

Quelles innovations variétales face au changement climatique ? Les marges de progrès génétique chez les graminées fourragères

M. Ghesquière¹, T. Bourgoïn², J.-L. Durand¹, F. Volaire³, J.-P. Sompoux¹

En quoi le changement climatique modifie-t-il les perspectives d'amélioration des espèces fourragères ? La construction de schémas de sélection nouveaux et leur mise en œuvre sur le long terme, intégrant toutes les ressources de variabilité génétique et de technologies disponibles, permettront un progrès génétique à la hauteur des enjeux du changement climatique.

RÉSUMÉ

Les études réalisées à des échelles très contrastées par le projet CLIMAGIE montrent que la variabilité génétique de la réponse aux variables climatiques est considérable, aussi bien entre populations naturelles qu'au sein d'une même variété. De nombreuses actions ont été entreprises au cours du projet : utilisation en croisement d'écotypes méditerranéens, de sous-ensembles di- et tétraploïdes au sein d'un même complexe d'espèces, modélisation de la variabilité génétique naturelle en fonction de variables spatiales et climatiques, contrôle du déficit hydrique dans des dispositifs expérimentaux sous abris à pluie, mesure de température de surface des feuilles, marquage moléculaire... Le changement climatique renouvelle ainsi le cadre habituel d'expression de la variabilité génétique des fourrages et les approches expérimentales à conduire.

SUMMARY

Confronting climate change using plant genetic diversity: available margin of improvement in forage grasses

How will climate change affect the breeding of forage species? This question was addressed by the CLIMAGIE research project using multiscale experimental approaches. Among others, these included i) performing crosses of Mediterranean natives and of diploid and tetraploid plants found within the same species complexes; ii) modelling the distribution of natural diversity at various spatial scales; iii) controlling water deficit levels in field trials (i.e., via rainfall exclusion); iv) measuring leaf surface temperature via remote sensing; and v) performing molecular genotyping. The results show that plant responses to climatic factors are framed by the substantial genetic variation that is present in natural populations as well as in specific cultivars. To confront the challenges associated with climate change, we will need to exploit targeted breeding programmes that make use of all currently available genetic resources and technologies and that carry out experiments over the long term.

Le changement climatique précipite l'amélioration des espèces fourragères sans que nous connaissions encore les formes que prendra la production fourragère dans un monde à +2°C : sera-t-elle toujours réalisée majoritairement par la prairie ? Et confinée dans les régions climatiques les plus favorables ?

L'alimentation des ruminants restera-t-elle le premier service attendu des prairies et, ainsi, l'objectif prioritaire de l'amélioration des espèces de graminées et légumineuses pérennes ? (HUYGHE *et al.*, 2015 ; SOUSSANA, 2015). Les interrogations sont au moins aussi nombreuses que les leviers d'action par les pratiques

AUTEURS

1 : INRA, URP3F, Le Chêne, RD 150, BP 80006, F-86600 Lusignan ; Marc.Ghesquiere@lusignan.inra.fr

2 : Agri-Obtentions, Le Chêne, RD 150, BP 80006, F-86600 Lusignan

3 : INRA, USC 1338, UMR 5175, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, Université de Montpellier, Université Paul Valéry, EPHE, 1919 route de Mende, F-34293 Montpellier

MOTS CLÉS : Changement climatique, dactyle, facteur milieu, fétuque élevée, fourrage, génomique, graminée, marqueur moléculaire, méthode, population naturelle, prairie, progrès génétique, sécheresse, sélection variétale, variabilité intraspécifique, zone méditerranéenne, zone tempérée.

KEY-WORDS : Climatic change, cocksfoot, cultivar breeding, drought, environmental factor, forage, genetic progress, genomics, grass, grassland, intraspecific variability, mediterranean region, method, molecular marking, natural population, tall fescue, temperate region.

RÉFÉRENCE DE L'ARTICLE : Ghesquière M., Bourgoïn T., Durand J.-L., Volaire F., Sompoux J.-P. (2016) : "Quelles innovations variétales face au changement climatique ? Les marges de progrès génétique chez les graminées fourragères", *Fourrages*, 225, 29-38.

culturelles et zootechniques, parmi lesquels l'amélioration intervient très en amont de la chaîne de production fourragère et sa transformation en produits animaux.

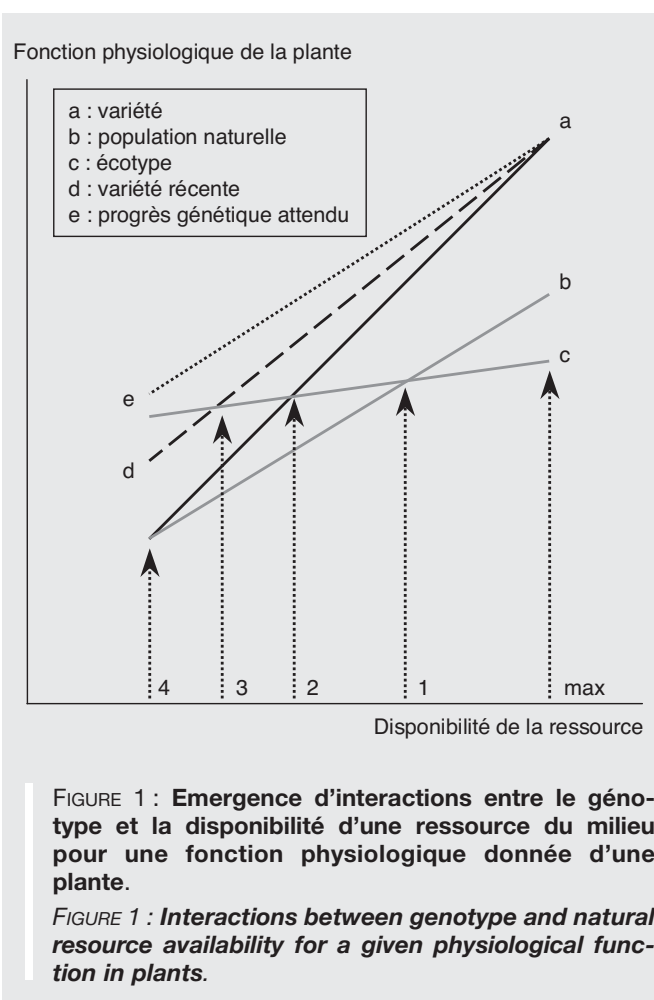
Quoiqu'il en soit, la prairie et les cultures fourragères pérennes sont, avec les forêts, parmi les milieux anthropisés où la variabilité génétique des plantes peut être traitée aux deux niveaux, espèce et population. **Des prairies semées de une à plusieurs espèces, et de une à plusieurs variétés pour chaque espèce, font i) de la génétique, une réponse particulièrement diversifiée face au changement climatique, et ii) de l'amélioration végétale, le principal levier d'action envisagé dans les années à venir.** L'amélioration des plantes reste néanmoins un processus long ; 10 années sont nécessaires entre la mise en œuvre d'un nouvel objectif de sélection et sa traduction en nouvelles variétés fourragères, quoique indiscutablement efficace. Une évaluation récente des variétés de ray-grass anglais inscrites au catalogue français depuis 40 ans montre que la sélection a été capable d'un progrès génétique régulier et pour de nombreux caractères simultanément alors que certains étaient jugés incompatibles comme la productivité et la qualité (SAMPOUX *et al.*, 2011).

Mais le changement climatique est le domaine par excellence des interactions génotype x milieu. Cet article tente d'en dresser une typologie chez les espèces fourragères au travers des expérimentations entreprises dans le volet génétique du métaprogramme multidisciplinaire ACCAF de 2011 à 2015 (DURAND *et al.*, 2015).

