



HAL
open science

Comment la phénologie affecte-t-elle l'accès à la ressource en eau chez les graminées pérennes ?

Marc Ghesquière, Thierry Bourgoïn, Thierry Bariac, Florence Volaire,
Jean-Louis Durand

► To cite this version:

Marc Ghesquière, Thierry Bourgoïn, Thierry Bariac, Florence Volaire, Jean-Louis Durand. Comment la phénologie affecte-t-elle l'accès à la ressource en eau chez les graminées pérennes ?. Colloque présentant les méthodes et résultats du projet Climagie (métaprogramme ACCAF), Nov 2015, Poitiers, France. 223 p. hal-01233894

HAL Id: hal-01233894

<https://hal.science/hal-01233894>

Submitted on 25 Nov 2015

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

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

16-17 novembre 2015 - Poitiers

Actes du colloque présentant les méthodes et résultats du projet Climagie
(métaprogramme ACCAF)

ADAPTATION DES PRAIRIES SEMÉES AU CHANGEMENT CLIMATIQUE

Coordinateurs : Jean-Louis Durand, Jérôme Enjalbert, Laurent Hazard,
Isabelle Litrico, Catherine Picon-Cochard, Marie-Pascale Prudhomme, Florence Volaire



COMMENT LA PHÉNOLOGIE AFFECTE-T-ELLE L'ACCÈS À LA RESSOURCE EN EAU CHEZ LES GRAMINÉES PÉRENNES ?

HOW DOES PHENOLOGY AFFECT SOIL WATER AVAILABILITY AND PERSISTENCY OF FORAGE GRASSES?

Marc Ghesquière¹, Thierry Bourgoïn², Thierry Bariac³, Florence Volaire⁴,
Jean-Louis Durand¹

marc.ghesquiere@lusignan.inra.fr

¹Inra, UR004 URP3F, F-86600 Lusignan, France, ²PTIV Agri-Obtentions, 86600 Lusignan, ³CNRS iEES Paris, Université Pierre et Marie Curie, 7 quai Saint Bernard, 75252 Paris Cedex 5, ⁴Inra, CEFÉ/CNRS UMR, 1575 route de Mende, 42293 Montpellier Cedex 5

RÉSUMÉ

L'accès à la ressource en eau par le système racinaire conditionne directement la tolérance à la sécheresse chez les graminées pérennes. Le projet Climagie a été l'occasion d'une large investigation de la variabilité génétique de la phénologie et de ses relations avec la tolérance à la sécheresse via le système racinaire. Pour cela, des stress climatiques ont été appliqués à des populations de fétuque et dactyle, d'origine tempérée et méditerranéenne, et issues de croisement interspécifique fétuque x ray-grass (*Festulolium*) diversement recombinaisons. L'évaluation de la réponse génétique a été réalisée par prélèvements d'individus ou récoltes de graines directement dans les peuplements, qui ont été ensuite comparés aux populations initiales dans des dispositifs en pépinière. Les résultats montrent que lorsque la morphogenèse ne permet pas de contribuer à un enracinement profond, la phénologie devient une variable critique de la réponse au déficit hydrique. Vis-à-vis de la fétuque élevée, les populations d'origine méditerranéenne de dactyle se démarquent par une extrême précocité de leur épiaison au printemps. En situation d'hybridation interspécifique, on observe que l'on peut obtenir une réponse génétique au déficit hydrique mobilisant simultanément des mécanismes de tolérance propres à chacune des espèces parentales.

ABSTRACT

Deep water uptake by the rooting system is essential for drought tolerance in the grasses. In this frame, the Climagie project carried out a large survey of the genetic variability of phenology and how it impacts on drought tolerance through the rooting system. Experimental climate stresses were applied to various populations of Dactylis and Fescue, including Mediterranean origin as well as contrasting recombinant *Festulolium* populations. The genetic response was assessed by individual sampling and/or seed harvest in sward followed by direct comparison to the initial populations in nursery. The results show that phenology is a crucial trait for drought tolerance when morphogenesis cannot contribute *per se* to deep rooting as it does in tall fescue but not in Dactylis, which explains that early flowering populations of Dactylis emerged in Mediterranean area. The *Festulolium* population gave an instance that different genetic sources of drought tolerance are mobilized and cumulate their response after water deficit in summer.

