

# Quelle est la variabilité intra- et interspécifique des caractères d'adaptation des espèces prairiales pérennes aux variables du changement climatique ?

F. Volaire<sup>1</sup>, L.Q. Ahmed<sup>2</sup>, P. Barre<sup>2</sup>, T. Bourgoïn<sup>3</sup>, J.-L. Durand<sup>2</sup>,  
A. Escobar-Gutiérrez<sup>2</sup>, M. Fakiri<sup>4</sup>, M. Ghesquière<sup>2</sup>, B. Julier<sup>2</sup>, R. Kallida<sup>5</sup>,  
G. Louarn<sup>2</sup>, A. Morvan-Bertrand<sup>7,8,9</sup>, C. Picon-Cochard<sup>10</sup>, M.-P. Prud'homme<sup>7,8,9</sup>,  
N. Shaimi<sup>6</sup>, S. Zaka<sup>2</sup>, L. Zhouri<sup>4,5</sup>, M. Zwicke<sup>10</sup>

**Pour répondre aux évolutions climatique à venir, la sélection fourragère envisage la création de variétés plus résistantes aux sécheresses. Dans cette perspective, le projet CLIMAGIE du méta-programme INRA (ACCAF) a étudié la variabilité intra- et interspécifique de diverses espèces fourragères.**

## RÉSUMÉ

*La synthèse des principaux résultats obtenus dans le cadre du projet CLIMAGIE porte sur la variabilité de la réponse de la germination et de la croissance à la température et de l'adaptation à la sécheresse par échappement (date d'épiaison précoce) ou par tolérance à la déshydratation (dormance estivale et accumulation de fructanes) des principales espèces fourragères pérennes. Le matériel d'origine méditerranéenne est un modèle d'étude pertinent pour identifier les limites de la variabilité intraspécifique à l'adaptation aux stress croissants et représente une ressource génétique à valoriser dans les schémas d'amélioration, dans l'objectif de créer des variétés combinant une gamme de stratégies d'adaptation au changement climatique tout en préservant de bonnes performances agronomiques.*

## SUMMARY

### **Characterising intra- and interspecific variability in the responses of perennial grassland species to climate-change conditions**

*This review presents the main results of the INRA ACCAF-Climagie project pertaining to intra- and interspecific variability in climate-related responses in the most common perennial C3 forage species. More specifically, the project examined (1) how germination and growth are affected by temperature and (2) how plants escape from drought (via early ear emergence) or tolerate drought conditions (via summer dormancy and fructan accumulation). The results underscore two major reasons for studying Mediterranean natives. First, relevant model species may reveal how well intraspecific variability will allow plants to deal with increased stress levels. Second, such species provide valuable genetic resources that should be included in breeding programs, which have thus far focused on temperate species. The ultimate goal is to create productive and marketable cultivars that display a range of adaptive responses to climate change.*

## AUTEURS

1 : INRA, USC 1338, UMR 5175, CEFE-CNRS, Université de Montpellier, Université Paul Valéry, EPHE, 1919 route de Mende, F-34293 Montpellier ; florence.volaire@cefe.cnrs.fr

2 : INRA, UR P3F, Le Chêne - BP 6, F-86600 Lusignan

3 : PTIV Agri-Obtentions, F-86600 Lusignan

4 : Laboratoire agroalimentaire et santé, Faculté des Sciences Techniques de Settat, Université Hassan 1<sup>er</sup>, BP 577, route de Casa, Settat (Maroc).

5, 6 : Unité de Recherche de Production Animales et Fourrage (5) et Unité de Recherche d'Amélioration des Plantes (6), Valorisation et Conservation des Ressources Phytogénétiques, Centre Régional de la Recherche Agronomique de Rabat, Av. M. Belarbi Alaoui, BP Rabat-Instituts, 10101 Rabat (Maroc)

7 : Université de Normandie (France)

8, 9 : UCBN, UMR 950 EVA-INRA (8) et INRA, UMR 950 EVA (9), F-14032 Caen

10 : INRA, UR874, UREP, 5, chemin de Beaulieu, F-63039 Clermont-Ferrand

**MOTS CLÉS** : Changement climatique, croissance végétale, cycle végétatif, espèce fourragère, fourrage, graminée, physiologie végétale, prairie, ressources génétiques, sécheresse, sélection variétale, température, variabilité interspécifique, variabilité intraspécifique, zone méditerranéenne, zone tempérée.

**KEY-WORDS** : Climatic change, cultivar breeding, cycle duration, drought, forage, forage species, genetic resources, genetic variation, grass, grassland, herbage growth, intraspecific variability, Mediterranean region, plant physiology, temperate region, temperature.

**RÉFÉRENCE DE L'ARTICLE** : Volaire F., Ahmed L.Q., Barre P., Bourgoïn T., Durand J.L., Escobar-Gutiérrez A., Fakiri M., Ghesquière M., Julier B., Kallida R., Louarn G., Morvan-Bertrand A., Picon-Cochard C., Prud'homme M.P., Shaimi N., Zaka S., Zhouri L., Zwicke M. (2016) : "Quelle est la variabilité intra- et interspécifique des caractères d'adaptation des espèces prairiales pérennes aux variables du changement climatique ?", *Fourrages*, 225, 1-9.

La sélection végétale, qui développe de nouvelles variétés d'espèces à partir de la diversité biologique existante, a permis des progrès considérables en termes de productivité, de qualité et de résistance aux pathogènes pour les principales espèces d'intérêt agronomique (SAMPOUX *et al.*, 2011). Cependant, dans le contexte environnemental et socio-économique actuel européen, les programmes d'amélioration végétale infléchissent leurs objectifs et cherchent le maintien des rendements dans des systèmes avec moins d'intrants et soumis au changement climatique. L'augmentation des températures entraînant un accroissement de l'évaporation, accompagnée dans certaines régions de la raréfaction des précipitations, va se traduire en effet par des sécheresses croissantes notamment dans le sud de l'Europe (TRNKA *et al.*, 2011). Pour les cultures fourragères, majoritairement non irriguées, **l'adaptation au changement climatique devra se traduire par des changements de choix d'espèces et de cultivars** (MINGUEZ *et al.*, 2007 ; OLESEN *et al.*, 2007). Parmi les espèces pérennes, **les types méditerranéens, très peu valorisés jusqu'à présent en amélioration fourragère** (VOLAIRE *et al.*, 2013), **pourraient avoir une importance accrue comme réservoir de ressources génétiques** mieux adaptées aux sécheresses. Quelques équipes de recherche impliquées dans le projet INRA ACCAF-Climagie « Adaptation des prairies semées au changement climatique : amélioration génétique et intensification écologique » ont mené des travaux pour identifier la variabilité de la réponse à la température et à la sécheresse d'une gamme de génotypes d'espèces fourragères pérennes et pour caractériser l'architecture génétique des caractères impliqués dans cette variabilité d'adaptation. La réponse des plantes en termes de phénologie (date de floraison, dormance estivale), utilisation de l'eau, germination, croissance, développement, photosynthèse et tolérance au stress sévère a été analysée au travers d'une large variabilité inter- et intraspécifique cherchant notamment à comparer le matériel d'origine méditerranéen et tempéré. Cet article de synthèse présentera successivement les travaux relatifs à la réponse des plantes à la température puis au stress hydrique, de modéré à sévère.