1. Loi de réponse et interaction Génétique x Climat

Les lois de réponse décrivent sous la forme d'une fonction mathématique générale la relation quantitative entre une fonction physiologique de la plante (croissance, photosynthèse...) et un facteur du milieu (température, photopériode, teneur en éléments fertilisants de l'eau du sol...). La forme de la relation dépend de la fonction physiologique étudiée et de l'étendue de la variation du facteur du milieu. Elle permet en particulier d'identifier la valeur du facteur du milieu déterminant un maximum pour la fonction de la plante avec notamment le domaine de variation du facteur où la variation de la fonction de la plante va être croissante (réponse positive) et celui où celle-ci va être au contraire décroissante (réponse négative). La température est un facteur qui illustre bien la diversité des situations que l'on peut rencontrer chez les espèces fourragères et qui a été particulièrement étudié dans le cadre du projet CLIMAGIE (AHMED *et al.*, 2015 ; ZAKA *et al.*, 2015).

Les lois de réponse facilitent la compréhension des interactions génotype x milieu en en donnant une représentation géométrique simple. La figure 1 illustre, au moyen d'une fonction linéaire croissante, la réponse que l'on peut attendre d'une variable agronomique, par exemple le rendement annuel en biomasse, en fonction de la disponibilité d'une ressource du milieu comme l'eau.



Dans cette représentation, la variabilité génétique peut être évaluée comme la variation autour d'une loi de réponse unique (a) qui serait complètement déterminée au plan physiologique. Si les variations ne consistaient qu'en translations parallèles à cette loi de réponse moyenne, le classement d'objets génétiques, espèces ou populations, dans un objectif de sélection ne poserait pas de difficultés particulières en restant inchangé lorsque la variable climatique parcourt son domaine de variation. En revanche, les interactions génétiques, et les difficultés, apparaissent quand les lois de réponses s'écartent significativement du modèle général, et sous deux cas de figure : i) amplification de la réponse pour une partie, souvent extrême, du domaine de variation mais sans modifier le classement des espèces et populations (a, b, d, e) ; ii) intersection avec la réponse moyenne résultant alors en une inversion du classement (c) autour d'une, ou de plusieurs, valeur seuil (1, 2, 3, figure 1).

■ Variétés améliorées vs populations spontanées

Les lois de réponses de type (b) (figure 1) sont celles des populations naturelles et vis-à-vis desquelles les variétés fourragères matérialisent l'amélioration réalisée en moyenne par la sélection depuis son origine. **L'amélioration des plantes sélectionne progressivement tout un ensemble de gènes contribuant à une expression des**

caractères d'autant plus marquée que les ressources du milieu sont proches de l'optimum. Si l'écart est toujours en faveur des variétés, il tend à se réduire d'autant plus que les conditions de milieu deviennent limitantes (d).

Cette situation est bien illustrée dans les situations où variétés et diversité naturelle de la même espèce se côtoient comme c'est souvent le cas en production fourragère entre prairies naturelles ou pérennisées et prairies temporaires issues de semis et ressemis pour pallier des dégradations locales (SAMPoux *et al.*, 2013). Pour documenter cette situation, 4 500 plantes de ray-grass ont été récoltées de façon spatialisée sur un site d'un demi-kilomètre carré environ à proximité de Genouillac en Charente limousine. Le site se composait d'une mosaïque de parcelles, pour environ 55 % de la surface en prairies naturelles, 35 % en prairies semées et 10 % en cultures annuelles. Dans les prairies naturelles, le ray-grass anglais diploïde représentait l'espèce de graminées la plus abondante tandis que les prairies semées avaient eu aussi recours à des variétés de ray-grass d'Italie, hybride, di- ou tétraploïdes, en pur ou en mélange. La totalité des plantes collectées ont été clonées en deux éclats puis repiquées dans un dispositif expérimental en pépinière de plantes espacées à 0,70x0,70 m à Lusignan et observées deux années de suite. Une analyse factorielle discriminante sur des caractères de phénologie et de taille des plantes a permis de distinguer 5 classes parmi le ray-grass d'origine spontanée, bien différenciées de l'ensemble des variétés qui avaient été semées, éventuellement ressemées au cours des années d'exploitation du site (figure 2). Au premier ordre et vis-à-vis de ces 5 classes, les variétés se distinguent par une date d'épiaison plus tardive et des feuilles à limbe plus long, caractères favorables à la productivité. De plus, une carte interpolée des variations spatiales de la date d'épiaison chez le ray-grass spontané montre que les plantes les

plus tardives se trouvent dans les zones basses et humides du site, suggérant un possible effet de sélection dans la distribution des plantes sur le site.

Ces observations confirment, en situation, la réalité de l'amélioration génétique qui a été observée chez cette espèce par la sélection (SAMPoux *et al.*, 2011) et sa valeur généraliste devant la diversité naturelle. Ceci étant, il est remarquable de noter combien les deux origines de ray-grass, spontanée et introduite par le semis de variétés, peuvent coexister, à faible distance les unes des autres et sur plusieurs dizaine d'années, sans perdre de leur différenciation. A l'évidence, les zones de ray-grass spontané n'ont pas été envahies par les variétés semées de ray-grass, soulignant ainsi que **la pérennité des prairies naturelles est de loin assurée par multiplication végétative** et non par reproduction sexuée et dissémination de graines. Il est également intéressant de noter que, pour d'autres caractères comme la remontaison et la pérennité, la diversité génétique locale peut demeurer largement aussi grande qu'entre variétés et en couvrant une variabilité de nature interspécifique, du ray-grass d'Italie au ray-grass anglais (axe vertical de la figure 2).

■ Adaptation des écotypes

Les réponses de type (c) (figure 1) représentent des populations spécifiquement adaptées à des conditions de milieu limitantes avec l'expression de fortes interactions génotype x climat. **Des conditions de milieu particulièrement stressantes modifient complètement le niveau de compétition entre individus et/ou le type d'exploitation des ressources au point que les populations qui en sont caractéristiques (écotypes) sont défavorisées lorsque les facteurs du milieu sont à l'optimum.** L'interaction génotype x climat se caractérise alors par une stabilité de la réponse des écotypes lorsque la contrainte se développe

