement précocité et étalement de la période de végétation. Ce sont donc les capacités à subir les étés secs qui seront décisives. Des cartes de potentialités restent à préciser. Une étude récente sur une vaste population de fétuques à feuilles fines rassemblées à Lusignan par B. Bourgoïn et étudiée par J.-P. Sampaou a permis de mettre en lumière le **rôle important du bilan hydrique estival** d'une part **et des températures de printemps** d'autre part, **dans la détermination de la présence des espèces**. Les projections de ces variables avec le changement climatique conduit à projeter de nouvelles cartes de la distribution de ces espèces sur le territoire d'ici 2050 et 2100. Il faut souligner à nouveau que l'accroissement du taux de CO₂ devrait tempérer plus ou moins fortement ces évolutions puisque la résistance aux déficits prolongés en dépend.

Dans les situations majoritaires où l'irrigation n'est pas envisageable, on fait actuellement des recherches sur le **semis de mélanges d'espèces ou de variétés pour « tamponner » les situations extrêmes** en associant des espèces plus résistantes, relativement moins productives mais tolérantes à l'ombrage (dû à la compétition en saison humide), à des variétés plus productives. Les règles d'assemblage de tels mélanges sont, à ce jour, très empiriques et ne dépassent pas quelques recommandations de bon sens. La réalité de la compétition entre espèces et des aléas climatiques rendent complexe le raisonnement de compositions *a priori*. Dans les prairies temporaires, on ne cherche pas nécessairement la stabilité de la composition mais la continuité d'une série de services (couverture du sol, production, hébergement de la biodiversité, restauration de la fertilité du sol...). Ainsi, les mélanges entre espèces pérennes à démarrage lent et espèces plus productives mais peu pérennes (par exemple fétuque (et/ou dactyle) - ray-grass d'Italie) sont déjà une solution classique adoptée dans les élevages de zones climatiques intermédiaires.

Parmi les adaptations nécessaires, la **sécurisation des ressources en eau** est donc très importante pour les zones où existent déjà de forts conflits d'usage. Les projets pour constituer des réserves hivernales pourraient apporter leur contribution si les investissements étaient effectivement jugés acceptables. Il est d'ailleurs probable que l'irrigation de certains fourrages pérennes serait intéressante dans le cas où les ressources et les systèmes de production le permettraient. Cela contribuerait à la diversification des usages de l'irrigation souvent uniquement dédiée au maïs. Toutes les cultures produisant en été pourraient en bénéficier et, parmi celles qui ont des besoins dans des périodes moins critiques pour le maïs, la luzerne est une bonne candidate.

Enfin, concernant les cultures annuelles, l'économie d'eau peut aussi être obtenue par des pratiques culturales appropriées aux étés secs à venir, en particulier la bonne gestion de la fertilisation azotée et la densité de semis. Pour finir, il conviendrait de mesurer jusqu'à quel point le progrès génétique réalisé pour les situations irriguées a également profité aux situations de contrainte hydrique.

