

La diversité génétique pour l'adaptation des prairies au changement climatique

P. Barre¹, R. Barillot¹, T. Bourgoïn², D. Combes¹, J.L. Durand¹, A. Escobar Gutierrez¹, C. Firmat¹, E. Frak¹, M. Ghesquière¹, B. Julier¹, T. Keep¹, I. Litrico¹, G. Louarn¹, J. Meilhac¹, J.P. Sampoux¹, F. Surault¹, B. Wolff¹, F. Volaire³

RESUME

Le climat évolue vers des stress hydriques plus intenses et plus fréquents. Cette évolution engendre un besoin de nouvelles variétés fourragères afin d'élargir la gamme disponible qui est majoritairement optimisée pour des environnements favorables. Une meilleure connaissance de la diversité naturelle des espèces fourragères sur l'ensemble de leur aire de répartition et en particulier des bases génétiques des différentes stratégies d'adaptation, permettra de créer toute une gamme de variétés alliant une production suffisante et différents niveaux de résistance (maintien de la croissance) ou de tolérance (arrêt de la croissance et survie) aux stress hydriques. En particulier, il apparaît essentiel d'ajuster la phénologie, donc les rythmes saisonniers de croissance, aux contraintes climatiques. D'autre part, dans un environnement de plus en plus changeant, le mélange d'espèces permet souvent une meilleure stabilité de la production. Les caractéristiques des variétés du mélange jouent un rôle essentiel dans le maintien de l'équilibre des espèces. Cependant, les méthodes d'amélioration des variétés pour augmenter les performances des mélanges tout en maintenant l'équilibre des espèces n'en sont qu'à leur début.

SUMMARY

Using genetic diversity to help grasslands adapt to climate change

Climate change is leading to more intense and more frequent water stress. Since existing forage varieties tend to do best under favourable conditions, new forage varieties are needed. A better understanding of a) the natural diversity of forage species within their distribution ranges and b) the genetics underlying different adaptation strategies could facilitate the creation of a range of varieties that combine sufficient yield with different levels of water stress resistance (growth maintenance) or tolerance (arrested growth and survival). It appears especially important to select for phenological traits (and therefore seasonal growth rates) that better correspond to climatic constraints. In an increasingly changing environment, species mixtures often allow for greater production stability. The attributes of the varieties in the mixture play an essential role in maintaining the balance among species. That said, it is still early days for methods that improve plant varieties with a view to increasing blend performance while maintaining species balance.

Les prairies jouent un rôle crucial dans l'agriculture comme source de fourrage pour les herbivores mais aussi, si leur pérennité est suffisante, comme source de multiples services écosystémiques (Huyghe, 2005). Le changement climatique a déjà commencé à diminuer le rendement des prairies en périodes estivales. De manière plus dramatique, il a par endroits éliminé des espèces prairiales produisant un fourrage de qualité, pour laisser place à des espèces moins intéressantes pour l'alimentation des herbivores, incitant au retournement

de certaines prairies (Briske et al., 2003 ; Ciais et al., 2005 ; Volaire et al., 2013).

Après un bref rappel sur le changement climatique et ses effets sur les prairies ainsi que sur les stratégies d'adaptation des espèces aux sécheresses, nous verrons comment la diversité génétique des espèces fourragères peut être un levier pour l'adaptation des prairies, ceci *via* la création de variétés adaptées à différents niveaux de sécheresse et *via* la création de variétés optimisées pour des prairies multi-espèces.

AUTEURS

1 : INRAE, UR004, Unité de Recherche Prairies Plantes Fourragères (URP3F), CS80006, 86600, Lusignan, France
philippe.barre@inrae.fr

2 : Agri-Obtentions, Le Chêne, RD150, 86600, Lusignan, France

3 : CEFE, Univ Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, Univ Paul Valéry Montpellier 3, INRAE, Montpellier, France

MOTS-CLES : diversité génétique, prairies, variétés, mélange d'espèces

KEY-WORDS: genetic diversity, grasslands, varieties, mix of species

REFERENCE DE L'ARTICLE : Barre P., Barillot R., Bourgoïn T., Combes D., Durand J.L., Escobar.Gutierrez A., Firmat C., Frak E., Ghesquière M., Julier B., Keep T., Litrico I., Louarn G., Meilhac J., Sampoux J.P., Surault F., Wolff B., Volaire.F., (2020). « La diversité génétique pour l'adaptation des prairies au changement climatique ». *Fourrages* 244, 47-53

1. Le changement climatique et ses effets sur les prairies

Les projections climatiques pour la France montrent **une augmentation très probable de l'intensité des sécheresses et de leur fréquence** provenant d'une augmentation des températures et de la diminution des précipitations en été. Cette augmentation est bien sûr dépendante de la région considérée mais il est prévu globalement une remontée vers le nord du climat méditerranéen (Déqué, 2015). **L'augmentation des sécheresses estivales diminue la production des prairies l'été par manque d'eau, ce qui stoppe la croissance foliaire (Durand et al., 2010) mais peut aussi impacter la production le reste de l'année suite à une évolution de la composition botanique.** En effet, les populations locales, naturelles ou semées, peuvent ne pas être adaptées à une sécheresse particulièrement intense. Par exemple, une étude comparant la croissance de variétés tempérées et méditerranéennes de dactyle et de fétuque a montré qu'au-delà d'un déficit hydrique de 500 mm pendant l'été (soit : Evapotranspiration – pluie de mai à septembre) la survie des talles des variétés tempérées diminuait drastiquement alors que celle des variétés méditerranéennes permettait la pérennité et donc la résilience du couvert (Poirier et al., 2012).