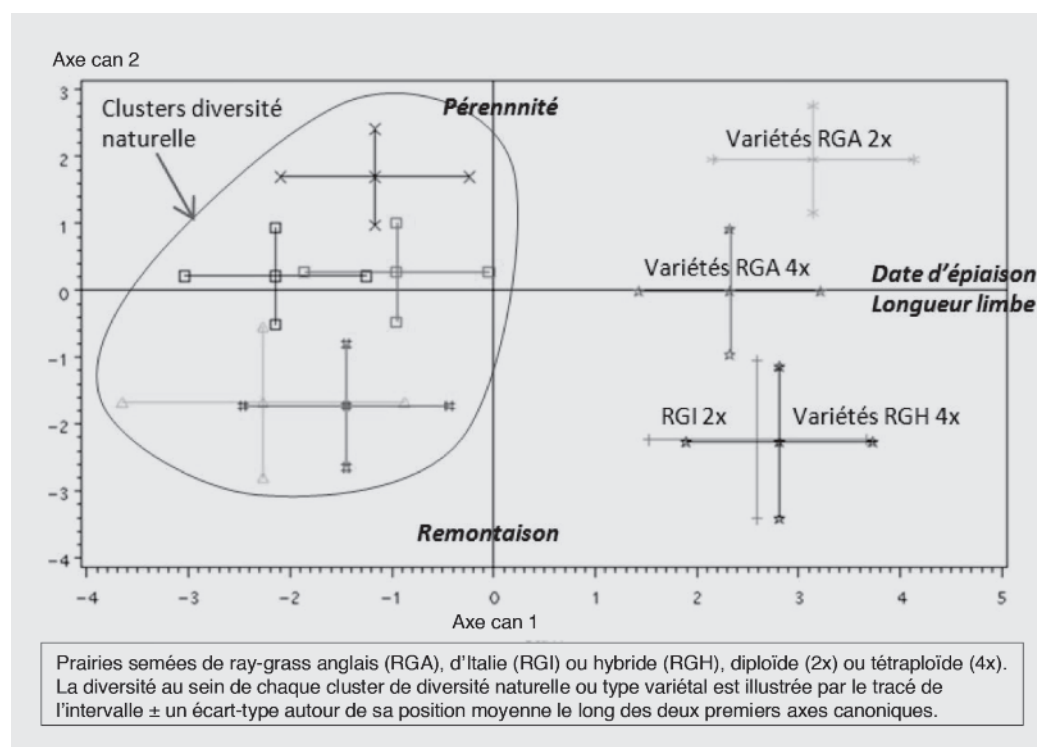
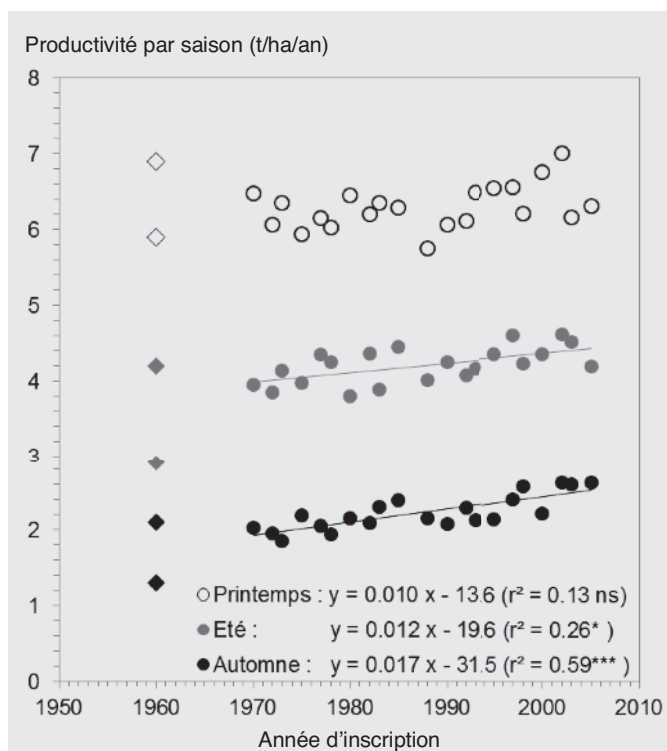


FIGURE 2: Echantillonnage de plantes de ray-grass dans un site d'élevage semi-extensif de Charente limousine (Genouillac) pour l'analyse de la diversité génétique des prairies.

FIGURE 2: Results of genetic analyses of perennial ryegrass diversity; samples were collected from grasslands at a semi-extensive animal production site in Limousine Charente (Genouillac).



Données de rendement corrigées de la précocité d'épiaison par un modèle linéaire. La signification de la régression de la productivité en fonction de l'année est donnée au risque $P < 0,001$ (***) , $0,01 < P < 0,05$ (*) et $P > 0,05$ (ns). Les points symbolisés par un losange et positionnés en 1960 situent les valeurs extrêmes prises par 7 populations naturelles originaires de Belgique, Danemark, Hongrie, Irlande, Ukraine, Bretagne et Centre en France (adapté de SAMPOUX *et al.*, 2011)

FIGURE 3 : Progrès génétique de la distribution saisonnière de la productivité chez 21 variétés de ray-grass anglais diploïdes de précocité intermédiaire à tardive inscrites au catalogue français des variétés fourragères entre 1971 et 2004.

FIGURE 3 : Genetic improvements made to seasonal productivity for 21 late and intermediate diploid perennial ryegrass varieties that were added to the French registry of forage varieties between 1971 and 2004.

(niveau 1) vis-à-vis des populations d'autres origines qui, elles, sont d'autant plus déprimées que le niveau de la contrainte augmente (niveau 4). Un exemple particulièrement net est présenté par la réponse de la productivité d'écotypes méditerranéens de fétuque et dactyle, systématiquement supérieure à celle des variétés conventionnelles en conditions méditerranéennes mais inférieure à celles-ci dès que le milieu devient moins limitant (MOUSSET *et al.*, 1992 ; VOLAIRE *et al.*, 2009 ; POIRIER *et al.*, 2012).

Définir le seuil d'inversion de la réponse, c'est-à-dire la valeur du facteur autour de laquelle le classement des populations s'inverse (figure 1), est critique en termes d'objectif d'amélioration, notamment quand le climat est appelé à changer rapidement et dans un sens plus contraignant à la production. Ce seuil a été quantifié autour de 500 mm de déficit hydrique annuel dans une expérience reproduisant des scénarios climatiques du futur (POIRIER *et al.*, 2012 ; DÉQUÉ, 2015). Le seuil très

élevé explique entre autres que le catalogue variétal français des deux espèces ne comporte pratiquement aucune variété dérivée d'écotypes méditerranéens.

■ Progrès génétique

Le type (d) représente le progrès génétique tel qu'il peut être apprécié au travers d'expérimentations où sont comparées les performances de variétés inscrites sur une longue période. Chez le ray-grass anglais, on observe que la réponse de la productivité est originale chez les espèces fourragères pérennes par rapport aux espèces annuelles au sens où c'est sur les coupes d'été et d'automne et non celles du printemps que le progrès génétique a été le plus manifeste (SAMPOUX *et al.*, 2011, figure 3). Ainsi, **l'amélioration de la productivité des plantes fourragères semble consister à rendre les variétés moins sensibles aux stress en reculant le seuil** (niveaux 1 à 3 de la figure 1) **à partir duquel les performances commencent à diminuer significativement plutôt qu'à augmenter le niveau absolu des performances quand les conditions de culture sont optimales**. Ceci étant, lorsque les conditions climatiques deviennent extrêmes et que la survie individuelle des plantes est engagée (niveau 4), le niveau des variétés apparaît bien inférieur à celui d'écotypes spécifiquement adaptés, ce qui interpelle les sélectionneurs sur leur utilisation possible en croisement pour créer soit des variétés typiquement adaptées à un climat ou une région donnée, soit des variétés plus généralistes, susceptibles de garantir une production d'herbe sur de vastes zones fourragères mais à climat plus incertain entre années et saisons.

■ Les idéotypes du futur

La réponse (e) (figure 1) constitue le domaine des idéotypes de variétés de graminées fourragères prenant en compte le développement des contraintes climatiques : des performances maintenues plutôt qu'augmentées en situation optimale, pour des performances améliorées en situation de contraintes. Le challenge pour l'amélioration est donc de définir les conditions, ressources et méthodes permettant à la sélection d'être la plus efficace pour ces objectifs en tirant le meilleur parti des interactions génétique x milieu.

2. Les ressources pour l'amélioration

Les études entreprises au cours du projet CLIMAGIE soulignent la diversité des situations et les échelles de variabilité étudiées, fonctionnelle, génétique, inter- et intraspécifique, et l'enjeu du changement climatique pour l'amélioration devant combiner simultanément des aspects d'adaptation et de performance. L'amélioration des espèces fourragères poursuivrait-elle des objectifs inatteignables ? Serait-elle dépourvue d'efficacité en perdant plus de variabilité génétique qu'elle ne la recombine favorablement, génération après génération ? Les leviers d'action de l'amélioration ne sont pas tous d'ordre génétique *stricto sensu* en incluant notamment des aspects

méthodologiques : précision des mesures, étendue de la variabilité étudiée, nature physiologique et intensité du stress, degré de réalisme des conditions expérimentales simulées... Les différents angles d'attaque sont mis ici brièvement en perspective.

■ Variabilité génétique

• Variabilité propre aux populations et variétés

Les variétés fourragères sont atypiques au sens où, si elles sont homogènes phénotypiquement, les individus qui les composent ne sont pas identiques du point de vue génétique, contrairement à presque toutes les espèces végétales cultivées. Un résultat marquant du projet CLIMAGIE a été de montrer que **des scénarios climatiques appliqués à des parcelles semées d'une seule et même variété de graminée étaient capable d'engendrer, en une seule génération, des changements phénotypiques importants par rapport aux variétés initiales et pour de nombreux caractères simultanément** (GHESQUIÈRE *et al.*, 2014 et 2015).