Intervention présentée aux Journées de l'A.F.P.F.,
"Le changement climatique : incertitudes et opportunités
pour les prairies et les systèmes fourragers",
les 26-27 mars 2013.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARP W.J. (1991) : "Effects of source-sink relations on photosynthetic acclimation to elevated CO₂", *Plant, Cell and Environment*, 14, 869-875.
- BARILLOT R., FRAK E., COMBES D., DURAND J.L., ESCOBAR GUTIERREZ A. (2010) : "What determines the complex kinetics of stomatal conductance under blueless PAR in *Festuca arundinacea*? Subsequent effects on leaf transpiration", *J. Exp. Botany*, 61, 2795-2806.
- BONHOMME R. (2002) : "Bases and limits to using 'degree.day' units", *Europ. J. Agronomy*, 13, 1-10.
- CANTAREL A.A.M., BLOOR J.M.G., SOUSSANA J.F. (2012) : "Four years of simulated climate change reduces above-ground productivity and alters functional diversity in a grassland ecosystem", *J. Vegetation Sci.*, sous presse.
- DURAND J.L. (2007) : "Les effets du déficit hydrique sur la plante : aspects physiologiques", *Fourrages*, 190, 181-195.
- DURAND J.L., SCHAÜFELE R., GASTAL F. (1999) : "Grass leaf elongation rate as a function of developmental stage and temperature : morphological analysis and modelling", *Ann. Bot.*, 83, 577-588.
- GONZALEZ DUGO V., DURAND J.L., GASTAL F. (2011) : "Water deficits and nitrogen nutrition of crops: a review", *Agronomy for Sustainable Development*, 30, 529-544.
- LAFARGE M., DURAND J.L. (2011) : *Comment l'herbe pousse*, éd. Quae, 182 p.
- LEHENBAUER P.A. (1914) : "Growth of maize seedlings in response to temperature", *Pathological researches*, 5, 247-288.
- LORGEOU J., PIRAUX F., RUGET F., LACROIX B., RENOUX J.P., CHARCOSSET A. (2009) : "Maïs grain, une progression des rendements soutenue par le progrès génétique", *Perspectives Agricoles*, 355, 28-35.
- MARTRE P., COCHARD H., DURAND J.L. (2001) : "Hydraulic architecture and water flow in growing grass tillers (*Festuca arundinacea* Schreb)", *Plant Cell and Environment*, 24, 65-76.
- MORGAN J.A., PATAKI D.E., KORNER C., CLARK H., DEL GROSSO S.J., GRUNZWEIG J.M., KNAPP A.K., MOSIER A.R., NEWTON P.C.D., NIKLAUS P.A., NIPPERT J.B., NOWAK R.S., PARTON W.J., POLLEY H.W., SHAW M.R. (2004) : "Water relations in grassland and desert ecosystems exposed to elevated atmospheric CO₂", *Oecologia*, 140, 11-25.
- MORGAN J.A., LECAIN D.R., PENDALL E., BLUMENTHAL D.M., KIMBALL B.A., CARRILLO Y., WILLIAMS D.G., HEISLER-WHITE J., DIJKSTRA F.A., WEST M. (2011) : "C4 grasses prosper as carbon dioxide eliminates desiccation in warmed semi-arid grassland", *Nature*, 476, 202-205.
- NORBY R.J., LUO Y. (2004) : "Evaluating ecosystem responses to rising atmospheric CO₂ and global warming in a multi-factor world", *New Phytol.*, 162, 281-293.
- PARENT B., TARDIEU F. (2012) : "Temperature responses of developmental processes have not been affected by breeding in different ecological areas for 17 crop species", *New Phytologist*, 194, 760-774.
- 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, 3632-3648.
- ROBSON M.J. (1974) : "The effect of temperature on the growth of S.170 tall fescue (*Festuca Arundinacea*). III. Leaf growth and tiller production as affected by transfer between contrasting regimes", *J. Applied Ecology*, 11, 265-279.
- 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*)", *J. Biogeography*, 36, 1976-1983.
- SIERRA J. (2010) : "Stockage/déstockage de carbone dans les sols", Brisson N., Levrault F. (éds), *Changement climatique, agriculture et forêt en France : simulations d'impacts sur les principales espèces. Livre Vert CLIMATOR*, ADEME - INRA, 105-112.
- SOUBEYROUX J.M., KITOVA N., BLANCHARD M., VIDAL J.P., MARTIN E., DANDIN P. (2012) : "Sécheresses des sols en France et changement climatique : Résultats et applications du projet ClimSec", *La Météorologie*, 78, 21-30.
- SOUSSANA J.F., TEYSSONNEYRE F., PICON-COCHARD C., DAWSON L. (2005) : "A trade-off between nitrogen uptake and use increases responsiveness to elevated CO₂ in infrequently cut mixed C3 grasses", *New Phytologist*, 166, 217-230.
- TUBIELLO F., SOUSSANA J.F., HOWDEN S.M. (2007) : "Crop and pasture response to climate change", *PNAS*, 104, 19686-19690.
- VOLAIRE F. (1995) : "Growth, carbohydrate reserves and drought survival strategies of contrasting cocksfoot populations in a Mediterranean environment", *J. Applied Ecology*, 32, 56-66.
- VOLAIRE F., NORTON M. (2006) : "Summer dormancy in perennial temperate grasses", *Annals of Botany*, 98, 5: 927-933.
- VOLAIRE F., THOMAS H., 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", *The New Phytologist*, 140, 439-449.
- YAN W., HUNT L.A. (1999) : "An equation for modelling the temperature response of plants using only the cardinal temperatures", *Annals of Botany*, 84, 607-614.



Association Française pour la Production Fourragère

La revue *Fourrages*

est éditée par l'Association Française pour la Production Fourragère

www.afpf-asso.org



AFPF – Centre Inra – Bât 9 – RD 10 – 78026 Versailles Cedex – France

Tél. : +33.01.30.21.99.59 – Fax : +33.01.30.83.34.49 – Mail : afpf.versailles@gmail.com

Association Française pour la Production Fourragère