## 1. Variabilité de réponse des espèces fourragères pérennes à la température

La température est un facteur de croissance central dans le fonctionnement des végétaux. Tout au long du cycle végétal, elle agit sur la physiologie et donc sur tous les processus de croissance et de développement de la plante. Les espèces herbacées pérennes subissent une large gamme de températures tout au long du cycle de croissance. L'effet non linéaire pris sur une large gamme (0-40°C), l'importance de la prise en compte des possibilités d'acclimatation de certains processus et la diversité génétique de la réponse à la température sont mal connus. Or l'augmentation progressive de l'occurrence des températures extrêmes amène à devoir préciser les effets d'une large gamme de température. Plusieurs questions

ont été posées : existe-t-il des différences de réponse à la température entre les principaux processus physiologiques de germination et de croissance chez les espèces pérennes fourragères ? et existe-t-il des différences de réponse à la température entre génotypes d'origines contrastées (par ex. tempérés *versus* méditerranéens) ?

### ■ Variabilité de la germination en réponse à la température

Une étude (AHMED *et al.*, 2015) a comparé 16 populations de 3 espèces de graminées prairiales : i) 6 populations sauvages de *Lolium perenne* collectées en France dans différentes conditions pédoclimatiques et 2 populations issues de sélection divergente sur la longueur des feuilles à l'INRA de Lusignan ; ii) 2 populations sauvages collectées en France et 2 variétés de *Festuca arundinacea* ; et iii) 3 populations sauvages collectées en France et 1 variété de *Dactylis glomerata*. Après contrôle de la qualité germinative, des tests de germination ont été menés en boîtes de Petri placées dans des chambres de culture maintenues 24 h sur 24 h à 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35 ou 40°C. Les effets de lot ont été analysés dans une étude en cours de valorisation (EL ATBA, 2015). Les différentes variables caractérisant les courbes de réponse ont été modélisées (ESCOBAR-GUTIÉRREZ *et al.*, 2009).

Les résultats les plus marquants de ce travail (AHMED, 2015) indiquent que, indépendamment du pourcentage maximal de germination observé à la température optimale pour chaque population et de la durée de germination, les courbes de réponse du taux de germination de la population à la température, de 5 à 35°C, sont différentes et reflètent une variabilité génétique existant au sein des espèces de graminées étudiées. La germination a été nulle pour toutes les populations à une température de 40°C. La température optimale de germination des trois espèces peut varier entre 7,9 et 25,9°C :

- **Pour *L. perenne***, la germination de 2 populations sauvages ainsi que celle des 2 populations sélectionnées sont peu affectées par des températures extrêmes de 5 et 35°C (figures 1a, b, c, d). En revanche, 3 populations (figures 1e, f, g) ont mieux germé aux températures basses (entre 5 et 15°C). Par ailleurs, les réponses des populations ACVF20010 et ACVF50013 (figures 1e, f) ne sont pas différentes ( $P < 0,01$ ). La germination de la population ACVF60016 (figure 1h) était faible à basse et forte températures (5 et 35°C) avec une courbe en cloche dissymétrique.

- **Pour *F. arundinacea*** (figures 1i, j, k, l), les courbes de réponse à la température des 4 populations sont différentes ( $P < 0,01$ ). En effet, la population 191 (du Poitou) et la variété méditerranéenne Centurion ont été peu affectées par la température. Seule la germination à 35°C était légèrement inférieure. En revanche, la germination de la population 572 (des Vosges) a été affectée aux températures extrêmes, de 5 et 35°C. Cette population montre une température optimale pour une germination maximale autour de 18°C. A l'opposé, la variété tempérée Soni a été affectée par les faibles températures et son optimum est autour de 26°C.