Ces résultats ne peuvent s'expliquer que par sélection de certains individus au sein de chacune des variétés qui avaient été semées et qu'à condition qu'il ait existé encore suffisamment de variabilité génétique pour répondre aux pressions de sélection de nature climatique. L'amplitude des réponses observées, sur la précocité d'épiaison, la biomasse récoltée et la vitesse de croissance, en moyenne et à certaines saisons, ont été considérables, parfois du même ordre de grandeur que les réponses obtenues par les sélectionneurs dans leurs pépinières. Ceci étant, le sens de la sélection n'est clairement pas le même, privilégiant nettement les mécanismes d'évitement du stress hydrique quand seule la survie des plantes est en jeu. **Ainsi, sélection par le sélectionneur et sélection par le milieu, si elles obéissent aux mêmes principes de reproduction différenciée des individus au sein d'une population après passage d'une contrainte climatique, ne partagent pas les mêmes « objectifs » apparents.** Dans sa revue sur les mécanismes de tolérance à la sécheresse chez les herbacées spontanées, KOOYERS (2015) souligne bien que les variétés à rechercher doivent être capables de répondre à des sécheresses épisodiques mais sans sacrifier leur productivité en conditions de croissance optimale.

Les réponses adaptatives n'engagent pas non plus les mêmes caractères suivant les espèces, les stratégies d'évitement se concentrant sur le ou les caractères pour lesquels la variabilité génétique est la plus grande et l'impact sur la valeur sélective (ou *fitness* en anglais) des individus, le plus grand également. Ainsi, le dactyle semble privilégier la reproduction sexuée avec des plantes sensiblement plus précoces à épiaison au printemps pour réduire les effets du déficit hydrique en été (GHESQUIÈRE *et al.*, 2015). Chez la fétuque élevée, c'est le potentiel de croissance en conditions optimales qui est réduit, vraisemblablement pour limiter les besoins en eau ultérieurement, et surtout, la croissance qui est reportée

en automne, à des températures plus basses mais sans la contrainte hydrique. La réponse de la croissance en automne présente aussi une interaction remarquable entre lieux d'essais chez la fétuque élevée d'origine méditerranéenne ; récoltée à Montpellier et sous le scénario climatique le plus sévère, la réponse de la croissance en automne est encore plus manifestement orientée vers le type méditerranéen que lorsqu'elle est récoltée à Lusignan, où la même variété répond par une réponse vers le type tempéré.

Ces exemples montrent que **la variabilité naturelle des espèces, quand elle disponible, n'est pas nécessairement directement utilisable pour la création de variétés améliorées sans compromis sur des critères de performances.** La recombinaison génétique, par croisement contrôlé suivi de sélection, est le moyen pour repousser le plus loin possible les limites de ces compromis, ce qui sera examiné dans la suite. Quoiqu'il en soit, cette possibilité d'adaptation au milieu par évolution de la variabilité génétique initialement présente dans les variétés, de la même façon que chez les populations naturelles, est un atout qui n'a été que peu pris en compte jusqu'à maintenant en amélioration des plantes fourragères. Cette propriété, ajoutée à une plasticité phénotypique exceptionnelle par le tallage, apparaît bien comme un mécanisme essentiel de la pérennité des prairies de graminées et de la résilience de leurs performances (LITRICO *et al.*, 2015).

• Variabilité entre populations et variétés

Différenciation spatiale : Les collections de populations naturelles réalisées par les centres de ressources génétiques sont toujours des sources de variabilité génétique essentielles pour l'amélioration ; elles constituent aussi un matériel très pertinent pour l'étude de la distribution spatiale de la variabilité génétique des espèces fourragères et pour mettre en évidence le rôle de la sélection, notamment par les facteurs climatiques (SAMPOUX *et al.*, 2015).

Un exemple en est fourni dans le projet CLIMAGIE par l'étude de 352 populations de ray-grass anglais collectées en Bulgarie, Croatie, Irlande et Espagne par le centre de ressources génétiques de l'IPK de Malchow en Allemagne (SAMPOUX *et al.*, 2013 et 2015). Les populations ont été décrites phénotypiquement à raison d'une centaine de plantes par population. L'analyse des données effectuée en collaboration entre le centre de ressources génétiques de l'IPK et celui de Lusignan a cherché à établir des corrélations entre la diversité phénotypique et les coordonnées spatiales des populations (longitude, latitude et altitude) et si celles-ci dépendaient de l'échelle de l'analyse. Pour cela, une première analyse a été réalisée sur les données brutes, c'est-à-dire en faisant jouer toute l'étendue de la diversité phénotypique observée. A cette échelle, ce sont la longitude et la latitude qui structurent le plus fortement la diversité en associant une date d'épiaison tardive, une résistance élevée au froid en fin d'hiver et à l'ensemble des maladies à l'exception de la rouille, chez les populations du nord et de l'ouest. Une

deuxième analyse, en centrant cette fois la distribution des variables phénotypiques sur la moyenne de chaque pays, fait disparaître ces corrélations pour montrer une association de l'altitude des sites de collecte avec une tolérance au froid élevée en fin d'hiver, la vigueur au printemps et une forte biomasse de plantes.

Polypléidisation et introgression : A ces changements graduels, les graminées fourragères ajoutent un autre mécanisme évolutif particulièrement puissant, la polypléidisation. Au contraire des ray-grass dont les variétés tétraploïdes ont été obtenues par doublement artificiel du nombre de chromosomes, de nombreuses espèces de graminées sont organisées en niveaux de ploïdie croissants : de diploïde, le niveau naturel à 14 chromosomes, jusqu'à décuploïde à 70 chromosomes chez certaines espèces du genre *Festuca* apparentées à la fétuque élevée. L'événement qui en est à l'origine est la non-réduction gamétique et se produit naturellement à faible fréquence. Il entraîne cependant un fort avantage sélectif lorsqu'il permet l'hybridation entre espèces diploïdes apparentées par simple accumulation de leur valeur adaptative respective. Le dactyle tétraploïde, *D. glomerata glomerata*, répandu sous sa forme spontanée sur tout le continent eurasiatique et représentant la quasi-totalité des variétés cultivées, procède de ce système évolutif particulièrement rapide et efficace pour conquérir de vastes biotopes (STEBBINS et ZOHARY, 1959 ; BORRIL, 1978 ; LUMARET, 1985). Les échanges entre forme diploïde et forme tétraploïde d'une même espèce de dactyle, souvent indistinguables, se poursuivent encore dans les quelques régions du sud de l'Europe et du Maghreb où elles coexistent (BORRIL, 1978 ; LUMARET, 1988) et ont été exploitées pour l'amélioration (MOUSSET et CHOSSON, 1986 ; MOUSSET et GHESQUIÈRE, 1988). L'allongement de la souplesse d'exploitation par un démarrage précoce du départ en végétation au printemps a été ainsi obtenu par croisement avec des dactyles tétraploïdes d'Espagne et du nord du Portugal introgressés respectivement des espèces *D. galician* et *D. lusitanica*. Les variétés inscrites par Agri-Obtentions à partir de 1997 présentent dans leur généalogie une proportion de 1 parent sur 8 d'origine exotique (Ludac, 1997), 1 sur 4 (Ludovic et Luron, 1998) et jusqu'à 1 sur 2 pour la variété Luplan inscrite en 2000. Dans d'autres cas, c'est l'autre sous-espèce tétraploïde de dactyle, *D. glomerata hispanica*, bien adaptée aux conditions climatiques méditerranéennes qui a pu être valorisée, comme la variété Lustica (2006) sélectionnée à partir de populations naturelles du Cap Corse prospectées par l'INRA en 1987. La variété Medly (1997), fréquemment utilisée comme témoin du comportement méditerranéen, dérive quant à elle de 9 génotypes issus d'hybridation entre dactyles du sud de la France et dactyles originaires du Maroc ou d'Australie mais après introduction dans ces pays ; bien que non déterminée précisément, la phénologie et la morphogénèse de Medly laissent supposer une contribution importante de *D. glomerata hispanica* dans sa généalogie.