Les projections climatiques montrent **une augmentation des températures minimales hivernales ce qui réduirait les risques de gel. Ceci permettrait d'augmenter la production hivernale des prairies**, alors que la pluviométrie est encore favorable, **grâce à des populations plus précoces poussant en début d'année et tolérants les sécheresses estivales** (Durand et al., 2010). C'est d'ailleurs ce qui a été observé dans une expérience d'évolution des populations de dactyle et de fétuque élevée sous contraintes hydriques. Les populations survivantes dans les conditions les plus stressantes en été se sont avérées les plus précoces (Ghesquiere et al., 2014). Par ailleurs, l'augmentation des températures hivernales aura potentiellement des impacts sur la non satisfaction des besoins en froid nécessaires à l'induction florale de certaines variétés, impactant ainsi leur production de graines.

La teneur en CO₂ de l'atmosphère pourrait doubler d'ici 2100 (IPCC, 2000). Combinée à l'accroissement des températures hivernales, cette hausse permettrait **une augmentation du rendement des prairies** en conditions favorables durant l'hiver et une réduction du déficit hydrique en été (Durand et al., 2010 ; Kimball, 2016).

Le changement climatique est indéniable et variable selon les régions. Il est essentiel de définir une **cartographie des stress en terme d'intensité et de fréquence**, en intégrant les aspects pédologiques, **afin de définir les espèces et les variétés à semer en fonction des objectifs de production et de pérennité**

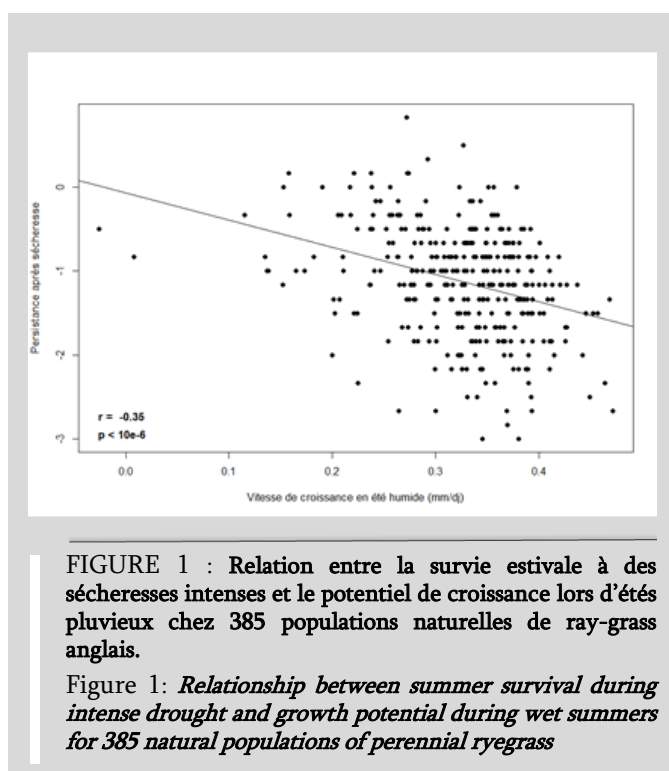
de la prairie. En parallèle, une évaluation de l'effet, en terme de croissance et de survie, de différents niveaux de stress sur les variétés est indispensable.

2. Les stratégies d'adaptation aux sécheresses

Au cours de l'évolution, les populations naturelles se sont adaptées à leur environnement. Dans le cas de la sécheresse, les plantes mettent en œuvre une combinaison de stratégies adaptatives (Volaire, 2018). Ces stratégies leur permettent soit de continuer à pousser sous sécheresse modérée, et donc de **'résister à la sécheresse'**, ou lorsque la croissance n'est plus possible sous sécheresse intense, de **'survivre à la sécheresse'**. Les stratégies impliquées sont d'abord **l'échappement** quand les plantes complètent l'ensemble du cycle de vie avant le début de la sécheresse. L'échappement est observé chez des espèces annuelles mais peut aussi être considéré chez des espèces pérennes qui produisent leurs graines le plus tôt possible avant l'été. La deuxième stratégie est **l'évitement de la déshydratation** dans les tissus lors de sécheresses modérées par le maintien de la turgescence dans les feuilles. La plante limite les pertes d'eau et maximise l'acquisition de l'eau au travers de son système racinaire. La troisième stratégie consiste à **tolérer la déshydratation** dans certains tissus de survie lors de sécheresses sévères. La plante arrête de pousser, ses feuilles meurent et seuls les méristèmes aériens et racinaires sont protégés et vont assurer la survie. Cette tolérance à la déshydratation a été notamment corrélée à une capacité à éviter l'embolisme (cavitation) dans les tissus à faible potentiel hydrique (Lens et al., 2016 ; Volaire et al., 2018). Chez certaines populations ces mécanismes de tolérance à la déshydratation sont induits en fin de printemps même en l'absence de stress hydrique, c'est la stratégie de **dormance estivale** (Volaire et Norton, 2006). Les populations à dormance estivale complète peuvent survivre de 4 à 6 mois avec des ressources hydriques très faibles. Les facteurs d'induction et de levée de cette dormance sont la photopériode et la température mais leurs seuils restent à préciser (Gillepsie et Volaire, 2017).