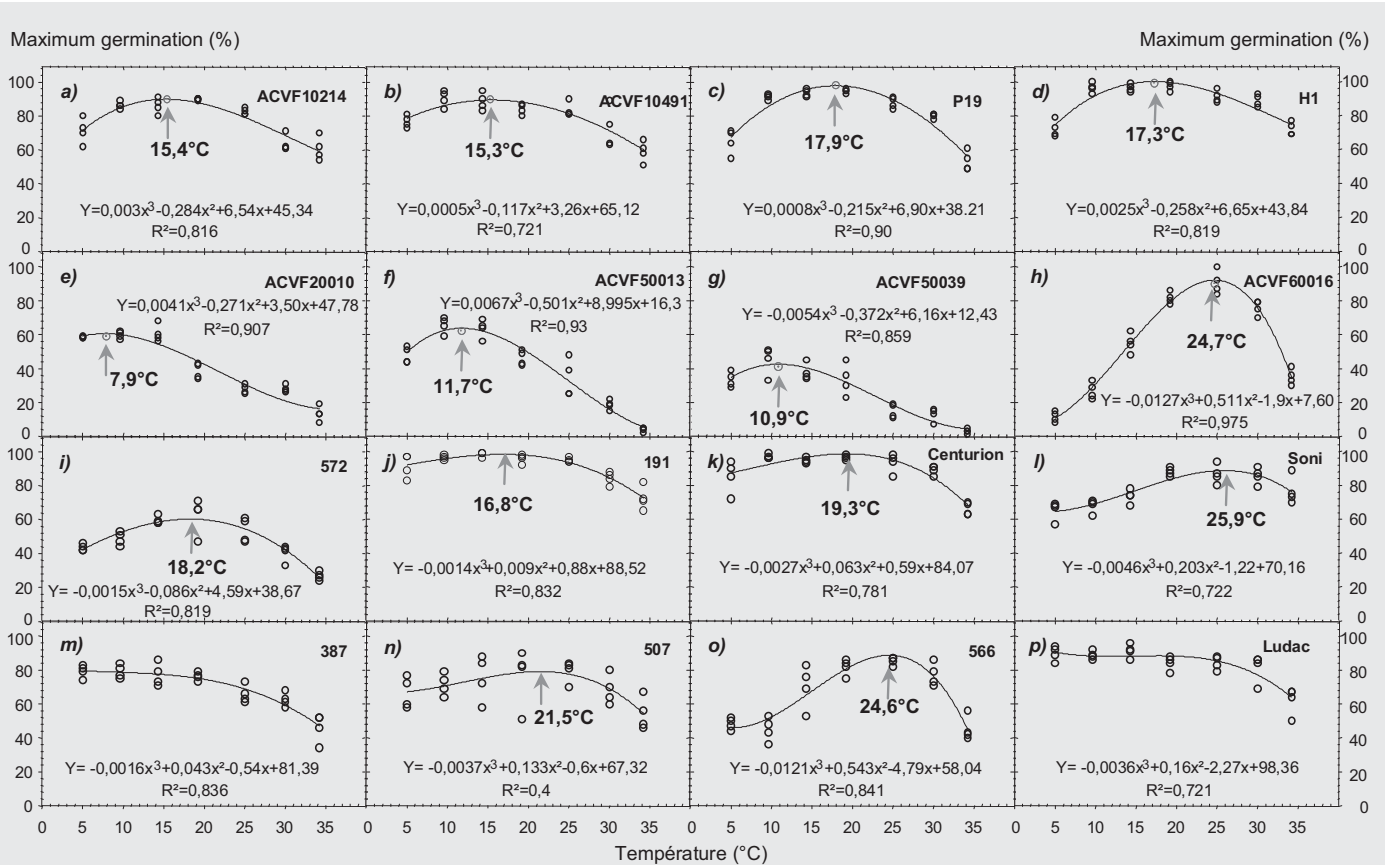


FIGURE 1 : Réponse germinative à la température de 3 graminées fourragères : a à h) *L. perenne* (6 populations sauvages et 2 populations de sélection divergente, P19 et H1), i à l) *F. arundinacea* (2 populations et 2 variétés) et m à p) *D. glomerata* (3 populations et 1 variété). Les températures optimales sont indiquées.

FIGURE 1 : Temperature-related germination dynamics for 3 forage grasses: a - h) *L. perenne* (6 wild populations and 2 differently bred populations, P19 and H1 were included), i - l) *F. arundinacea* (2 populations and 2 cultivars) and m - p) *D. glomerata* (3 populations and 1 cultivar). Optimal temperatures are indicated.

- Pour *D. glomerata* (figures 1m, n, o, p), la variété Ludac (tempérée) et la population 387 (de Corse) ont des formes de courbes qui révèlent une sensibilité aux températures élevées. Les résultats obtenus avec la population 507 (Normandie) ont une forte variabilité et suggèrent une faible sensibilité de la germination à faibles et fortes températures. En revanche, la population 566 (Bretagne) a été très fortement affectée par les températures extrêmes de 5, 10 et 35°C.

L'ensemble de ces résultats montre que, au sein du pool génétique français de ces 3 espèces, *L. perenne*, *F. arundinacea* et *D. glomerata*, **il existe une forte variabilité génétique de la réponse germinative à la température**. Cette variabilité génétique est présente à la fois **au sein et entre les populations**. De plus, les fréquences des individus incapables de germer à certaines températures changent entre les populations. L'étude de l'héritabilité et de l'architecture génétique de ces réponses contribuerait significativement à la création variétale de populations adaptées aux scénarios de climats futurs.

### ■ Variabilité des fonctions de production en réponse à la température

Une autre étude (ZAKA *et al.*, 2015) a comparé *Festuca arundinacea* et *Medicago sativa* avec 7 à 9 populations par espèce, sélectionnées selon un gradient d'origines géographiques nord-sud. Une gamme de températures (de 5 à 40°C) a été testée pour différents processus physiologiques (croissance, développement, photosynthèse, respiration...). Après trois semaines en conditions optimales (25°C, 70 % d'humidité, ferti-irrigation complète et non limitante, pot de sable cylindrique de 35 cm de hauteur et 8 cm de diamètre), un pool homogène de plantes (4,5 - 5,5 feuilles pour les populations de luzerne et 3 - 4 feuilles pour les populations de fétuque) a été transféré à la température étudiée. Dès lors, des mesures régulières de croissance et développement ont été effectuées jusqu'à ce que les plantes atteignent respectivement 10 - 11 et 6 feuilles pour la luzerne et la fétuque. Des mesures d'échanges gazeux ont été réalisées sur un sous-échantillon de génotypes des deux espèces (LI-6400, Li-Cor, Lincoln, NE, USA). Les courbes de réponse ont été normalisées par la valeur de l'ajustement à 20°C pour croissance/développement (PARENT et TARDIEU, 2012 ; YAN et HUNT, 1999).

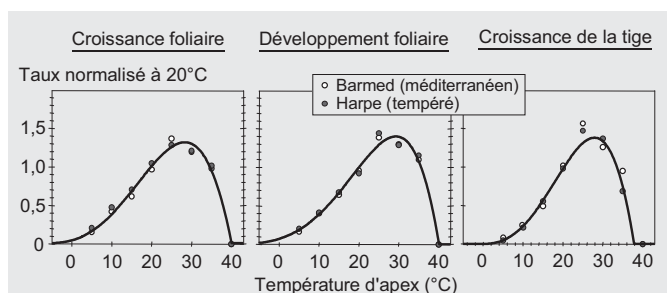


FIGURE 2 : Courbes normalisées pour 3 processus chez 2 populations de luzerne d'origines climatiques contrastées.

FIGURE 2 : Normalised curves showing plant growth and development patterns for 2 lucerne genotypes from different climatic backgrounds.

Pour un processus donné, aucune différence statistique entre les courbes normalisées n'a été observée entre les différents génotypes, quelle que soit leur origine géographique (figure 2).

Une comparaison de processus impliquant des organes/processus différents en phase hétérotrophe (tige, entre-nœud, croissance et développement foliaire) et autotrophe (radicule, coléoptile/hypocotyle) montre qu'il existe des différences significatives de réponse à la température entre processus (figure 3) notamment une dualité entre la croissance des tiges/entre-nœuds (figure 3,  $T_{\min} \approx 5^\circ\text{C}$  et  $T_{\max} \approx 38^\circ\text{C}$ ) et celle des feuilles/coléoptiles/radicules ( $T_{\min} < 0^\circ\text{C}$  et  $T_{\max} \approx 40^\circ\text{C}$ ).