INTRODUCTION

La phénologie recouvre les caractères de la croissance et du développement dont la réalisation se répète régulièrement chaque année, comme la date de démarrage en végétation, d'épiaison, le volume de la re-floraison en été chez les graminées pérennes. En déterminant la trajectoire de la vie de la plante, la phénologie détermine aussi celle des prairies, leurs performances en quantité et valeur alimentaire, et influe directement sur les pratiques fourragères, date de semis, calendrier et fréquence des coupes. La phénologie fait preuve d'une grande plasticité phénotypique chez les plantes, au point d'être utilisée comme un indicateur du changement climatique (Gordo et Sanz, 2010) mais aussi d'une grande variabilité génétique de nature adaptative (Beierkuhnlein *et al.*, 2011). La phénologie des populations végétales s'ajuste de façon à maximiser leur capacité de reproduction sous un climat donné, en plaçant notamment leur optimum de croissance végétative et leur reproduction sexuée sous les conditions de température et de ressources en eau les moins limitantes. Les mécanismes adaptatifs peuvent inclure aussi des mécanismes actifs d'évitement comme la dormance hivernale et estivale. La phénologie chez les graminées pérennes s'exerce de façon spécifique via la dynamique du tallage, caractérisée au printemps par une forte régression de l'apparition des talles au profit de la croissance des feuilles et des tiges. Avec un système racinaire naturellement superficiel, une phénologie inadéquate peut ainsi placer une graminée en situation de sensibilité au déficit hydrique plus ou moins intense qui peut suivre en été.

Pour alimenter la réflexion sur l'amélioration génétique comme moyen d'adaptation au changement climatique, le projet Climagie a étudié comment la variabilité génétique

des relations entre phénologie et système racinaire contribue à la sensibilité au déficit hydrique. Pour cela des méthodes indirectes du fonctionnement du système racinaire ont été mises en œuvre : signature isotopique de l'eau des plantes ($\delta^{18}\text{O}$), (Durand *et al.*, 2007), détermination de la température de surface des feuilles par thermométrie. Par ailleurs, du fait de la reproduction allogame des graminées, il existe une variabilité génétique au niveau des populations naturelles et variétés cultivées. Cette caractéristique a été déterminante pour entreprendre l'étude par l'évaluation de réponse génétique en plaçant des populations originales en condition de peuplement dense et sous divers contextes de stress climatiques naturels.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La démarche expérimentale s'appuie sur l'enchaînement de deux dispositifs successifs. Le premier consiste à induire une pression de sélection de nature climatique au sein de populations ou variétés en parcelle ; ensuite, le second dispositif mesure la réponse génétique sur différentes variables de productivité et de survie par le contraste entre la population initiale sur laquelle la pression de sélection s'est exercée et la (ou les) population(s) qui en a (ont) été dérivée(s) (figure 1).