Ces stratégies sont à mettre en relation avec le concept écologique de « Plant Economy Spectrum » (Reich, 2014) qui décrit comment l'adaptation des populations naturelles a intégré tout un ensemble de caractères pour aboutir à un gradient opposant des plantes à croissance rapide maximisant l'acquisition et l'utilisation des ressources (ici des plantes résistantes à la sécheresse) et des plantes à croissance lente et tolérantes aux stress (ici des plantes tolérantes à la sécheresse). Les premières se développent dans des conditions environnementales plutôt favorables et sont très compétitives par rapport aux autres espèces pour l'acquisition des ressources. Les secondes se développent dans des environnements défavorables où la compétition avec les autres espèces peut être

moindre. **Un compromis entre potentiel de croissance et tolérance aux stress est observé au sein des populations naturelles.** Ce compromis, décrit principalement entre espèces, peut aussi être observé au sein des espèces. Par exemple, chez des populations naturelles de dactyle, il a été montré une corrélation négative entre la production de biomasse annuelle et la dormance estivale mais une corrélation positive entre la dormance estivale et la survie à la sécheresse (Bristiel et al., 2018 ; Shaimi et al., 2009a ; Shaimi et al., 2009b). Un autre exemple concerne un échantillon de 385 populations naturelles de ray-grass anglais issues de l'aire de répartition de l'espèce et observé dans trois lieux pour de nombreux caractères phénotypiques aériens (projet GrasslandScape coordonné par J.P. Sampoux). Cette étude a permis de classer les populations en trois groupes : 1/ des populations à fort potentiel de croissance toute l'année mais très peu tolérantes aux stress qui proviennent des régions à hivers doux et été peu secs (climat océanique), 2/ des populations tolérantes au froid en hiver (survie mais arrêt de la croissance) et résistantes aux sécheresses modérées (croissance estivale) qui proviennent de régions aux hivers rigoureux et 3/ des populations tolérantes aux sécheresses sévères (survie mais arrêt de la croissance) et résistantes aux froids modérés (croissance hivernale) qui proviennent des régions à climat Méditerranéen (Keep et al., Submitted). Ceci reflète **un ajustement de la croissance des populations pendant les périodes aux conditions favorables avec un arrêt de croissance si le stress devient trop intense.** En particulier, cette étude révèle une relation négative entre la capacité à tolérer des sécheresses sévères et la capacité à produire de la biomasse lors d'étés pluvieux (Figure 1).



3. Vers de nouvelles variétés plus tolérantes au stress hydrique et productives

3.1. Des ressources génétiques à exploiter

L'essentiel du progrès génétique sur le rendement chez le ray-grass anglais a porté sur les coupes d'été et d'automne pour les régions tempérées. Les caractères qui ont conduit à cette amélioration sont très liés à la phénologie et concernent essentiellement la capacité à valoriser les pluies estivales (résistance à la sécheresse), caractéristiques des régions tempérées. En outre, la pérennité a été améliorée dans le même temps (Sampoux et al., 2011). Cependant, avec le changement climatique, **pour une partie croissante du territoire, il faut cibler un matériel végétal plus adapté aux sécheresses sévères ou faire le calcul que les sécheresses intenses sont rares et prendre le risque de devoir ressemer la prairie.** Il existe des espèces plus adaptées que d'autres aux sécheresses comme la fétuque élevée, le dactyle ou la luzerne mais une large diversité au sein des espèces peut être exploitée. **Un défi pour l'amélioration des plantes est d'évaluer s'il est possible de recombinaison génétiquement le potentiel de croissance en l'absence de stress et le taux de survie (tolérance) à des stress intenses.** Aujourd'hui, la majorité des variétés sont issues de populations naturelles provenant de régions au climat tempéré, ce qui permet de maximiser le rendement en conditions favorables. Chez le ray-grass anglais, il a été montré récemment que la grande majorité des variétés provenaient de populations naturelles de l'ouest de l'Europe (Blanco-Pastor et al., 2019). Chez la luzerne, la sélection est essentiellement conduite au sein du matériel génétique ayant la dormance automnale ciblée, délaissant les autres populations, cultivées ou sauvages. **De nombreuses ressources génétiques pour les principales espèces fourragères sont disponibles dans des centres de ressources génétiques** (e.g. ECPGR : <http://www.ecpgr.cgiar.org/>) **et peuvent être utilisées pour créer de nouvelles variétés à la fois adaptées aux sécheresses et productives.** Le changement climatique menace la variabilité génétique des populations naturelles et précipite l'urgence de la conserver.