La réponse de la photosynthèse à la température se distingue des processus de croissance et de développement notamment par la capacité d'acclimatation à la température de croissance (i.e. la réponse instantanée à la température dépend des régimes thermiques passés, même après normalisation). On observe une maximisation de la photosynthèse à la température de croissance par une évolution de la température optimale de la

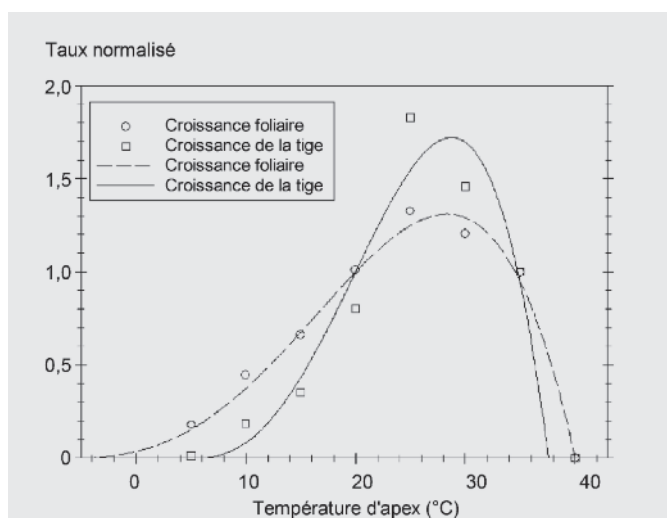


FIGURE 3 : Réponses à la température de la croissance foliaire et de la tige pour la luzerne.

FIGURE 3 : Effect of temperature on leaf and stem growth in lucerne.

photosynthèse (tableau 1). En outre, l'assimilation des génotypes d'origine méditerranéenne a été relativement plus faible aux hautes températures foliaires (ZAKA et al., 2016).

L'adaptation aux climats méditerranéen ou tempéré n'est pas expliquée par des différences de réponse à la température de la croissance et du développement végétatif. En revanche, l'assimilation photosynthétique est réduite aux fortes températures pour les génotypes méditerranéens de luzerne, en cohérence avec les rendements estivaux plus faibles de ces variétés en absence de contrainte hydrique. D'autres hypothèses sont à explorer comme la réponse à la photopériode ou l'évolution de la vitesse de croissance due à l'induction florale (KALLIDA et al., 2016).

## 2. Variabilité de réponse des espèces fourragères pérennes au stress hydrique

Les espèces herbacées font face à la sécheresse en combinant diverses stratégies : l'échappement par floraison précoce, l'évitement de la déshydratation notamment par le maintien des prélèvements hydriques grâce à un système racinaire efficace et enfin la tolérance à la déshydratation des organes de survie sous sécheresse plus sévère (LUDLOW, 1989 ; VOLAIRE et al., 2009). Dans les régions méditerranéennes à sécheresse estivale intense et chronique, certaines espèces prairiales pérennes ont aussi développé une stratégie de dormance estivale qui favorise leur survie (VOLAIRE et NORTON, 2006). Des études ont exploré la variabilité génétique des relations entre phénologie (date d'épiaison), système racinaire et sensibilité au déficit hydrique. En conditions de sécheresse plus sévère impliquant la survie des plantes, les recherches ont porté sur la relation entre dormance estivale et production fourragère saisonnière et sur le rôle des sucres dans la tolérance à la déshydratation des organes de survie.

Température de croissance ( $^\circ\text{C}$ )	Température optimale de l'assimilation nette ( $^\circ\text{C}$ )	
	Génotype G3 (tempéré)	Génotype 7_7 (méditerranéen)
5	17,0	20,0
10	24,1	26,3
20	26,8	26,3
25	31,0	31,8
30	29,3	30,1
35	37,4	34,0

TABLEAU 1 : Evolution de la température optimale de l'assimilation nette en fonction de la température de croissance pour 2 génotypes de luzerne d'origines climatiques variées.

TABLE 1 : Relationship between growth temperature and the optimum temperature for net assimilation for 2 lucerne genotypes from different climatic backgrounds.

## Variabilité de phénologie et accès à la ressource en eau

Une étude (GHESQUIÈRE *et al.*, 2015) a comparé le dactyle et la fétuque élevée : 2 variétés de chaque espèce, de types tempéré et méditerranéen, ont été soumises à 2 scénarios climatiques à Lusignan et Montpellier (POIRIER *et al.*, 2012) : S1, moyenne trentenaire du déficit hydrique annuel local et S2, réduction par deux des précipitations annuelles. Les 16 populations récoltées à l'été de l'année 3 ont été comparées à des plantes issues de leur lot initial de semences pendant deux ans dans une pépinière à Lusignan. D'autre part, la grande variabilité de la précocité d'épiaison chez le dactyle a permis de produire des croisements par paires, inter- et intra-origine, pour découpler phénologie et origine dans la réponse génétique à la sécheresse. Celle-ci a été étudiée chez 14 croisements et leur variété initiale dans un dispositif en pépinière, sous abri à pluie en été. La profondeur de l'enracinement a été évaluée par 6 prises de vues avec une caméra en thermographie infrarouge en été, avec la mesure de la température de la surface des feuilles vivantes. Les scénarios climatiques n'ont pas eu d'effets significatifs sur la pérennité des 16 populations récoltées après évaluation à Lusignan. La précocité d'épiaison a manifesté la réponse génétique la

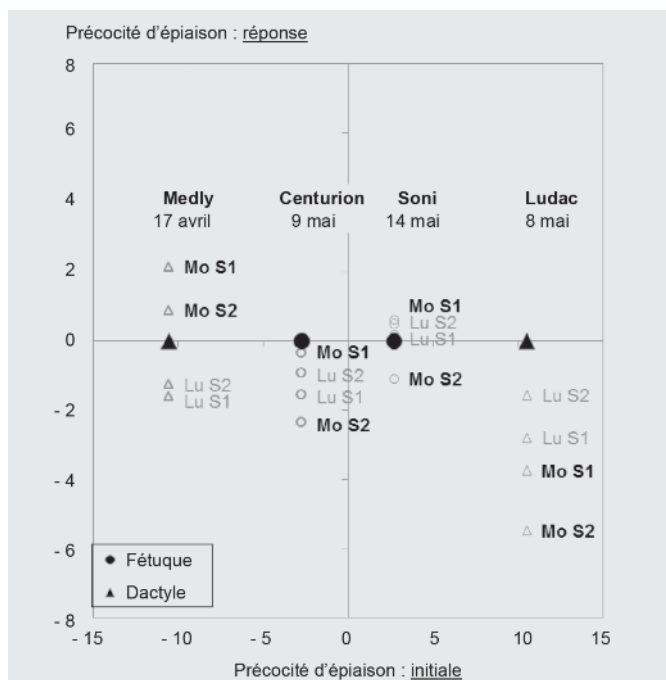


FIGURE 4 : Réponse de la précocité d'épiaison après application de 2 scénarios climatiques (S1 et S2, POIRIER *et al.*, 2012), à Lusignan et Montpellier (Lu et Mo) chez 2 variétés de dactyle (Medly, Ludac) et fétuque élevée (Centurion, Soni), d'origines méditerranéenne et tempérée respectivement (moyenne de 120 plantes par population).