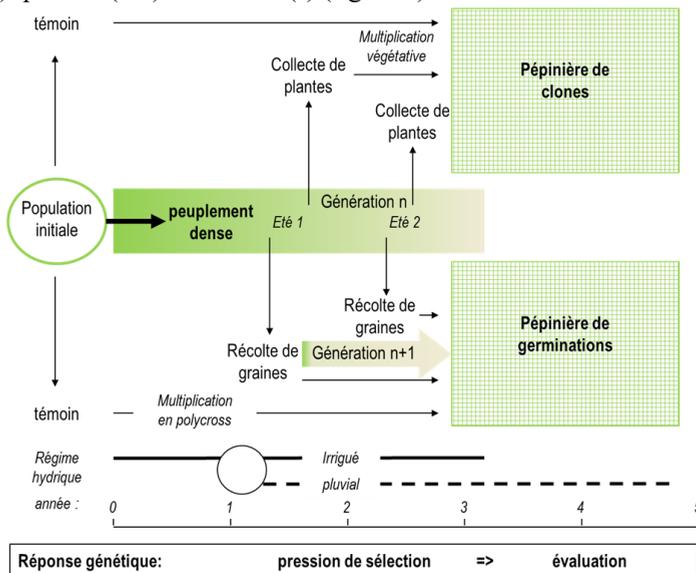


Figure 1 : principe de la méthodologie développée pour évaluer la réponse génétique à un stress climatique. La figure illustre le cas d'une sélection au cours de la sécheresse en été. Des individus sont échantillonnés en fin d'été des années 1 et 2 en parcelle, clonés puis comparés en pépinière en année 3 et 4 à un échantillon d'individus issus de la population initiale (haut). Parallèlement, un échantillon des graines est récolté sur les parcelles en début d'été des années 1 et 2 pour être également comparé aux populations initiales (bas). Dans le cas présent, un témoin est aussi réalisé par un traitement irrigué des parcelles.

L'évaluation de la réponse peut se faire soit par échantillonnage direct d'individus dans les parcelles, soit par la récolte de graines après avoir placé préalablement des cages à isolement pollinique. Dans le premier cas, le contraste entre population initiale et échantillonnée mesure une différentielle ou intensité de sélection qui peut être associée directement aux effets du déficit hydrique du fait de la simultanéité entre le stress et le prélèvement des plantes. Dans le second cas, le contraste mesure une véritable réponse génétique, évaluée à la génération suivante et donc, incluant l'héritabilité des caractères. Mais la réponse intègre aussi les effets de tous les phénomènes intervenus entre le développement du déficit hydrique lui-même et la récolte de graines presque une année plus tard.

Le protocole a été appliqué à des niveaux très contrastés de diversité génétique inter- et intraspécifique :

Festulolium : des parcelles de deux variétés, l'une hybride amphiploïde *L. multiflorum* x *F. glaucescens*, et l'autre issue du rétrocroisement de l'hybride dans *L. multiflorum*, ont été soumises à un régime pluvial et en irrigué à Lusignan. Les individus échantillonnés et populations récoltées ont été ensuite comparés à leur lot d'origine, simultanément et pendant deux années de suite, dans des pépinières de plantes isolées. Outre la date d'épiaison et la notation de survie des plantes en fin d'été de chaque année, le $\delta^{18}\text{O}$ de l'eau des plantes a été déterminé sur les plantes prélevées en fin d'été de la première année comme un indicateur de la profondeur du système racinaire. Un génotypage simultané des individus par marqueurs DArT a été aussi réalisé pour évaluer la contribution génétique de chaque espèce dans la réponse phénotypique globale de chacun des caractères observés (Ghesquière *et al.*, 2012).

Dactyle et Fétuque : deux variétés de chaque espèce, l'une de type tempéré et l'autre, de type méditerranéen, ont été soumises à deux scénarios climatiques à Lusignan et Montpellier (Poirier *et al.*, 2012) : S1, moyenne trentenaire du déficit hydrique annuel local et S2, réduction par deux des précipitations annuelles. Les 16 populations récoltées à l'été de l'année 3 ont été comparées à leur lot initial de semences pendant deux ans dans une pépinière à Lusignan. La grande variabilité observée de la précocité d'épiaison chez le dactyle a permis de produire ensuite de nombreux croisements par paires, inter- et intra-origine, pour découpler phénologie et origine dans la réponse génétique à la sécheresse. Celle-ci a été étudiée chez 14 croisements et leur variété initiale dans un dispositif en pépinière, sous abri à pluie entre le 6 juillet et le 6 octobre et pour 200 mm de précipitations écartées. La profondeur de l'enracinement a été évaluée par 6 prises de

vues avec une caméra en thermographie infrarouge de l'ensemble du dispositif entre le 16 juillet et le 24 octobre avec la mesure de la température de la surface des feuilles vivantes.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Évaluée au sein de la population de *Festulolium*, l'intensité de sélection observée a été maximum pour le $\delta^{18}\text{O}$ ($i_p = -0.736$), traduisant une extraction d'eau plus profonde des individus prélevés en fin d'été par rapport aux individus de la population initiale. La réponse du $\delta^{18}\text{O}$ a été trouvée également associée à une survie des individus supérieure ($i_p = +0.470$), mais sans changement significatif de la date d'épiaison ($i_p = -0.025$).