3.2. Quelles stratégies pour le progrès génétique ?

La première stratégie consiste à sélectionner entre et au sein de populations naturelles, déjà adaptées aux sécheresses, pour des caractères agronomiques comme les résistances aux maladies, la production grainière ou le rendement. Cela peut permettre d'obtenir des variétés assez rapidement mais être insuffisant pour certains caractères comme la digestibilité ou la production grainière. **La seconde stratégie consiste à croiser des populations très contrastées pour allier si possible le meilleur de chaque population,** en incluant des populations naturelles et des variétés. Cette stratégie est plus longue

mais peut aboutir à des variétés combinant une amélioration sur de nombreux critères. D'autre part, cette complémentation entre populations génétiquement éloignées peut s'accompagner d'effets d'hétérosis favorables à la productivité et permettre de sélectionner de nouveaux équilibres vis-à-vis de la pérennité. Ces effets ont été mis en évidence récemment chez des hybrides entre variétés de dactyle et populations méditerranéennes à précocité très contrastée (Ghesquiere et al., 2016). Le croisement interspécifique est une approche extrême de cette démarche de complémentation lorsque la fertilité et la production de semences de variétés hybrides le permettent. Cette voie est exploitée depuis longtemps entre ray-grass anglais et ray-grass d'Italie (ray-grass hybride) pour la dynamique du tallage et son rôle sur la résilience des prairies après l'été et plus récemment, entre fétuque et ray-grass (*Festulolium*). Cependant, les variétés disponibles restent trop proches du ray-grass d'Italie pour présenter un réel intérêt dans des régions où le déficit hydrique pourra être régulièrement sévère. Les recherches sur le ray-grass pour cet objectif s'orientent vers une introgression plus ciblée de la profondeur d'enracinement des espèces apparentées à la fétuque élevée (*F. glaucescens*, *F. mairei*, *F. atlantigena*) avec le recours à des marqueurs chromosomiques ou moléculaires de ce caractère. Chez le dactyle des croisements ont été réalisés entre des variétés tempérées et des populations naturelles très tolérantes aux sécheresses afin de créer du matériel original en cours d'étude (Projet CASDAR Dactyseco coordonné par P. Barre et F. Volaire). De manière générale, **le développement du marquage moléculaire couvrant l'ensemble du génome, permet d'accélérer le processus de sélection en identifiant les déterminants génétiques des caractères adaptatifs et agronomiques via des approches de génomique du paysage (lien entre le génome et l'environnement) et d'étude d'association (lien entre le génome et les caractères : le phénotype) puis en optimisant les croisements connaissant les allèles à associer à différents loci.** C'est ce qui est entrepris chez le ray-grass anglais dans le cadre du projet GrasslandScape.

4. Quelles variétés pour des prairies multi-espèces ?

De nombreuses études ont montré l'intérêt de la diversité spécifique pour le maintien de la production face aux aléas et ceci en particulier **dans les prairies dont la proportion semée avec des mélanges d'espèces augmente** (Capitaine et al., 2008 ; Litrico et al., 2016). Néanmoins, ce n'est pas toujours le cas, par exemple, une étude sur la survie aux sécheresses sévères de mélanges de graminées prairiales ne montre pas d'avantage aux mélanges par rapport aux couverts mono-spécifiques (Barkaoui et al., 2016). Se pose alors la question de quelles espèces et quelles variétés combiner pour avoir un effet bénéfique. **Des règles**

d'assemblage d'espèces sont proposées qui prennent en compte les conditions pédo-climatiques, les pratiques culturales, la pérennité mais peu de connaissances sont actuellement disponibles pour préconiser des variétés au sein des espèces. Actuellement la préconisation du label France Prairie est : « Les meilleurs mélanges seront obtenus à partir des meilleures variétés, en tenant compte de leur capacité à être associées » (Deraedt et al., 2017). Les meilleures variétés étant celles inscrites au Catalogue Français ou Européen avec une évaluation de la valeur agronomique et environnementale en culture pure. **Ne serait-il pas possible d'optimiser la sélection des variétés pour des mélanges sachant les conditions pédo-climatiques, les pratiques culturales et les attentes de production ?**