FIGURE 4 : Changes in ear emergence date under 2 sets of climate-change conditions in experiments (S1 and S2, POIRIER *et al.*, 2012) conducted in Lusignan and Montpellier. Two varieties each of cocksfoot (Medly, Ludac) and tall fescue (Centurion, Soni) were used (one mediterranean and one temperate-zone native in each category; mean n of 120 plants per variety).

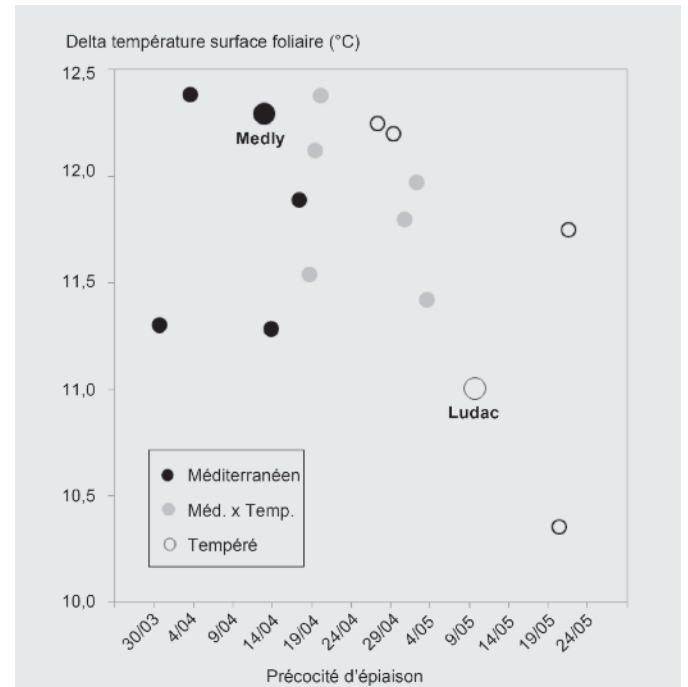


FIGURE 5 : Effet de la précocité d'épiaison sur l'augmentation de température de la surface de feuilles de dactyle après écart des précipitations (-339 mm) sous abris à pluie du 1<sup>er</sup> avril au 30 juin 2015 à Lusignan (moyenne de 40 plantes par population, 4 populations produites par croisement au sein de la variété méditerranéenne Medly, idem avec la variété tempérée Ludac, et 6 populations produites par croisement Medly x Ludac).

FIGURE 5 : Relationship between ear emergence date and leaf surface temperature in rainfall exclusion experiments (-339 mm) carried out from April 1 to June 30 in Lusignan. Different experimental varieties were produced using intravarietal crosses of a Mediterranean (Medly) or a temperate-zone (Ludac) native and using intervarietal crosses (Medly x Ludac) (mean n of 40 per variety).

plus forte (figure 4) chez la fétuque méditerranéenne et surtout chez le dactyle tempéré (Montpellier S2).

La précocité d'épiaison est plus sensible vis-à-vis de la sécheresse chez le dactyle que chez la fétuque. L'extrême précocité, déjà acquise par la variété méditerranéenne de dactyle (Medly), pourrait alors avoir été limitante pour induire une réponse vers une précocité encore plus marquée. L'étude des 14 croisements de dactyle montre des écarts de précocité encore amplifiés (figure 5). La température de surface des feuilles montre que les extrêmes de précocité au sein de chaque origine présentent une augmentation de la température de surface par rapport à leur population initiale, suggérant un système racinaire limitant déjà l'alimentation hydrique des plantes. La phénologie contribuerait à réduire la consommation d'eau (échappement) mais aussi à favoriser les prélèvements par un système racinaire suffisamment développé (évitement).

Les résultats montrent que la phénologie peut être un moyen efficace de réaction au changement climatique. Par ailleurs, comme l'observation de caractères racinaires à des fins génétiques reste très difficile, la mise

Variabes	Effectif	Moyenne	Min.	Max.	Ecart-type	h <sup>2</sup>	Kasbah	Medly
Vitesse de repousse au printemps (mm/°C.j)	180	0,63	0,28	1,05	0,15	0,24	0,4	0,57
Dormance estivale (%)	180	47	6	94	22	0,30	87	38
Date d'épiaison (j)	180	75	62	92	6	0,41	83	78

TABLEAU 2 : Statistiques élémentaires pour la descendance Kasbah x Medly, héritabilité et moyenne des parents.

TABLE 2 : Descriptive statistics for the traits of offspring from a Kasbah x Medly cross, including heritability and mean parental values.

en œuvre de techniques comme la mesure de la température de surface des feuilles par télédétection ou bien la mesure de la signature isotopique de l'eau des plantes, représentent des avancées méthodologiques importantes pour l'amélioration. Une plus grande attention doit être portée à la phénologie des graminées pour adapter la production fourragère au climat du futur.

### ■ Variabilité de dormance estivale et productivité annuelle

La dormance estivale, définie comme un arrêt de croissance et une sénescence foliaire l'été sans limitation d'eau (NORTON *et al.*, 2008), permet une meilleure survie après des sécheresses sévères (VOLAIRE et NORTON, 2006). Cependant, **une dormance estivale complète semble être associée avec une faible productivité fourragère annuelle** (NORTON *et al.*, 2008 ; SHAIMI *et al.*, 2009). L'objectif de l'étude de BARRE *et al.* (2015) était l'analyse du déterminisme génétique et écophysologique de la dormance estivale et de la productivité fourragère chez le dactyle.

Un croisement entre un individu de la variété Kasbah (marocaine) à dormance estivale complète mais peu productive et un individu de la variété Medly (croisement entre tempéré et méditerranéen) productive, résistante à la sécheresse mais non dormante, a été réalisé à l'INRA du Maroc à Rabat. Le statut hybride des descendants a été vérifié à l'aide de marqueurs moléculaires (AFLP). 229 hybrides ont été clonés et 3 clones par hybride ont été plantés en février 2011 dans une pépinière en plantes isolées à la station expérimentale de Guich (INRA, Rabat, Maroc). Les plantes ont été fertilisées au début de l'expérimentation (N, P, K) et irriguées en été. En 2012, les plantes ont été coupées à 10 cm les 31 janvier, 2 avril, 15 mai et 11 septembre. 40 unités d'azote ont été apportées après les trois premières coupes.