Le projet CLIMAGIE a poursuivi cette démarche par l'étude de croisements F1 entre dactyle d'origine continentale et populations tétraploïdes collectées en Algérie

en 1988 (MOUSSET et ANGEVAIN, 1988) et au contact des espèces diploïdes *D. mairei* (BORRIL et LIDNER, 1971) et *D. castellata* (BORRIL et CAROLL, 1969). Observés en pépinière par Agri-Obtentions à Lusignan de 2012 à 2015, le dénombrement chromosomique par cytométrie en flux a confirmé la fréquence de formes tripléïdes mais néanmoins de bonne valeur agronomique parmi les croisements réalisés en utilisant des génotypes de chaque origine alternativement comme parent mâle ou femelle. La productivité en semences de ces plantes issues d'introgression directe est actuellement en étude pour connaître leur potentiel de valorisation en variétés, la question étant de savoir si le retour à un niveau chromosomique tétraploïde restera significativement associé aux caractères d'adaptation à des conditions sèches transmis par les espèces diploïdes d'Algérie.

A la suite de l'évaluation des populations récoltées sous scénario climatique (GHESQUIÈRE et al., 2014, 2015), 45 croisements entre les variétés de dactyle tempérée (Ludac) et méditerranéenne (Medly) ont été réalisés après avoir choisi au sein de chaque variété des génotypes soit très précoces, soit très tardifs à épiaison. Ces croisements sont étudiés depuis 2014 à l'INRA de Lusignan (URP3F) pour évaluer le rôle de la précocité dans l'adaptation à une sécheresse sévère, en particulier un taux élevé de survie en parcelle chez la variété méditerranéenne très précoce Medly. Quatre croisements MedlyxMedly et LudacxLudac et 6 croisements MedlyxLudac, ont été choisis de façon à couvrir une gamme extrême de précocité aussi bien inter- qu'intra-origine. Ils ont fait l'objet d'un essai sous conditions d'abri à pluie à Lusignan avec mesure de la température de surface foliaire par caméra thermique dont les résultats sont rapportés plus loin.

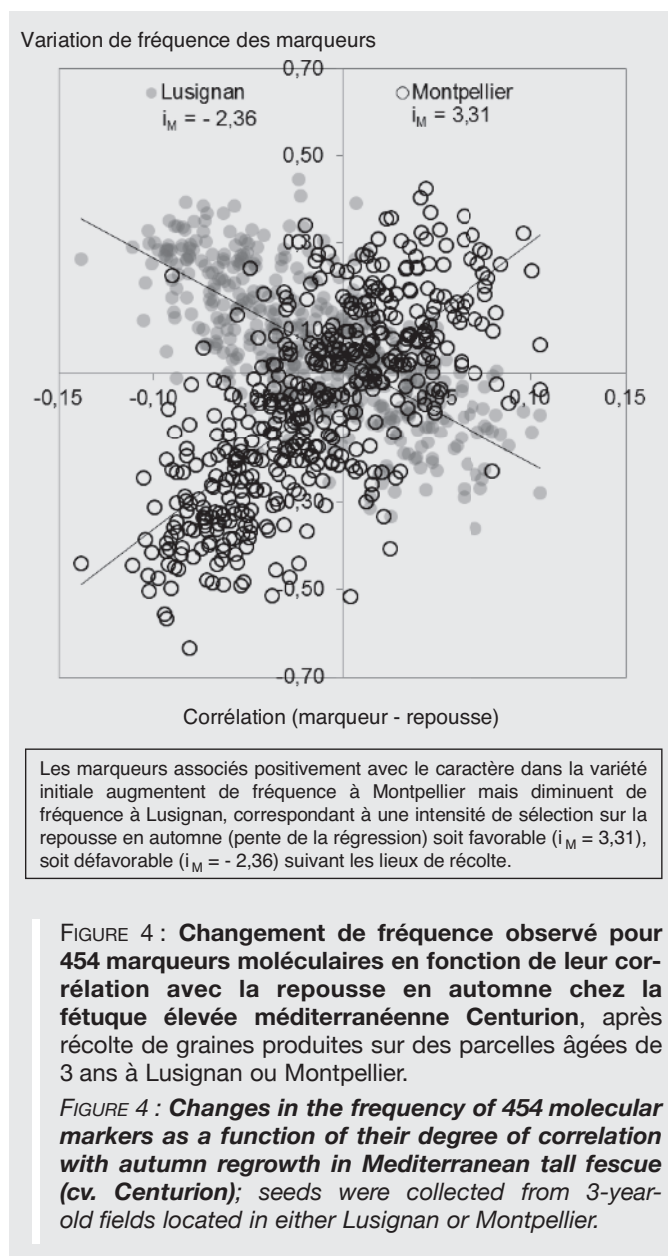
■ Outils et méthodes

Pour exploiter ce vaste potentiel de diversification chez les espèces fourragères pour l'amélioration, le projet CLIMAGIE a eu aussi pour objectifs d'explorer les outils et méthodes permettant soit d'augmenter la précision de l'estimation de la valeur génétique des populations, soit d'approcher l'évaluation phénotypique de la réponse à des variables climatiques de façon plus fonctionnelle qu'en sélection conventionnelle.

• Marquage moléculaire

C'est dans le cadre du premier objectif que les populations de dactyle et fétuque récoltées sous scénario climatique (POIRIER et al., 2012) ont été génotypées à l'aide d'une puce de 7680 marqueurs DArT¹. Incidemment, le génotypage a confirmé que la variété de fétuque méditerranéenne Centurion, issue de sept génotypes d'Israël, Tunisie et Maroc, a bien rang d'espèce vis-à-vis de son homologue continentale, bien qu'elles partagent toutes deux la même dénomination taxonomique de *F. arundinacea* (JADAS-HÉCART et GILLET, 1978). L'intérêt du marquage dans le cas

1 : Diversity Arrays Technology : marqueurs moléculaires détectés à l'échelle de fragments d'ADN par hybridation sur une collection de référence de plusieurs milliers de fragments uniques chez une espèce donnée.



présent a surtout été de montrer que les changements observés au niveau du phénotype étaient aussi observés au niveau de la fréquence de marqueurs associés aux caractères dans la variété initiale (figure 4). L'intensité de sélection qui s'est exercée entre les individus d'une même variété peut être alors calculée et servir de base objective pour évaluer des réponses évolutives chez de nombreuses populations à la fois ou soumises à de nombreux contextes climatiques différents et ce, de façon moins lourde que par des observations phénotypiques sur plusieurs années.

Désormais, la disponibilité de marqueurs génomiques en très grand nombre (SNPs²), révélés par des « puces » de génotypage ou par génotypage par séquençage (GBS), et couvrant l'ensemble du génome, offre aussi de nouvelles perspectives. Concernant la diversité naturelle des espèces, ces techniques de génotypage à haut

débit peuvent être appliquées à de vastes collections géoréférencées ; elles devraient conduire à une définition plus précise de la structuration spatiale à des échelles géographiques très différentes. Elles devraient également permettre d'identifier les marqueurs de la variabilité génomique soumise à sélection. De tels marqueurs de diversité adaptative seraient d'une très grande utilité pour optimiser la gestion des collections de ressources génétiques (définition de *core-collections*). Ils faciliteraient également la détection de populations naturelles présentant des allèles originaux d'adaptation environnementale ainsi que l'exploitation de cette diversité allélique adaptative dans des programmes d'amélioration. Un projet de recherche (Grasslandscape) en réseau européen (FACCE-JPI ERA-NET+)³ et coordonné par l'INRA à Lusignan développe cette approche depuis 2015 sur près de 500 populations naturelles de ray-grass anglais échantillonnées sur l'ensemble du continent européen.