4.1. L'intérêt de la diversité au sein des espèces dans les prairies multi-espèces

Des expérimentations récentes ont permis de montrer **1/ l'intérêt de l'asynchronie de croissance des composants d'un couvert prairial à la fois au niveau spécifique et au sein des espèces pour le maintien de la production au cours du temps et 2/ l'intérêt de la diversité au sein des espèces du mélange pour maintenir un équilibre entre les espèces** (Gastal et al., 2015 ; Meilhac et al., 2019b ; Prieto et al., 2015) résumé dans (Litrico et al., 2016). Ce dernier point a été montré grâce à une expérimentation en micro-parcelles menée sur le site de Saint-Sauvant de l'entreprise Jouffray-Drillaud impliquant cinq mélanges, chacun composé de sept espèces prairiales, mais avec trois niveaux de diversité intra-spécifique : une seule variété par espèce, trois variétés par espèce et six variétés par espèce (Projet ANR PRAISE I. Litrico). Le suivi de l'évolution des espèces au sein des mélanges a permis de montrer que **le meilleur maintien de l'équilibre des espèces dans le mélange comportant le plus de diversité intra-spécifique passait par une évolution rapide des composants de certaines espèces assurant une meilleure différenciation de niche pour l'acquisition de la lumière** *i.e.* la luzerne et le lotier ont évolué vers des plantes de grande taille allant chercher la lumière en hauteur tandis que le trèfle blanc et le ray-grass anglais ont évolué vers des plantes de petite taille allant chercher la lumière horizontalement dans des espaces non occupés (Meilhac et al., 2019a). De plus, le marquage moléculaire ayant permis l'identification des variétés au sein de chaque espèce, il a été possible de suivre dans les mélanges pluri-variétaux l'évolution des variétés au cours du temps en plus de l'évolution des espèces. Ceci a montré que **l'évolution rapide observée au sein de certaines espèces était réalisée via de la plasticité phénotypique** (modification non génétique du phénotype) **mais aussi de la sélection génétique** (Figure 2). La différenciation de niche observée à l'échelle spécifique peut aussi être envisagée au sein des

espèces. Afin de mieux comprendre les déterminants écophysiologiques et génétiques de cette évolution rapide, une approche de couplage d'un modèle individu-centré avec un modèle de génétique de population est en cours. A terme, il devrait permettre de simuler l'évolution des plantes dans une prairie multi-espèces en prenant en compte les interactions entre individus et leurs effets sur la production de graines. Face à ces résultats, on peut se demander si pour certains caractères connus d'acquisition des ressources ou de tolérance aux stress, il pourrait être plus efficace de combiner directement au semis des variétés maximisant la différenciation de niches plutôt que de laisser faire la sélection.

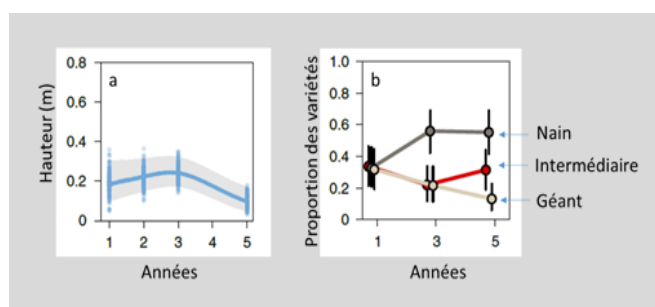


FIGURE 2 : Evolution de la hauteur des trèfles blancs dans le mélange le plus diversifié (a) à mettre en relation avec l'évolution de la proportion des variétés ayant des tailles différentes (b) (Meilhac et al., 2019a)

Figure 2: (a) Height of white clover in the most diversified mixture, to be considered in relation to (b) the proportion of varieties of different sizes

4.2. La modélisation des individus au sein de couverts pour optimiser la composition des prairies multi-espèces

D'importants progrès ont été réalisés dans la modélisation de la morphogenèse et du fonctionnement des individus : **modèles individu-centré, au sein de couverts génétiquement hétérogènes**. De tels modèles prennent en compte la compétition pour l'acquisition des ressources (lumière, eau et azote) et ses effets sur la croissance et l'équilibre des espèces (e.g. modèle Virtual GrassLand, VGL ; (Faverjon et al., 2019)). Ils **permettent ainsi de tester *in silico* l'impact de différentes combinaisons de plantes fourragères avec des morphologies spécifiques** et d'identifier i) les caractères ayant le plus d'importance dans les interactions entre espèces/variétés et ii) les valeurs moyennes optimales de caractères à associer dans un environnement donné (Louarn et al., 2020). La gamme de diversité intra-spécifique des caractères est également un élément qui peut être testé par les modèles individus centrés et ceci quelle que soit la distribution à tester (uni-modale, bimodale...). L'évaluation du modèle VGL sur ce point est encore en cours. L'objectif est de pouvoir spécifier, en plus de la valeur moyenne des

caractères d'intérêt, ceux pour lesquels une diversité génétique accrue apporte un avantage aux mélanges.

A terme, au sein de chaque espèce, la diversité génétique devrait pouvoir être exploitée pour créer des pools de morphotypes dont il est attendu que la combinaison soit effectivement compatible. Par exemple, on pourrait envisager dans chaque espèce fourragère des types selon l'agressivité dans la compétition inter-spécifique (représentant l'agressivité pour l'acquisition des ressources) comme c'est le cas pour les variétés de trèfle blanc aujourd'hui. Des variétés des différentes espèces seraient ensuite associées selon ces types (taille et précocité), afin de former un ensemble stable ou des successions « contrôlées ». L'enjeu est ainsi d'identifier pour chaque espèce à l'aide de ces modèles les estimateurs de l'agressivité qui peuvent différer selon les espèces (e.g. taille de pétiole et de folioles chez le trèfle blanc). D'ailleurs, une démarche expérimentale a permis de montrer le rôle de différents caractères d'architecture aérienne sur des indices de compétition intra-spécifique ou inter-spécifique (Maamouri et al., 2017).