La hauteur des feuilles étirées des plantes a été mesurée chaque semaine en mars 2012 pour estimer la vitesse de repousse pendant la phase linéaire de croissance. La date d'épiaison correspond à la date d'émergence de 3 épis par plante et est exprimée en nombre de jours après le 1<sup>er</sup> janvier. En juillet, la sénescence du couvert aérien a été notée pour chaque plante sous irrigation pour estimer la dormance estivale. Les 229 hybrides ainsi que les parents ont été génotypés à l'aide de 80 marqueurs microsatellites, 80 marqueurs AFLP et 256 marqueurs Dart. Une carte génétique a été réalisée et des QTL ont été

identifiés avec le logiciel TetraploidMap (<http://www.bioss.ac.uk/knowledge/tetraploidmap/>).

La variabilité observée pour chaque caractère dans la descendance dépasse l'écart entre les parents (tableau 2). **Dormance estivale et vitesse de repousse sont négativement corrélés mais la relation est faible**  $r^2=0,09$  (figure 6). Il existe des individus plus dormants que le parent Kasbah et avec une vitesse de repousse supérieure à celle de Medly. D'autre part, une corrélation négative a été observée entre la vitesse de repousse au printemps et la date d'épiaison, cette corrélation négative se retrouve entre les deux parents : Medly est plus productif et précoce que Kasbah (figure 6).

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

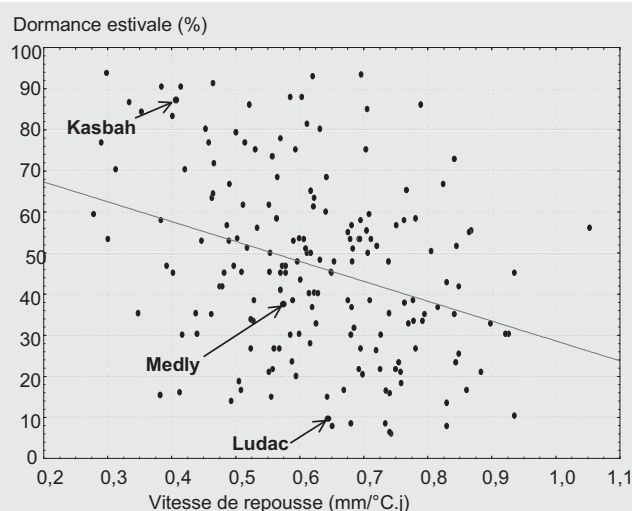
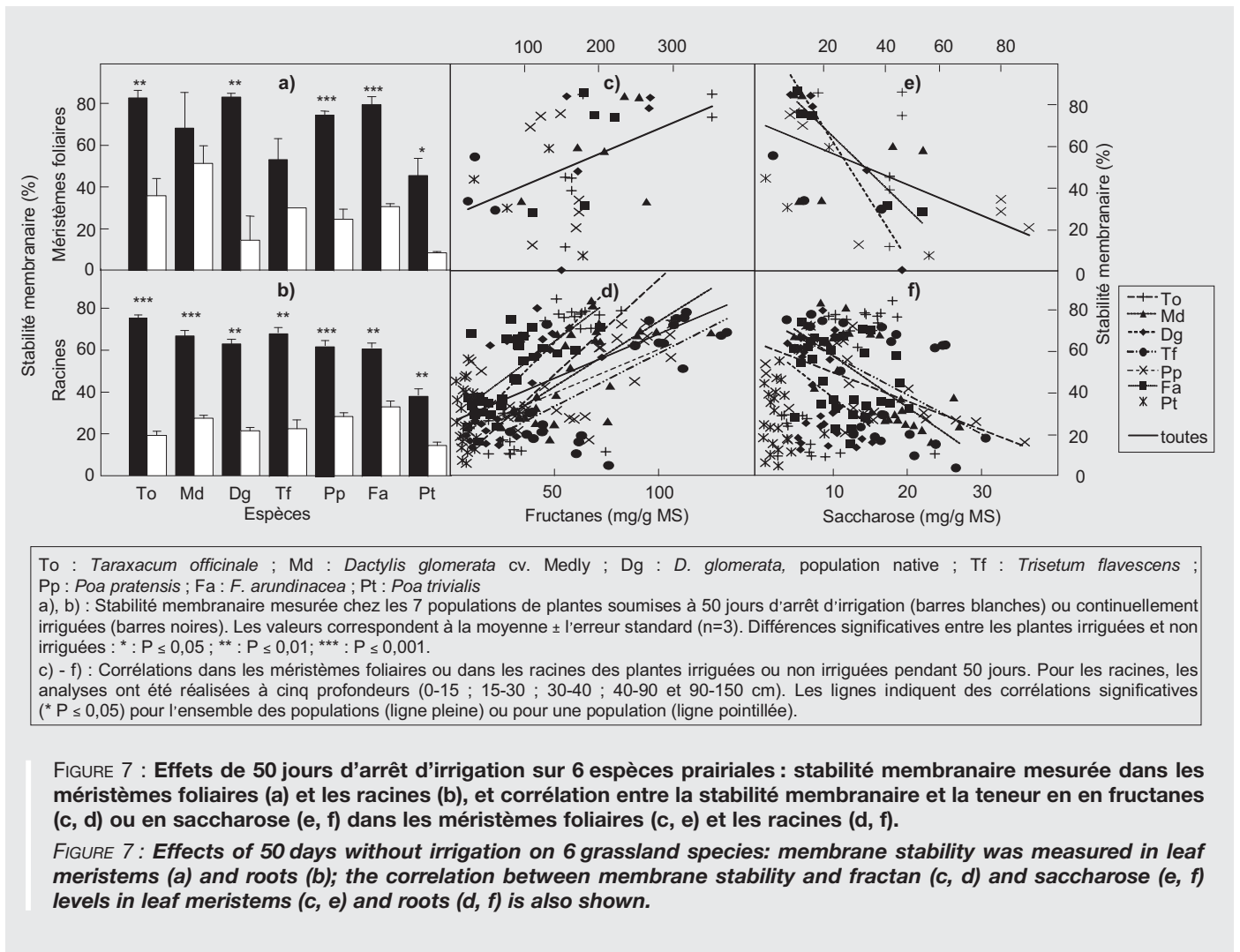


FIGURE 6 : Relation entre dormance estivale et vitesse de repousse dans une descendance entre Kasbah et Medly (Ludac : variété tempérée témoin).