Plus précisément appliqué dans le cadre de l'amélioration, le génotypage extensif des plantes a aussi la perspective de la sélection assistée par marqueurs (SAM) où les marqueurs viennent augmenter l'héritabilité des caractères et ainsi l'efficacité de la sélection d'autant plus qu'ils sont étroitement corrélés aux caractères. L'enjeu de l'utilisation des marqueurs en amélioration repose aussi sur une sélection « génomique » visant à remplacer totalement l'évaluation phénotypique, au moins sur quelques générations, pour alléger les coûts expérimentaux et réduire le temps de génération et dont le potentiel chez les espèces fourragères est en cours d'exploration (HAYES *et al.*, 2013 ; RESENDE *et al.*, 2014).

• Contrôle du milieu et variables fonctionnelles

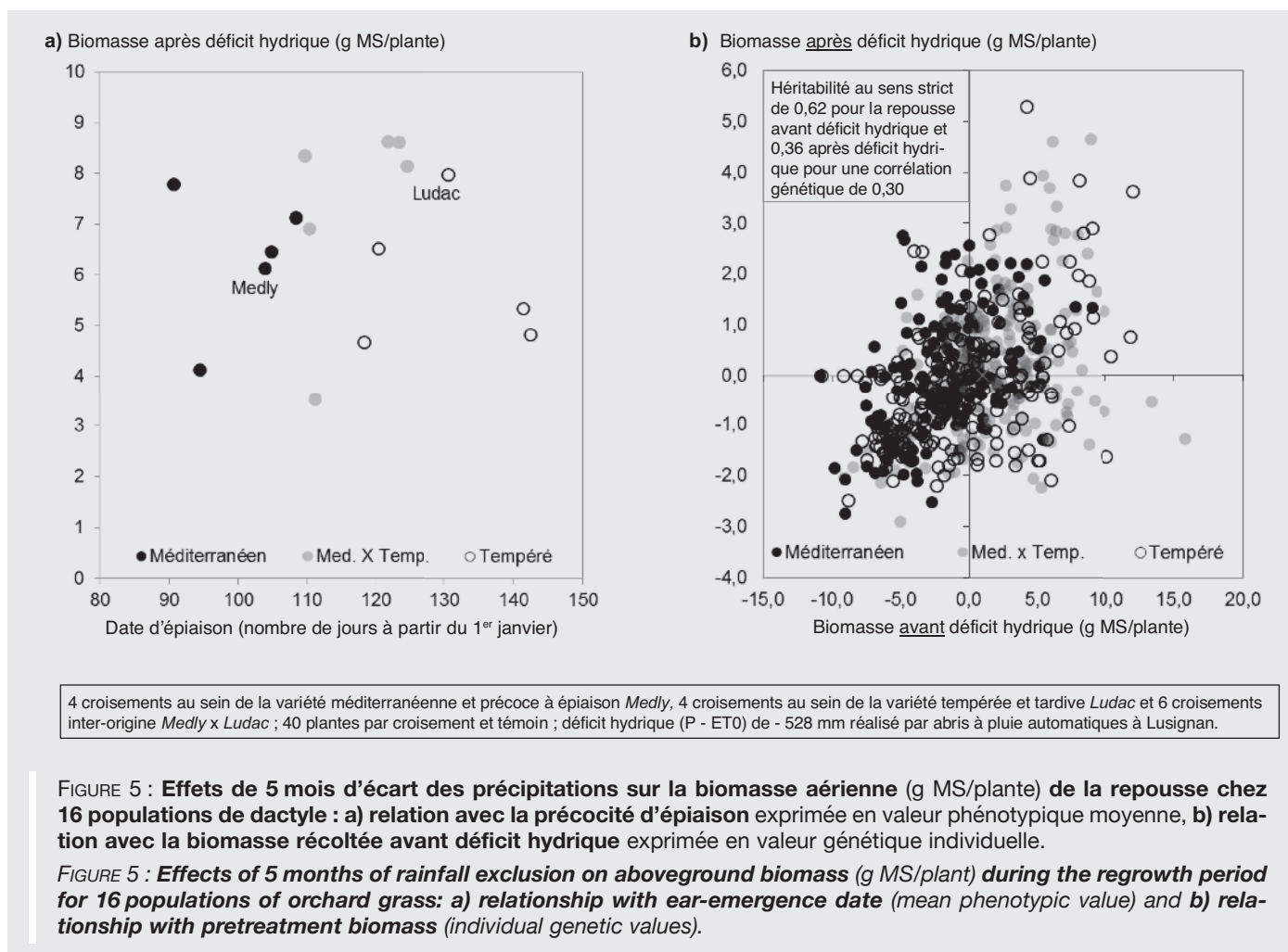
Le contrôle des conditions expérimentales est indispensable pour interpréter la variabilité génétique des réponses aux contraintes climatiques et les reproduire au fil des générations d'un programme de sélection, avec la question du degré d'artificialisation du milieu et de sa transposition aux conditions de champ.

La méthode des abris à pluie ou serres roulantes sur pleine terre est l'une des plus satisfaisantes ; les plantes ont un développement racinaire normal permettant une extraction de l'eau en profondeur et l'extériorisation de leurs capacités à répondre au déficit hydrique. C'est sur cette variable que les dispositifs d'abris à pluie agissent principalement en écartant les précipitations naturelles de l'été, de façon plus ou moins précoce et prolongée, et avec l'avantage de ne modifier ni la température, ni le rayonnement, comme ce serait le cas sous une serre fixe. L'évaluation reste dépendante aussi de la réserve utile en eau du sol, mais il est possible de la déterminer avant expérience.

Les croisements inter- et intra-origine de dactyle évoqués précédemment ont été observés sous les abris installés à Lusignan et en conditions de plantes espacées.

2 : Single Nucleotide Polymorphism : marqueurs moléculaires détectés à l'échelle des bases nucléotidiques (plusieurs dizaines à centaines de milliers) constitutives de fragments d'ADN dont la séquence en bases a été complètement déterminée.

3 : Joint Programming Initiative on Agriculture, Food Security and Climate Change dans le cadre de l'action ERA-NET Plus Climate Smart Agriculture: Adaptation of agricultural systems in Europe financée par le Seventh Framework Programme (FP7) de la Commission Européenne et l'Agence Nationale de la Recherche (ANR) pour la France



Bien que le déficit hydrique calculé (P-ET0)⁴ ait atteint plus de 500 mm d'avril à août 2015 inclus, la réponse au déficit hydrique diffère nettement de celle que l'on observe généralement à Montpellier, en parcelles denses et sous une sécheresse se développant bien plus rapidement. Pratiquement aucune disparition totale des plantes n'a été observée sous les abris ; en termes de biomasse par plante, la variabilité génétique à la repousse a atteint 40 % de celle au printemps (écart type de 1,6 g/plante vs 4,0 g/plante, respectivement), pour une variabilité génétique exprimée en % de la moyenne très proche entre les deux dates de coupe (24 % vs 27 % respectivement).

D'autre part, cette capacité de restauration de la biomasse foliaire ne paraît plus significativement liée à l'origine tempérée ou méditerranéenne des parents des croisements ni à leur précocité d'épiaison (figure 5a). La quantité de biomasse de la repousse après cinq mois d'écart des précipitations est corrélée négativement à la température de surface des feuilles en soulignant le rôle du système racinaire pour alimenter la plante en eau et maintenir un taux élevé de talles vivantes chez chaque individu. Un autre résultat marquant, et plus inattendu, est de montrer que la biomasse de la repousse après sécheresse reste positivement corrélée à celle récoltée avant le développe-

ment du déficit hydrique (figure 5b). L'ensemble va dans le sens où un aspect de la tolérance à la sécheresse reste fondamentalement associé à une vigueur générale de la plante et à laquelle semblent concourir, simultanément et apparemment sans compromis trop strict, système aérien et racinaire. Sous cet angle, la biomasse au printemps ou annuelle, apparaît comme un prédicteur pertinent de la tolérance à la sécheresse et, ainsi, un critère de sélection potentiel pour cet objectif. Cela pourrait expliquer le paradoxe des résultats de progrès génétique mis en évidence par SAMPOUX *et al.* (2011) (figure 3) au sens où les efforts de sélection sur la croissance au printemps, s'ils n'ont pas eu l'impact attendu sur la productivité en parcelles à cette période, se sont traduits indirectement par une amélioration de la productivité en été et automne, alors que celle-ci n'a pas fait l'objet de sélections aussi intenses.