Les corrélations entre caractères et marqueurs d'une origine parentale donnée permettent de prédire le changement de fréquence aux marqueurs suite à la réponse phénotypique observée pour chacun des caractères (figure 2). Trois caractères illustrent trois situations différentes : contribution simultanément positive des deux espèces pour la notation de pérennité ($i_F = +0.321$, $i_L = +0.187$) ; contribution spécifique de la fétuque pour le $\delta^{18}\text{O}$ ($i_F = -0.521$, $i_L = +0.057$) ; contribution antagoniste dans le cas de la date d'épiaison ($i_F = +0.480$, $i_L = -0.159$) expliquant notamment que la réponse phénotypique globale puisse s'annuler. La population *Festulolium* recombinante utilisée illustre ainsi le fait qu'une pression de sélection, induite ici par le déficit hydrique, conduit à des réponses génétiques différentes sur les caractères, voire dans des directions opposées, suivant la variabilité génétique propre à chaque espèce qui est présente dans la population.

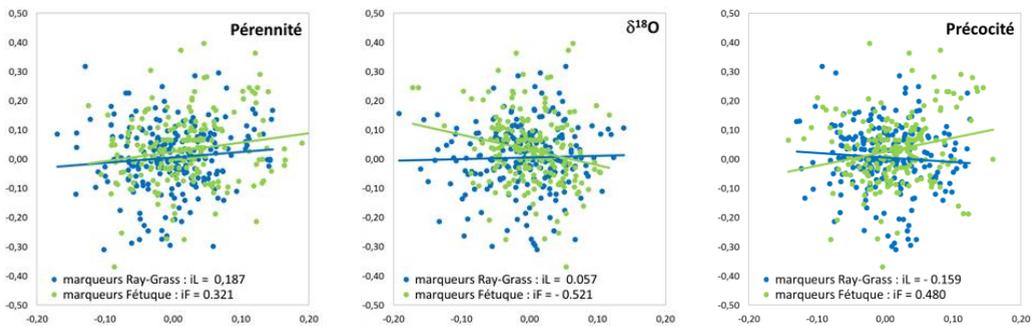


Figure 2 : corrélations marqueur/caractère (abscisse) et changement de fréquence à ces mêmes marqueurs (ordonnée) observés chez des individus prélevés dans un peuplement de *Festulolium* après l'été par rapport à la population initiale. 245 marqueurs d'origine fétuque et 234 marqueurs d'origine ray-grass; la pente de la régression pour chaque origine de marqueurs (i_F et i_L) est une estimation de la contribution relative moyenne des espèces parentales à la réponse phénotypique globale (i_P).

La distribution des fréquences à plus de 1800 marqueurs permet d'estimer cependant qu'à peine 20 % des locus de génome ray-grass sont substitués par un locus de génome fétuque dans la population *Festulolium* et qu'ainsi, la réponse phénotypique reste principalement le résultat de changements de fréquence à des locus de ray-grass. Mais, inversement, une sélection sur des marqueurs de fétuque spécifiquement associés au $\delta^{18}\text{O}$ pourrait entraîner une réponse directe sur la survie des plantes nettement plus significative et ce, à précocité d'épiaison inchangée.