FIGURE 6 : Relationship between summer dormancy and regrowth in a Kasbah x Medly cross (Ludac=control variety).



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

### ■ Variabilité de survie à la sécheresse et accumulation de fructanes

Les fructanes sont des polymères de fructose qui représentent une source de carbone mobilisée après sécheresse pour la reprise de croissance (AMIARD *et al.*, 2003 ; THOMAS, 1991). Sous stress, ils contribuent, avec le saccharose, à l'ajustement osmotique, et seraient aussi des osmoprotectants permettant la stabilisation et donc la protection des membranes (HINCHA *et al.*, 2006 et 2007). La teneur et la composition en fructanes sont donc des traits fonctionnels à prendre en compte dans les études relatives aux mécanismes de résistance à la sécheresse. L'hypothèse selon laquelle les fructanes contribuent à la résistance à la sécheresse en agissant sur l'intégrité mem-

branaire des méristèmes foliaires et aussi sur celle des racines a été testée *in vivo*.

Six espèces prairiales natives de prairies de moyenne montagne (*Taraxacum officinale* (To), *D. glomerata* (Dg), *Trisetum flavescens* (Tf), *Poa pratensis* (Pp), *F. arundinacea* (Fa), *Poa trivialis* (Pt)) et un cultivar méditerranéen (*D. glomerata* cv. Medly (Md)) ont été cultivés en conditions semi-contrôlées en monoculture dans des grands tubes (1,5 m) en PVC remplis de sol (PRUD'HOMME *et al.*, 2015). Les plantes ont été soumises à une période de sécheresse par un arrêt d'irrigation et une interception des précipitations pendant 50 jours. Les teneurs en fructanes et en saccharose ont été mesurées dans les bases des feuilles encloses (incluant les méristèmes foliaires), dans les racines et dans les organes racinaires de réserve (pivot, stolon, rhizome) au début du traitement (jour 0) et après 20 et 50 jours de traitement correspondant respectivement à une sécheresse modérée et à une sécheresse sévère. Les stabilités membranaires des méristèmes foliaires et des racines ont été mesurées chez des plantes irriguées et chez des plantes soumises à 50 jours d'arrêt d'irrigation (ZWICKE *et al.*, 2015). La mesure du pourcentage de tissus verts réalisée 15 jours après la réhydratation a permis de classer les espèces selon leur degré décroissant de survie à la sécheresse : To, Md, Dg, Tf, Pp, Fa et Pt.

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

Au cours de la sécheresse, la diminution de la stabilité membranaire est variable selon les espèces et selon les tissus (figures 7a et b). C'est dans les méristèmes foliaires de l'écotype méditerranéen de dactyle (Md) que la stabilité membranaire diminue le moins. Les larges gammes de teneurs en fructanes et saccharose ainsi que de stabilité membranaire observées sur l'ensemble des espèces ont permis de tester les corrélations entre ces deux paramètres dans les différents tissus (figures 7c, d, e, f). Pour toutes les espèces à l'exception de la plus sensible (Pt), la stabilité membranaire et la teneur en fructanes **dans les racines** sont corrélées positivement alors que les corrélations mises en évidence (Md, Dg, Pp, Tf) entre stabilité membranaire et teneur en saccharose sont négatives. En considérant l'ensemble des populations, **la stabilité membranaire des méristèmes foliaires est corrélée positivement avec la teneur en fructanes et négativement avec celle du saccharose**. Ce résultat corrobore pour la première fois *in vivo* le rôle protecteur des fructanes vis-à-vis des membranes.

## Conclusion

Outre des avancées majeures dans la connaissance en écophysiologie et en génétique, ces résultats sont prometteurs pour développer de nouvelles stratégies de sélection d'espèces fourragères afin d'améliorer leur adaptation à des contraintes climatiques accrues. Toutefois, des recherches restent nécessaires pour mieux comprendre la réponse des plantes à des stress multiples, notamment sous concentration élevée en CO<sub>2</sub> atmosphérique.

Nous avons montré que le matériel végétal d'origine méditerranéenne devient crucial, à la fois i) comme modèle d'étude pour identifier les limites de la variabilité intraspécifique des principales espèces fourragères à l'adaptation aux stress croissants et ii) comme ressource génétique pour compléter les schémas d'amélioration traditionnels basés sur du matériel d'origine tempérée, dans l'objectif de créer des variétés combinant une gamme de stratégies d'adaptation au changement climatique tout en préservant de bonnes performances agronomiques.

Accepté pour publication,  
le 1<sup>er</sup> mars 2016

**Remerciements** : Ces travaux ont été financés dans le cadre du projet CLIMAGIE du méta-programme INRA - ACCAF (Adaptation au changement climatique de l'agriculture et de la forêt).