4.3. Des évaluations en mélange pour améliorer les variétés des prairies multi-espèces

La plupart des efforts de sélection et d'inscription de variétés fourragères sont actuellement réalisés en culture mono-spécifique même si les variétés sont utilisées en mélange. Plusieurs études montrent que **la valeur d'une variété en mélange n'est pas bien prédite par sa valeur en culture pure** (Maamouri et al. 2017). Une synthèse sur les mélanges à base de légumineuses indique que l'amélioration du rendement en culture pure a un effet positif sur la performance de l'espèce cible en mélange (Annicchiarico et al., 2019). Cependant, le gain génétique de rendement en mélange attendu avec une sélection en culture pure est en moyenne 40 % inférieur à celui obtenu avec une sélection en mélange. Cette perte est à mettre en balance avec le surcoût qu'impliqueraient des dispositifs plus conséquents de sélection et d'évaluation en mélange.

Le gain de schémas de sélection récurrente avec des évaluations en mélange par rapport à des schémas avec des évaluations en pur a été récemment évalué de manière théorique (Sampoux et al., 2019). D'autre part, une étude expérimentale a montré que les interactions statistiques entre l'effet de la variété de graminée (fétuque élevée) et l'effet de la variété de légumineuses (luzerne) sont le plus souvent très faibles ou non significatifs, ce qui permet d'envisager de sélectionner pour une aptitude générale à l'association des espèces (Maamouri et al., 2015). Cependant, l'aptitude générale d'une plante cible est la somme de son effet direct (i.e. sa valeur moyenne lorsqu'elle est mélangée à un ensemble de génotypes d'une ou d'autres espèces) et de son effet associé (i.e. la valeur moyenne de tous les génotypes de ou des autres espèces auxquelles elle a été mélangée). L'évaluation de ces effets directs et associés est donc essentielle bien qu'assez complexe à mettre en

œuvre. La sélection génomique pourrait permettre de simplifier ces dispositifs et d'améliorer leur efficacité (Annicchiarico et al., 2019 ; Sampoux et al., 2019).

Une possibilité à faible coût, envisageable dans certains cas (corrélation positive entre valeur adaptative et caractère à améliorer), concerne **les approches basées sur la sélection naturelle et mobilisant la diversité génétique des espèces au sein du mélange**. Des individus de chaque espèce cible vont être sélectionnés pour créer une nouvelle variété après avoir subi la sélection naturelle dans un lieu donné et un mélange donné. Par exemple, le réexamen de données d'une expérience ayant laissé agir la sélection naturelle sur des variétés commerciales de trèfle violet (Marshall et al., 2017) indique qu'une telle approche peut améliorer la performance d'une légumineuse en mélange avec une graminée (Annicchiarico et al., 2019). Une telle approche peut être facilement transposée et éprouvée par une diversité d'acteurs pour l'adaptation des populations de fourragères à une diversité de contextes agro-écologiques (Firmat et Hazard, 2018).

Conclusion

Le climat évolue vers des stress hydriques plus importants et plus fréquents. Cette évolution engendre un besoin de nouvelles variétés fourragères afin d'élargir la gamme disponible qui est majoritairement optimisée pour des environnements favorables. **Une meilleure connaissance de la diversité naturelle des espèces fourragères** sur l'ensemble de leur aire de répartition et en particulier des bases génétiques des différentes stratégies d'adaptation, **permettra de créer toute une gamme de variétés alliant une production suffisante (y compris grainière) et différents niveaux de résistance ou de tolérance aux stress hydriques**. Ainsi à un lieu donné, selon le niveau de stress hydrique envisagé en terme d'intensité et de fréquence, il pourra être possible de choisir des variétés très productives maintenant une croissance lors d'été pluvieux mais sensible aux sécheresses sévères ou des variétés un peu moins productives ne poussant pas l'été même pluvieux mais tolérant des sécheresses sévères. D'autre part, afin de faire face aux aléas climatiques et à la limitation des apports azotés, **des variétés pourront être combinées dans des mélanges multi-espèces pour apporter une stabilité de la production et un équilibre spécifique**. La création variétale pour optimiser la valeur des mélanges en est à ses débuts avec différentes méthodes complémentaires. Là aussi les ressources génétiques des espèces fourragères seront indispensables pour la création de nouveaux types variétaux.