Au niveau des populations de graines récoltées sur les parcelles, les réponses génétiques observées confirment cette contribution génétique majoritaire d'origine ray-grass dans une population de *Festulolium*, surtout quand elle est issue d'introgession (figure 3). La recombinaison interspécifique y est grandement facilitée par rapport à une population amphiploïde, la variabilité génétique totale augmente et maximise la réponse à la sélection. Toutefois, la relation entre survie et précocité des plantes apparaît négative cette fois, avec une réponse maximum dès l'année 1 de récolte ($i_p = -0.67$ et -0.46 , resp.) alors que le régime hydrique n'a pas encore différencié les parcelles. En fait, la réponse au déficit hydrique *sensu stricto* de l'été est plus à lire dans le contraste des populations récoltées en année 2 relativement à celles récoltées en année 1: $i_p = +0.38$ (survie) et $+0.22$ (date d'épiaison) en sec contre $i_p = +0.15$ et $+0.09$ (resp), en irrigué. Les réponses paraissent ainsi cohérentes aux deux niveaux d'échantillonnage ; elles soulignent surtout que la variabilité génétique instantanée d'une même population peut fortement diverger suivant qu'on échantillonne le peuplement par récolte de graines en début d'été ou par prélèvement des individus encore présents deux mois plus tard. La population de *Festulolium* suggère ici que le déficit hydrique n'est qu'une des pressions de sélection se développant au cours de la vie d'un peuplement de graminées, avec des réponses spécifiques suivant les caractères et la variabilité génétique disponible, et forcément contingentes de la succession des pressions et réponses.

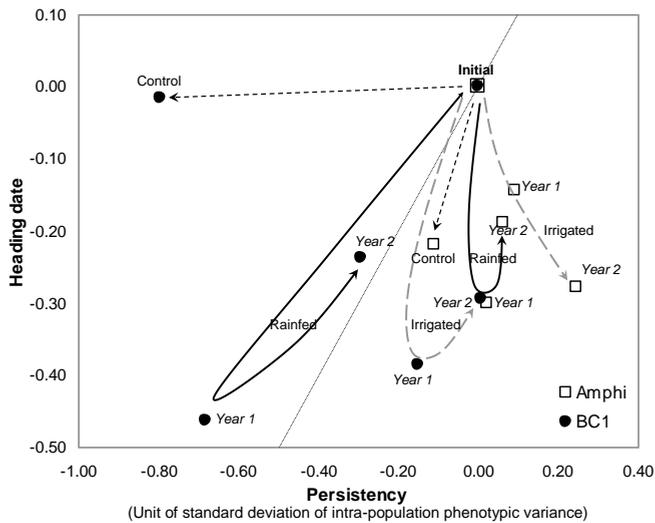


Figure 3 : réponse de la précocité d'épiaison et de la pérennité chez deux populations de *Festulolium*, amphiploïde ou introgressée (BC1), après récolte deux années successives des graines produites sur des parcelles conduites en sec (rainfed) ou en irrigué (irrigated). Les témoins (control) des deux populations consistent en une génération de multiplication en polycross de plantes isolées.

Sur le dactyle et la fêtuque élevée, les scénarios climatiques n'ont pas eu d'effets significatifs sur la pérennité des 16 populations récoltées après évaluation dans les conditions de Lusignan. En revanche, c'est à nouveau la précocité d'épiaison qui a manifesté la réponse génétique la plus forte, chez la fêtuque méditerranéenne et surtout le dactyle tempéré (Montpellier S2), (figure 4).