Ainsi, des sélections sur index calculés sur la productivité à des périodes contrastées de l'année devraient permettre d'accentuer la différenciation des variétés pour des conditions de déficit hydrique données. Dans le contexte de cette expérimentation, les résultats n'ont toutefois montré un intérêt de l'origine méditerranéenne chez le dactyle qu'en croisement F1 avec l'origine tempérée et non en pur, perspective d'amélioration qu'il faudra nécessairement confirmer par recombinaison génétique dans les générations suivantes et une évaluation en conditions de parcelles denses.

4 : P (hauteur des précipitations en mm) - ET0 (évapotranspiration de référence calculée suivant l'approximation de Penman-Monteith (1956) et fournie par le portail Climatik de l'Unité INRA Agroclim en Avignon)

Conclusion

Diversité de nature et diversité d'échelle ont été le fil conducteur de cette revue de la variabilité génétique des espèces fourragères et de ses interactions avec le climat réalisée pour le projet CLIMAGIE : variabilité naturelle vs variétés inscrites aux catalogues, parcelles d'essai, prairies imbriquées d'une petite région agricole jusqu'à une échelle européenne. L'approche permet d'avoir une vision à la fois rétrospective et prospective, et sur des pas de temps très différents, pour envisager la génétique comme levier d'action sur une question aussi globale que le changement climatique et dont l'urgence nous presse en même temps qu'elle reste encore compatible avec les moyens de la sélection variétale.

La diversité naturelle des populations reste une ressource essentielle pour les espèces fourragères dont l'inventaire doit être poursuivi pour disposer des réponses adéquates et de façon immédiate. Mais on voit aussi que la distribution naturelle de la variabilité génétique est aussi source d'informations précieuses sur les processus d'adaptation et le rôle des facteurs climatiques. Ces informations sont au moins aussi utiles pour optimiser les stratégies de conservation dans les centres de Ressources Génétiques que pour alimenter en amont les schémas de sélection.

D'autres approches développées ailleurs dans cet ouvrage ont aussi une perspective pour rationaliser l'impact de la variabilité génétique dans la réponse au changement climatique. L'élaboration de modèles « individu centré » est l'une d'elles en se fondant sur des règles de coordination du développement des individus et leur déterminisme génétique plus ou moins strict et, surtout, en intégrant l'effet retour du développement du couvert sur l'expression de ces règles entre individus (LOUARN *et al.*, 2015 ; MIGAULT *et al.*, 2015). Cette approche a aussi l'intérêt de donner une base fonctionnelle et d'entrevoir le rôle que pourrait jouer l'amélioration dans la dimension écologique de la prairie (BÉQUIER et LITRICO, 2015 ; LITRICO *et al.*, 2015) dont la pratique pour la production fourragère fournit de nombreux exemples de réussites et, depuis longtemps, au travers des mélanges d'espèces et associations avec les légumineuses (MOSIMANN *et al.*, 2015 ; PELLETIER, 2015).

L'amélioration reste donc l'activité de synthèse de cette diversité d'angles d'attaque en intégrant aussi bien des connaissances de nature fonctionnelle que corrélative, en profond renouvellement avec un marquage moléculaire du génome des plantes de plus en plus abordable ; simplement, elle y ajoute un crible supplémentaire d'efficacité en termes de coût et de résultats eu égard aux attentes sociétales et aux échéances du changement climatique. En tirant parti de tous les « prédicteurs » disponibles, l'amélioration des plantes continue à être le cadre privilégié d'une recherche multidisciplinaire ayant pour objectif de définir des index de sélection de plus en plus précis, valorisant tantôt la diversité interspécifique, tantôt celle des populations naturelles mais sûrement aussi l'efficacité de schémas de sélection sophistiqués.

Elle pourra raisonner ses choix en privilégiant soit le niveau des performances, soit leur résilience au travers de processus adaptatifs de mieux en mieux connus et pour des gammes d'utilisation et de contrainte climatique de mieux en mieux documentées par les projections des climatologues (DEQUÉ, 2015). Enfin, une dernière dimension de l'amélioration mais non la moindre reste le cadre réglementaire de l'inscription des variétés en France et dans l'Union Européenne (GENSOLLEN *et al.*, 2005) qui matérialise *in fine* la génétique comme levier d'action pour la société et doit aussi prendre en compte des objectifs économiques, notamment ceux de la filière semence (JULIER *et al.*, 2014 ; STRAËBLER, 2015).

Accepté pour publication,
le 15 février 2016

Remerciements : Ce travail a bénéficié de l'aide du projet CLIMAGIE du métaprogramme Adaptation au Changement Climatique de l'Agriculture et de la Forêt (ACCAF) de l'Institut National de la Recherche Agronomique (INRA) ainsi que celle du projet ELARGIR (n° C-2012-06) du Ministère de l'Agriculture, de l'Agroalimentaire et de la Forêt.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AHMED L.Q., DURAND J.L., ESCOBAR-GUTIÉRREZ A. (2015) : "Températures extrêmes et variabilité de la germination", J.L. Durand *et al.* éd., *Adaptation des Prairies semées au changement climatique*, INRA, Poitiers, 16-17 novembre 2015, 42-47 ; <http://prodinra.inra.fr/record/334433>.
- BÉQUIER V., LITRICO I. (2015) : "Mettre au point des mélanges d'espèces efficaces et stables en prairie semée", *Adaptation des prairies semées au changement climatique*, Colloque du projet CLIMAGIE, Poitiers, 16-17 11 2015, 107-112 ; <http://prodinra.inra.fr/record/335875>.
- BORILL M. (1978) : "Evolution and Genetic Resources in Cocksfoot", *Annual report of the Welsh Plant Breeding Station for 1977*, Aberystwyth, UK, 190 p.
- BORILL M., CAROLL C.P. (1969) : "A chromosome atlas of the genus *Dactylis* (part 2)", *Cytologia*, 34, 6.
- BORILL M., LIDNER R. (1971) : "Diploid-tetraploid sympatry in *Dactylis* (*Gramineae*)", *New Phytol.*, 70, 1111.
- DEQUÉ M. (2015) : "Le changement climatique en France et en Europe atlantique : les domaines méditerranéens et tempérés", *Adaptation des prairies semées au changement climatique*, Colloque du projet CLIMAGIE, Poitiers, 16-17 11 2015, 24-30 ; <http://prodinra.inra.fr/record/334424>.
- DURAND J.L., ENJALBERT J., HAZARD L., HUARD F., LITRICO I., PICON-COCHARD C., PRUD'HOMME, M.P., VOLAIRE F. (2015) : "Adaptation génétique et intensification écologique : le double défi de l'adaptation des prairies semées au changement climatique", *Adaptation des prairies semées au changement climatique*, Colloque du projet CLIMAGIE, Poitiers, 16-17 11 2015, 31-39 ; <http://prodinra.inra.fr/record/334428>.
- GENSOLLEN V., STRAËBLER M., DE GOYON B., HUYGHE C., TESSIER R. (2005) : "Les évolutions réglementaires dans le domaine des variétés et des semences", *Génétique et prairies, Actes des Journées de l'AFPP*, 176 p. ; <http://prodinra.inra.fr/record/116264>.
- GHEQUËRE M., BARRE P., DURAND J.L., LITRICO I., SAMPoux J.P., MOURNET P., VOLAIRE F. (2014) : "Genetic response to climate scenarios in *Dactylis* and *Festuca* of temperate versus mediterranean origin", *Quantitative traits breeding for multifunctional grasslands and*