Article accepté pour publication le 22 décembre 2020

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Annicchiarico P., Collins R.P., De Ron A.M., Firmat C., Litrico I., Hauggaard-Nielsen H. (2019). "Do we need specific breeding for legume-based mixtures?", *Advances in Agronomy*, 157,141-215.
- Barkaoui K., Roumet C., Volaire F. (2016). "Mean root trait more than root trait diversity determines drought resilience in native and cultivated Mediterranean grass mixtures", *Agriculture Ecosystems & Environment*, 231, 122-132.
- Blanco-Pastor J.L., Manel S., Barre P., Roschanski A.M., Willner E., Dehmer K.J., Hegarty M., Muylle H., Ruttink T., Roldán-Ruiz I., Ledauphin T., Escobar-Gutierrez A., Sampoux J.P. (2019). "Pleistocene climate changes, and not agricultural spread, accounts for range expansion and admixture in the dominant grassland species *Lolium perenne* L.", *Journal of Biogeography*, 46, 1451-1465.
- Briske D.D., Fuhlendorf S.D., Smeins F.E. (2003). "Vegetation dynamics on rangelands: a critique of the current paradigms", *Journal of Applied Ecology*, 40,601-614.
- Bristiel P., Gillespie L., Ostrem L., Balachowski J., Violle C., Volaire F. (2018). "Experimental evaluation of the robustness of the growth-stress tolerance trade-off within the perennial grass *Dactylis glomerata*", *Functional Ecology*, 32, 1944-1958.
- Capitaine M., Pelletier P., Hubert F. (2008). "Les prairies multispécifiques en France : histoire, réalités et valeurs attendues" *Fourrages* 194:123-136.
- Ciais P., Reichstein M., Viovy N., Granier A., Ogee J., Allard V., Aubinet M., Buchmann N., Bernhofer C., Carrara A., Chevallier F., De Noblet N., Friend A.D., Friedlingstein P., Grunwald T., Heinesch B., Keronen P., Knohl A., Krinner G., Loustau D., Manca G., Matteucci G., Miglietta F., Ourcival J.M., Papale D., Pilegaard K., RAMBAL S., SEUFERT G., SOUSSANA J.F., SANZ M.J., SCHULZE E.D., VESALA T., VALENTINI R. (2005). "Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003", *Nature*, 437, 529-533.
- Deque M. (2015). "Le changement climatique en France et en Europe atlantique: les domaines méditerranéens et tempérés". In: Durand J.L, Enjalbert J, Hazard L, Litrico I, Picon-Cochard C, Prud'homme MP, Volaire F (eds) *Adaptation des prairies au changement climatique Actes du colloque présentant les méthodes et résultats du projet Climagie* (méta-programme ACCAF), Poitiers, 16 et 17 novembre 2015, pp 24-30.
- Deraedt M., Estrade O., Gastal F., Huyghe C., Knoden D., Lacan X., Pelletier P., Pavie J., Pierre P., Protin P.V., Straebler M. (2017). "Mélanges de semences pour prairies de longue durée en France (3 ans et plus)", *AFPF*. Consultable sur : <https://franceprairie.fr/documents>.
- Durand J., Bernard F., Lardy R., Graux I. (2010). "Changement climatique et Prairies: l'essentiel des impacts", In: Brisson N, Levrault F (eds) *Livre vert du projet Climator* Changement climatique, agriculture et forêt en France: simulation d'impacts sur les principales espèces. ADEME et INRA, pp 181-190.
- Faverjon L., Escobar-Gutierrez A., Litrico I., Julier B., Louarn G. (2019). "A generic individual-based model can predict yield, nitrogen content, and species abundance in experimental grassland communities", *Journal of Experimental Botany*, 70, 2491-2504.
- Firmat C., Hazard L. (2018). "Définition : Amélioration évolutive des plantes", *Dictionnaire d'agroécologie*, <https://dicagroecologiefr/encyclopedie/amelioration-evolutive-des-plantes/>.
- Gastal F., Fernandez L., Louarn G., Julier B., Barradas A., Crespo D. (2015). "Les mélanges de variétés méditerranéennes/tempérées comme stratégie d'adaptation des espèces fourragères au changement climatique?" In: Durand J, Enjalbert J, Hazard L, Litrico I, Picon-Cochard C, Prud'homme MP, Volaire F, (eds) *Adaptation des prairies semées au changement climatique*, INRA, Poitiers, 16 et 17 novembre 2015, pp 113-121.
- Ghesquiere M., Barre P., Durand J., Litrico I., Sampoux J.P., Mournet P., Volaire F. (2014). "Genetic response to climate scenarios in *Dactylis* and *Festuca* of temperate versus mediterranean origin", In: Quantitative traits breeding for multifunctional grasslands and turf, 30th Eucarpia Fodder Crops and Amenity Grasses Section Meeting, *Springer*, pp 41-48.
- Ghesquiere M., Bourgoïn B., Durand J.L., Volaire F., Sampoux J.P. (2016). "Quelles innovations variétales face au changement climatique? Les marges de progrès génétique chez les graminées fourragères", *Fourrages*, 225, 29-38.
- Gillespie L., Volaire F. (2017). "Are winter and summer dormancy symmetrical seasonal adaptive strategies? The case of temperate herbaceous perennials", *Annals of Botany*, 119, 311-323.
- Huyghe C. (2005). *Prairies et cultures fourragères en France*, Paris.
- IPCC (2000). *Special Report on Emissions Scenarios*. Cambridge University Press.