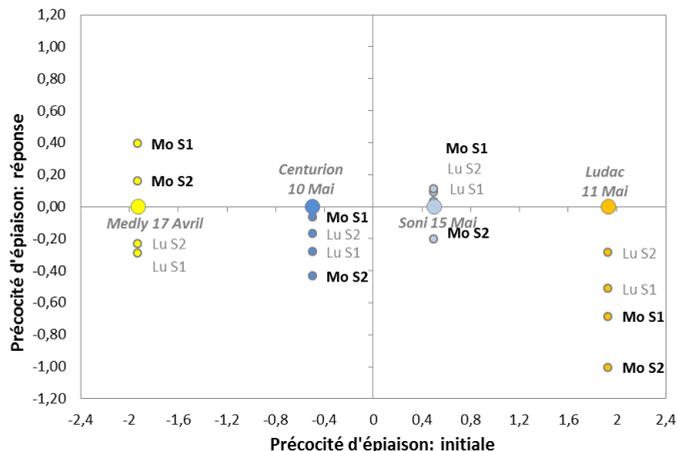


Figure 4 : réponse de la précocité d'épiaison après application de deux scénarios climatiques (S1 et S2) à Lusignan et Montpellier (Lu et Mo) chez 2 variétés de dactyle et de fêtuque élevée, d'origine Méditerranéenne et tempérée. La précocité est exprimée en unité d'écart-type intra-population, centrée sur la variabilité intra-spécifique en abscisse et centrée sur la variété initiale de chaque espèce en ordonnée: Medly et Ludac, variétés de dactyle, Centurion et Soni, de fêtuque élevée, Méditerranéenne et tempérée dans chaque espèce et respectivement.

La variabilité initiale entre origines n'a pas la même ampleur au sein de chaque espèce, de sorte que la précocité d'épiaison apparaît comme une variable beaucoup plus sensible vis-à-vis de la sécheresse chez le dactyle que chez la fétuque. L'extrême précocité, déjà acquise par la variété méditerranéenne de dactyle (*Medly*), pourrait alors avoir été limitante pour induire une réponse vers une précocité encore plus marquée ; au contraire, les populations récoltées à Montpellier sous le scénario S2 paraissent elles-mêmes un peu plus tardives que la population initiale.

Ceci étant, la variabilité génétique au sein des populations de chaque origine de dactyle reste très grande et a pu être exploitée pour produire une centaine de descendance, inter- et intra-origines, dont les écarts de précocité ont été encore amplifiés (figure 5). L'étude de quatorze d'entre-elles sous abri à pluie en 2014 n'a entraîné à nouveau aucune mortalité dans les conditions de Lusignan. Cependant, la mesure de température de surface des feuilles montre que les extrêmes de précocité au sein de chaque origine présentent une augmentation de la température de surface par rapport à leur population initiale, signe d'un système racinaire limitant déjà l'alimentation hydrique des plantes, et confirmé par la mesure du potentiel hydrique de base chez certains individus. La réponse apparemment divergente de la précocité d'épiaison par les scénarios climatiques entre les deux origines de dactyle serait alors cohérente au sens où la phénologie ne contribue pas seulement, par la négative, à éviter une consommation d'eau excessive par un trop grand développement aérien, mais aussi à assurer des besoins en eau minima par un système racinaire suffisamment développé.

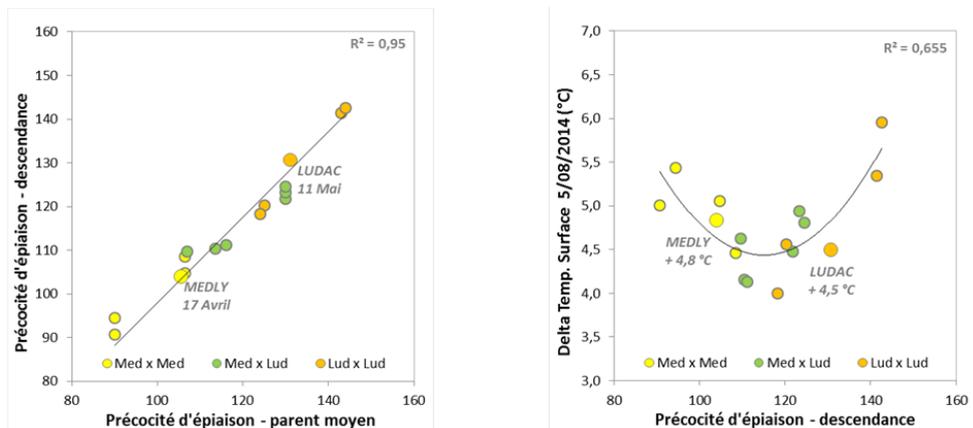


Figure 5: éclatement de la précocité d'épiaison au sein de dactyle d'origine Méditerranéenne et tempérée par croisement F1 inter et intra-variétal (gauche) et effet sur l'alimentation en eau des plantes sous abri à pluie (droite). Date d'épiaison en nombre de jours a/c du 1er janvier; variété Méditerranéenne: *Medly*; tempérée: *Ludac*.