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AHMED L.Q. (2015) : *Analyse de la variabilité inter-et intra-spécifique de cinq espèces prairiales en réponse à la température pendant la germination et la phase hétérotrophe initiale*, Université des Sciences Fondamentales et Appliquées, Poitiers.
- AHMED L.Q., ESCOBAR-GUTIÉRREZ A.J., DURAND J.L. (2015) : "Températures extrêmes et variabilité de germination", J.L. Durand et al. éd., *Adaptation des prairies semées au changement climatique*, INRA, Poitiers, 16-17 novembre 2015, 42-47.
- AMIARD V., MORVAN-BERTRAND A., BILLARD J.P., HUULT C., KELLER F., PRUD'HOMME M. (2003) : "Fructans, but not the sucrosyl-galactosides, raffinose and loliose, are affected by drought stress in perennial ryegrass", *Plant Physiology*, 132, 2218-2229.
- BARRE P., ZHOURE L., KALLIDA R., JULIER B., SHAIMI N., FAKIRI M., VOLAIRE F. (2015) : "Peut-on combiner la dormance estivale et la productivité annuelle pour des variétés adaptées au climat méditerranéen ?", J.L. Durand et al. éd., *Adaptation des prairies semées au changement climatique*, INRA, Poitiers, 16-17 Novembre 2015, 56-61.
- EL ATBA N. (2015) : *Analyse de la variabilité génétique de la réponse à la température pendant la germination chez différentes populations de Lolium perenne L.*, Faculté des Sciences Fondamentales et Appliquées, Poitiers, 20 p.
- ESCOBAR-GUTIÉRREZ A., COMBES D., RAKOCEVIC M., DE BERRANGER C., EPRINCHARD-CIESLA A., SINOQUET H., VARLET-GRANCHER C. (2009) : "Function and relationships to estimate morph-genetically active radiation (MAR) from PAR and solar broadband irradiance measurements: the case of a sorghum crop", *Agric. Forest Meteorology*, 149, 1244-1253.
- GHESSQUIÈRE M., BOURGOIN T., DURAND J.L. (2015) : "Comment la phénologie affecte-t-elle l'accès à la ressource en eau chez les graminées pérennes ?", J.L. Durand et al. éd., *Adaptation des prairies semées au changement climatique*, INRA, Poitiers, 16-17 novembre 2015, 62-71.
- HINCHA D., POPOVA A., CACELA C. (2006) : "Effects of sugars on the stability and structure of lipid membranes during drying", A. Leitmannova Liu ed., *Advances in planar lipid bilayers and liposomes*, Elsevier, Amsterdam, 189-217.
- HINCHA D., LIVINGSTON D., PREMAKUMAR R., ZUTHER H., OBEL N., CACELA C., HEYER A. (2007) : "Fructans from oat and rye: composition and effects on membrane stability during drying", *Biochimica and Biophysica Acta*, 1768, 1611-1619.
- KALLIDA R., ZHOURE L., VOLAIRE F., GUERIN A., JULIER B., SHAIMI N., FAKIRI M., BARRE P. (2016) : "Combining drought survival via summer dormancy and annual biomass productivity in *Dactylis glomerata* L.", *Frontiers in Plant Science* ; doi: 10.3389/fpls.2016.00082
- LUDLOW M.M. (1989) : "Strategies of response to water stress", K.H. Kreeb et al. (eds.), *Structural and functional responses to environmental stresses: water shortage*, SPB Academic Publishing BV, The Hague, 269-281.
- MINGUEZ M.I., RUIZ-RAMOS M., DIAZ-AMBRONA C.H., QUEMADA M., SAU F. (2007) : "First-order impacts on winter and summer crops assessed with various high-resolution climate models in the Iberian Peninsula", *Climatic Change*, 81, 343-355.
- NORTON M.R., LELIEVRE F., FUKAI S., VOLAIRE F. (2008) : "Measurement of summer dormancy in temperate perennial pasture grasses", *Austral. J. Agric. Res.*, 59, 498-509 ; DOI: 10.1071/ar07343
- OLESEN J.E., CARTER T.R., DIAZ-AMBRONA C.H., FRONZEK S., HEIDMANN T., HICKLER T., HOLT T., MINGUEZ M.I., MORALES P., PALUTIKOF J.P., QUEMADA M., RUIZ-RAMOS M., RUBAEK G.H., SAU F., SMITH B., SYKES M.T. (2007) : "Uncertainties in projected impacts of climate change on European agriculture and terrestrial ecosystems based on scenarios from regional climate models", *Climatic Change*, 81, 123-143.



- 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, 3632-3646.
- PRUD'HOMME M., ZWICKE M., PICON-COCHARD C., VOLAIRE F., MORVAN-BERTRAND A. (2015) : "Les fructanes protègent les cellules contre les sécheresses modérées et intenses", J.L. Durand *et al.* éd., *Adaptation des prairies semées au changement climatique*, INRA, Poitiers, 16-17 novembre 2015, 72-77.
- SAMPOUX J.P., BAUDOUIN P., BAYLE B., BEGUIER V., BOURDON P., CHOSSON J.F., DENEUBOURG F., GALBRUN C., GHESQUIERE M., NOEL D., PIETRASZEK W., THAREL B., VIGUIE A. (2011) : "Breeding perennial grasses for forage usage: An experimental assessment of trait changes in diploid perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) cultivars released in the last four decades", *Field Crops Res.*, 123, 117-129.
- SHAIMI N., KALLIDA R., VOLAIRE F., AL FAIZ C. (2009) : "Summer dormancy in orchardgrass: evaluation and characterization through ecophysiological and genetic studies", *Crop Sci.*, 49, 2353-2358.
- THOMAS H. (1991) : "Accumulation and consumption of solutes in swards of *Lolium perenne* during drought and after rewatering", *New-Phytologist*, 118, 35-48.
- TRNKA M., OLESEN J.E., KERSEBAUM K.C., SKJELVAG A.O., EITZINGER J., SEGUIN B., PELTONEN-SAINIO P., ROTTER R., IGLESIAS A., ORLANDINI S., DUBROVSKY M., HLAVINKA P., BALEK J., ECKERSTEN H., CLOPPET E., CALANCA P., GOBIN A., VUCETIC V., NEJEDLIK P., KUMAR S., LALIC B., MESTRE A., ROSSI F., KOZYRA J., ALEXANDROV V., SEMERADOVA D., ZALUD Z. (2011) : "Agroclimatic conditions in Europe under climate change", *Global Change Biol.*, 17, 2298-2318.
- VOLAIRE F., NORTON M. (2006) : "Summer dormancy in perennial temperate grasses", *Annals of Botany*, 98, 927-933.
- VOLAIRE F., NORTON M.R., LELIEVRE F. (2009) : "Summer drought survival strategies and sustainability of perennial temperate forage grasses in mediterranean areas", *Crop Science*, 49, 2386-2392.
- VOLAIRE F., BARRE P., BÉGUIER V., BOURGOIN T., DURAND J., GHESQUIÈRE M., JAUBERTIE J., LITRICO I., NOËL D. (2013) : "Quels idéotypes de plantes fourragères pour des prairies adaptées au changement climatique ?", *Fourrages*, 214, 119-126.
- YAN W., HUNT L. (1999) : "An equation for modelling the temperature response of plants using only the cardinal temperatures", *Annals of Botany*, 84, 607-614.
- ZAKA S., AHMED L.Q., ESCOBAR-GUTIÉRREZ A.J., DURAND J.L., LOUARN G. (2015) : "Les températures cardinales des grandes fonctions de production chez deux plantes fourragères pérennes", J.L. Durand *et al.* éd., *Adaptation des prairies semées au changement climatique*, INRA, Poitiers, 16-17 novembre 2015, 48-55.
- ZAKA S., FRAK E., JULIER B., GASTAL F., LOUARN G. (2016) : "Intraspecific variation in thermal acclimation of photosynthesis across a range of temperatures in a perennial crop", *AoB PlantS*, sous presse.
- ZWICKE M., PICON-COCHARD C., MORVAN-BERTRAND A., PRUD'HOMME M., VOLAIRE F. (2015) : "What functional strategies drive drought survival and recovery of perennial species from upland grassland?", *Annals of Botany*, 116, 1001-1015.



Association Française pour la Production Fourragère

---

La revue *Fourrages*

est éditée par l'Association Française pour la Production Fourragère

**[www.afpf-asso.org](http://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](mailto:afpf.versailles@gmail.com)

Association Française pour la Production Fourragère