- turf, 30th Eucarpia Fodder Crops and Amenity Grasses Section Meet., Vrnjacka Banja (Serbie), 12-16 05 2013, Dordrecht, The Netherlands, ed. Springer, 41-48 ; <http://prodinra.inra.fr/record/295336>.
- Ghesquière M., Bourgoïn T., Bariat T., Volaire F., 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 ; <http://prodinra.inra.fr/record/334437>.
- Hayes B.J., Cogan N.O.I., Pembleton L.W., Goddard M.E., Wang J., Spangenberg G.C., Forster J.W. (2013) : "Prospects for genomic selection in forage plant species", *Plant Breeding*, 132: 133-143.
- Huyghe C., Peeters A., De Vliegher A. (2015) : "La prairie en France et en Europe", *Adaptation des prairies semées au changement climatique*, Colloque du projet CLIMAGIE, Poitiers, 16-17 11 2015, 13-23 ; <http://prodinra.inra.fr/record/334420>.
- Jadas-Hécart J., Gillet M. (1978) : "Note on agronomic characters of hybrids between European and Mediterranean tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.): before and after doubling chromosome number - Effect of selection within amphiploids", *Ann. Amélioration des Plantes*, 28 (5), 501-511.
- Julier B., Fourtier S., Straëbler M. (2014) : "Panorama de l'offre variétale des graminées et légumineuses fourragères et non fourragères en Europe", *Fourrages*, 219, 255-261.
- Kooyers N. J. (2015) : "The evolution of drought escape and avoidance in natural herbaceous populations", *Plant Science*, 234, 155-162.
- Litrigo I., Barre P., Durand J.L., Ghesquière M., Prieto I., Violle C. (2015) : "Diversité spécifique et génétique dans les prairies semées : une plus-value complémentaire !", J.L. Durand et al. éd., *Adaptation des Prairies semées au changement climatique*, INRA, Poitiers, 16-17 novembre 2015, 100-106 ; <http://prodinra.inra.fr/record/335873>.
- Louarn G., Escobar-Gutiérrez A., Migault V., Faverjon L., Combes D. (2015) : "'Virtual grassland' : un modèle individu-centré pour simuler la dynamique des communautés prairiales en réponse à la disponibilité en eau en N du sol", *Adaptation des prairies semées au changement climatique*, Colloque du projet CLIMAGIE, Poitiers, 16-17 11 2015, 132-136 ; <http://prodinra.inra.fr/record/335888>.
- Lumaret R. (1985) : "Phenotypic and genotypic variation within and between populations of the polyploid complex, *Dactylis glomerata* L", *Proc. 2nd Int. Symp. Structure and Functioning of Plant Populations*, Haeck J., Wolendorp J.W. eds, Elsevier/north Holland, Amsterdam, The Netherlands, 343.
- Lumaret R. (1988) : "Cytology, Genetics and Evolution in the genus *Dactylis*", *CRC Critical Reviews in Plant Science*, 7(1), 55-91.
- Migault V., Louarn G., Combes D., Escobar-Gutiérrez A. (2015) : "L-Grass : un modèle de morphogenèse de la plante entière de ray-grass anglais", *Adaptation des prairies semées au changement climatique*, Colloque du projet CLIMAGIE, Poitiers, 16-17 11 2015, 124-131 ; <http://prodinra.inra.fr/record/335880>.
- Mosimann E., Meisser M., Deléglise C., Frick R., Boller B. (2015) : "Modes d'exploitation, contraintes climatiques : les comportements des mélanges d'espèces en polyculture élevage et leur certification", *Adaptation des prairies semées au changement climatique*, Colloque du projet CLIMAGIE, Poitiers, 16-17 11 2015, 167-175 ; <http://prodinra.inra.fr/record/336342>.
- Mousset C., Angevain M. (1988) : *Rapport de prospection des graminées fourragères en Algérie, 20 juin-15 juil.*, SAPF/INRA, Lusignan, INRA, Montpellier, ITGC, INA, El-Harrach, Algérie, 20 p.
- Mousset C., Chosson J.F. (1986) : "Caractéristiques physiologiques, morphologiques et agronomiques d'écotypes de dactyls de la côte Nord de l'Espagne, de Galice et du Nord du Portugal", *C.R. de la réunion de la Société Portugaise de production fourragère*, mai 1986, 14 p.
- Mousset C., Ghesquière M. (1988) : *Rapport de prospection de graminées fourragères au Nord du Portugal, 25-29 juil.*, SAPF/INRA, Lusignan, France, DRAEDM, Braga, Portugal, 11 p.
- Mousset C., Volaire F., Ghesquière M. (1992) : "Caractérisation de populations corses de dactyle. Etude de l'adaptation en zone Méditerranéenne", *Fourrages*, 130, 191-209.
- Pelletier P. (2015) : "Comment assembler les espèces d'une prairie en mélange pour plus de pérennité et un fourrage de qualité ? Expertise régionale pour des prairies multi-espèces à dominante fauche pour la zone d'élevage allaitant du nord du massif central", *Adaptation des prairies semées au changement climatique*, Colloque du projet CLIMAGIE, Poitiers, 16-17 11 2015, 189-205 ; <http://prodinra.inra.fr/record/336348>.
- 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 ; DOI: 10.1111/j.1365-2486.2012.02800.x.
- Resende R.M.S., Casler M.D., De Resende M.D.V. (2014) : "Genomic selection in forage breeding: Accuracy and methods", *Crop Science*, 54 (1):143-156.
- Sampoux J.P. (2015) : "La collecte, la conservation et la valorisation des ressources génétiques naturelles comme leviers de l'adaptation des espèces fourragères aux nouveaux enjeux agro-environnementaux", *Adaptation des prairies semées au changement climatique*, Colloque du projet CLIMAGIE, Poitiers, 16-17 11 2015, 180-188 ; <http://prodinra.inra.fr/record/336346>.
- Sampoux J.P., Baudouin P., Bayle B., Beguier V., Bourdon P., Chosson J.F., Deneufbourg F., Galbrun C., Ghesquière 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 Research*, 123 (2), 117-129 ; <http://prodinra.inra.fr/record/220446>.
- Sampoux J.P., Barre P., Litrigo I., Fourtier S., Willner E., Nehrlisch S. (2013) : "La diversité naturelle des graminées fourragères: une ressource génétique à mieux connaître, préserver et valoriser depuis l'échelle locale jusqu'à l'échelle continentale", *Innovations Agronomiques*, INRA, 29, 35-60.
- Soussana J.F. (2015) : "Changement climatique : l'agriculture dans l'agenda des solutions", *Adaptation des prairies semées au changement climatique*, Colloque du projet CLIMAGIE, Poitiers, 16-17 11 2015, 8-12 ; <http://prodinra.inra.fr/record/334419>.
- Stebbins G.L., Zohary D. (1959) : "Cytogenetics and evolutionary studies in the genus *Dactylis*. I. Morphology, distribution and interrelationships of the diploid subspecies", *Univ. Calif. Berkeley Publ. Bot.*, 31, 1.
- Straëbler M. (2015) : "Ventes de semences fourragères en mélange : quelles compositions et quelles tendances observe-t-on ?", *Adaptation des prairies semées au changement climatique*, Colloque du projet CLIMAGIE, Poitiers, 16-17 11 2015, 11 p ; <http://prodinra.inra.fr/record/336352>.
- Volaire F., Norton M.R., Lelièvre F. (2009) : "Summer Drought Survival Strategies and Sustainability of Perennial Temperate Forage Grasses in Mediterranean Areas", *Crop Science*, 49, 2386-2392 ; DOI:10.2135/cropsci2009.06.0317.
- Zaka S., Ahmed L. Q., Escobar-Gutiérrez A., 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 ; <http://prodinra.inra.fr/record/334434>.



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