- Keep T., Sampoux J.P., Barre P., Blanco-Pastor J.L., Dehmer K.J., Durand J., Hegarty M., Le-Dauphin T., Muylle H., Roldan-Ruiz I., Roschanski A.M., Ruttink T., Surault F., Willner E., Volaire F. (Submitted) : "To grow or survive: the strategies of an ubiquitous perennial grass (*Lolium perenne* L.) to face severe seasonal stresses across Europe", *Global Change Biology*.
- Kimball B.A. (2016). "Crop responses to elevated CO₂ and interactions with H₂O, N, and temperature", *Current Opinion in Plant Biology*, 31, 36-43.
- Lens F., Picon-Cochard C., Delmas C., Signarbieux C., Buttler A., Cochard H., Jansen S., Chauvin T., Chacon Doria L., Del Arco M., Delzon S. (2016). "Herbaceous Angiosperms Are Not More Vulnerable to Drought-Induced Embolism Than Angiosperm Trees", *Plant Physiol*, 172, 661-667.
- Litrico I., Barkaoui K., Barradas A., Barre P., Beguier V., Birouste M., Bristiel P., Crespo D., Deleglise C., Durand J.L., Fernandez L., Gastal F., Ghesquiere M., Godinho B., Hernandez P., Julier B., Louarn G., Meisser M., Mosimann E., Picon-Cochard C., Roumet C., Volaire F. (2016). "Utiliser les mélanges fourragers pour s'adapter au changement climatique: opportunités et défis", *Fourrages*, 225, 11-20.
- Louarn G., Barillot R., Combes D., Escobar-Gutiérrez A. (2020). "Towards intercrop ideotypes: non-random trait assembly can promote overyielding and stability of species proportion in simulated legume-based mixtures", *Annals of Botany in press*.
- Maamouri A., Louarn G., Beguier V., Julier B. (2017). "Performance of lucerne genotypes for biomass production and nitrogen content differs in monoculture and in mixture with grasses and is partly predicted from traits recorded on isolated plants", *Crop & Pasture Science*, 68, 942-951.
- Maamouri A., Louarn G., Gastal F., Beguier V., Julier B. (2015). "Effects of lucerne genotype on morphology, biomass production and nitrogen content of lucerne and tall fescue in mixed pastures", *Crop & Pasture Science*, 66, 192-204.
- Marshall A.H., Collins R.P., Vale J., Lowe M. (2017). "Improved persistence of red clover (*Trifolium pratense* L.) increases the protein supplied by red clover/grass swards grown over four harvest years", *European Journal of Agronomy*, 89,38-45.
- Meilhac J., Deschamps L., Maire V., Flajoulot S., Litrico I. (2019a). "Both selection and plasticity drive niche differentiation in experimental grasslands", *Nature Plants*, 6, 28-33.
- Meilhac J., Durand J.L., Beguier V., Litrico I. (2019b). "Increasing the benefits of species diversity in multispecies temporary grasslands by increasing within-species diversity", *Annals of Botany*, 123, 891-900.
- Poirier M., Durand J.L., Volaire F. (2012). "Persistence and production of perennial grasses under water deficits and extreme temperatures: importance of intraspecific vs. interspecific variability", *Global Change Biology*, 18, 3632-3646.
- Prieto I., Violle C., Barre P., Durand J.L., Ghesquiere M., Litrico I. (2015). "Complementary effects of species and genetic diversity on productivity and stability of sown grasslands", *Nature Plants* 1, 15033.
- Reich P.B. (2014). "The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto", *Journal of Ecology*, 102, 275-301.
- Sampoux J.-P., Baudouin P., Bayle B., Beguier V., Bourdon P., Chosson J.-F., Deneufbourg 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 Research*, 123, 117-129.
- Sampoux J.P., Giraud H., Litrico I. (2019). "Which recurrent selection scheme to improve mixture of crop species? Theoretical expectations", *G3*, 10, 89-107.
- Shaimi N., Kallida R., Volaire F., Al Faiz C. (2009a). "Summer Dormancy in Orchardgrass : Evaluation and Characterization through Ecophysiological and Genetic Studies", *Crop Science*, 49, 2353-2358.
- Shaimi N., Kallida R., Volaire F., Saidi N., Al Faiz C. (2009b) "Summer Dormancy and Drought Survival of Moroccan Ecotypes of Orchardgrass", *Crop Science*, 49, 1416-1424.
- Voltaire F. (2018). "A unified framework for plant drought adaptive strategies: across scales and disciplines", *Global Change Biology*, 24, 2929-2938.
- Voltaire F., Barre P., Beguier V., Bourgoin T., Durand J.L., Ghesquiere M., Jaubertie J.P., Litrico I., Noel D. (2013). "Quels idéotypes de plantes fourragères pour des prairies adaptées au changement climatique ? ". *Fourrages*, 214, 119-126.
- Voltaire F., Lens F., Cochard H., Xu H., Chacon Doria L., Bristiel P., Balachowski J., Rowe N., Violle C., Picon-Cochard C. (2018). "Embolism and mechanical resistances play a key-role in dehydration tolerance of a perennial grass *Dactylis glomerata* L." : *Annals of Botany*, 122, 325-336.
- Voltaire F., Norton M. (2006). "Summer dormancy in perennial temperate grasses", *Annals of Botany*, 98, 927-933.