CONCLUSION

Les résultats montrent que la phénologie peut être un moyen efficace de réaction au changement climatique chez des espèces comme le dactyle et le ray-grass ne disposant pas de caractères de morphogenèse spécifiquement liés à la pérennisation, par la formation de stolons et rhizomes (Sampoux et Huyghe, 2009) ou déterminant directement la profondeur de l'enracinement, comme c'est le cas ici chez la fétuque élevée. Si le rôle de la précocité d'épiaison paraît moins évident chez la fétuque élevée, il reste à élucider quel pourrait être l'impact éventuel sur le système racinaire de la croissance aux températures fraîches, caractéristique des fétuques élevées d'origine méditerranéenne.

L'observation de caractères racinaires à des fins génétiques reste extrêmement difficile ; la mise en œuvre de la signature isotopique de l'eau des plantes, de la température de surface des feuilles représente, de ce point de vue, des avancées méthodologiques importantes pour l'amélioration. L'utilisation d'abris à pluie, l'identification de critères-seuils au-delà desquels la survie du peuplement devient critique, sont aussi des contributions pour préciser le niveau de stress et les conditions expérimentales qu'il faut savoir reproduire pour envisager une amélioration génétique et sur quels objectifs ; si, en particulier, celle-ci doit privilégier la survie vs la croissance, voire, peut concilier les deux objectifs suivant les scénarios climatiques annoncés (Volaire *et al.*, 2013).

La phénologie ne peut constituer un unique levier d'action pour adapter les graminées fourragères au changement climatique. La population de *Festulolium* montre qu'une part même réduite de variabilité génétique de *F. glaucescens* introduite dans un ray-grass d'Italie conduit à améliorer la profondeur d'extraction d'eau et la survie chez une espèce qui ne dispose pas ou moins de cette ressource, et qu'elle peut être sélectionnée au moyen de marqueurs.

A court terme, il reste qu'une plus grande attention doit être portée sur la phénologie des graminées, ray-grass et dactyle notamment, pour adapter la production fourragère au climat du futur alors que la tendance du marché des semences en France s'oriente vers des variétés toujours de plus en plus tardives.

BIBLIOGRAPHIE

- Beierkuhnlein C., Thiel D., Jentsch A., Willner E., Kreyling J. (2011) Ecotypes of European grass species respond differently to warming and extreme drought. *Journal of Ecology*, 99, 703-713.
- Durand J.L., Bariac T., Ghesquière M., Biron P., Richard P., Humphreys M., Zwierzykowski Z. 2007. Ranking of the depth of water extraction by individual grass plants, using natural ¹⁸O isotope abundance. *Environmental and Experimental Botany*, 60, 137-144.
- Ghesquière M., Durand J.L., Bourgoïn T., Huttner E., Kilian A. (2012) Using DARt markers in *Festuca* x *Lolium* breeding. In: *Breeding strategies for sustainable forage and turf grass improvement*, XXIX Meeting of the Eucarpia Fodder Crops and Amenity Grasses Section, Dublin, Ireland (2011-09-04 - 2011-09-08), Springer, 121-129.
- Gordo O., Sanz J.J. (2010) Impact of climate change on plant phenology in Mediterranean ecosystems. *Global Change Biology*, 16, 1082–1106. doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.02084.x
- 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
- Sampoux J.P., Huyghe C. (2009) Contribution of ploidy-level variation and adaptive trait diversity to the environmental distribution of taxa in the 'fine-leaved fescue' lineage (genus *Festuca* subg. *Festuca*). *Journal of Biogeography*, 36, 1978-1993.
- Volaire F., Barre P., Béguier V., Bourgoïn T., Durand J.L., Ghesquière M., Jaubertie J.P., Litrico I., Noël D. (2013) Quels idéotypes de plantes fourragères pour des prairies adaptées au changement climatique ? *Fourrages*, 214, 119-126.