



**HAL**  
open science

## **Les températures cardinales des grandes fonctions de production chez deux plantes fourragères pérennes**

Serge Zaka, Lina Qadir Ahmed, Abraham Escobar Gutiérrez, Jean-Louis Durand,  
Gaëtan Louarn

### ► **To cite this version:**

Serge Zaka, Lina Qadir Ahmed, Abraham Escobar Gutiérrez, Jean-Louis Durand, Gaëtan Louarn. Les températures cardinales des grandes fonctions de production chez deux plantes fourragères pérennes. Colloque présentant les méthodes et résultats du projet Climagie (métaprogramme ACCAF), Nov 2015, Poitiers, France. 223 p. <hal-01233903>

**HAL Id: hal-01233903**

**<https://hal.science/hal-01233903v1>**

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.



HAL Authorization

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



# LES TEMPÉRATURES CARDINALES DES GRANDES FONCTIONS DE PRODUCTION CHEZ DEUX PLANTES FOURRAGÈRES PÉRENNES

---

## CARDINAL TEMPERATURES OF MAJOR PRODUCTION FUNCTIONS IN TWO PERENNIAL FORAGE PLANTS

Serge Zaka<sup>1</sup>, Lina Qadir Ahmed<sup>1</sup>, Abraham Escobar-Gutiérrez<sup>1</sup>,  
Jean-Louis Durand<sup>1</sup>, Gaëtan Louarn<sup>1</sup>

serge.zaka@lusignan.inra.fr

<sup>1</sup>Inra, UR004 URP3F, F-86600 Lusignan, France

### RÉSUMÉ

La température est l'un des facteurs les plus affectés par le changement climatique. C'est également un facteur de croissance central dans le fonctionnement des végétaux. Du fait d'une large répartition géographique et d'hybridations entre sous-espèces, les espèces herbacées sont adaptées à de nombreux climats. Des différences entre génotypes d'origines climatiques contrastées ont été observées en champs. Celles-ci s'expliquent-elles par des différences de réponse à la température ? Pour cela, nous avons mené 8 expérimentations en conditions contrôlées de 5 à 40°C et condition ferti-hydrique non-limitante. Nous avons caractérisé les courbes de réponse à la température de deux espèces fourragères *a priori* adaptées au changement climatique (luzerne et fétuque élevée) pour différents processus physiologiques (croissance, développement, photosynthèse, respiration, fixation de l'azote atmosphérique...). Les différences saisonnières de production de matière sèche entre génotypes observées en champs ne s'expliquent pas par des différences de réponses à la température. D'autres hypothèses sont à explorer comme la réponse à la photopériode ou l'évolution de la réponse à la température due à l'induction florale.

### INTRODUCTION

La température est l'un des facteurs les plus affectés par le changement climatique. Le G.I.E.C. prévoit une augmentation globale de la température moyenne allant de +1.8°C (1.1 - 2.9°C) jusqu'à +4.0°C (2.4 - 6.4°C) (I.P.C.C., 2013). La température est un facteur de croissance central dans le fonctionnement des végétaux. Tout au long du cycle végétal, elle agit sur l'ensemble de la plante à tous les niveaux d'organisation (des aspects

biochimiques de l'assimilation ou du catabolisme au fonctionnement des méristèmes pour la croissance et le développement). Les espèces herbacées pérennes subissent une large gamme de températures tout au long du cycle de croissance. Du fait d'une large répartition géographique et d'hybridations entre sous-espèces, ces espèces sont également adaptées à de nombreux climats. L'effet non-linéaire pris sur une large gamme (0-40°C), l'importance de la prise en compte des possibilités d'acclimatation de certains processus et la diversité génétique de la réponse à la température ne sont pas toujours bien pris en compte dans la modélisation. L'augmentation progressive de l'occurrence des températures caniculaires nous amène donc à devoir préciser la façon de considérer la température. Parent et Tardieu (2012) suggèrent de représenter l'effet de la température sur les processus élémentaires de croissance et de développement en utilisant une fonction unique pour tous ces processus et pour toutes les variétés annuelles étudiées. Ces travaux portent sur des espèces ayant subi une forte pression sélective au cours des dernières décennies. Ces résultats sont-ils extrapolables aux espèces prairiales pérennes, ayant une aire de répartition géographique souvent plus vaste et ayant subi une pression sélective moins importante ? A l'inverse, des travaux sur la photosynthèse et la respiration à des échelles fines (feuille), suggèrent de fortes capacités d'acclimatation des espèces en C3 et des réponses à la température variables pour un même génotype selon les températures de croissance (Yamori *et al.*, 2014). Comment cette acclimatation se caractérise-t-elle ? Sur les espèces pérennes, des différences de croissance entre variétés d'origines méditerranéennes et tempérées/continentales sont généralement observées au champ (Norton *et al.*, 2006). Ces différences sont-elles dues à des différences de réponse à la température entre variétés ?

(Q1) Y-a-t-il des différences de réponse à la température entre les principaux processus physiologiques chez les espèces pérennes fourragères ? Entre lesquels ? (Q2) Y-a-t-il des différences de réponse à la température entre génotypes d'origines contrastées (e.g. tempérés versus méditerranéens) ? (Q3) Ces réponses à la température peuvent-elles être « phénotypées » sur des phases précoces de développement (par exemple la germination) ?

## MÉTHODOLOGIE

### Principe

Caractériser les courbes de réponse à la température de deux espèces fourragères *a priori* adaptées au changement climatique (luzerne et fétuque élevée) sur une large gamme de température (5-40°C) pour différents processus physiologiques (croissance,

développement, photosynthèse, respiration, fixation...). Pour chaque espèce, une gamme de 7 à 9 génotypes/cultivars a été sélectionnée selon un gradient nord-sud d'origine géographique. Le déficit de pression de vapeur de l'air (VPD) a été maintenu < 1,5 kPa pour limiter les effets indirects de la température induits par la demande évapo-transpiratoire. Chaque niveau de température est indépendant. Pour garantir un même état initial d'un niveau de température à l'autre, une période d'homogénéisation du matériel végétal a été nécessaire. Après 3 semaines en conditions optimales (25°C, 70% d'humidité, ferti-irrigation complète/non limitante, pot de sable cylindrique 35 cm de hauteur et 8 de diamètre), nous avons procédé à une sélection des plantes de façon à obtenir un pool homogène de plantes (4,5-5,5 feuilles pour les populations de luzerne et 3-4 feuilles pour les populations de fétuque). Les boutures ont été taillées avant chaque début de mesures. Ce pool a ensuite été transféré à la température étudiée. Dès lors, des mesures régulières ont été effectuées jusqu'à ce que les plantes atteignent un stade défini (10-11 feuilles pour les populations de luzerne et 6 feuilles pour celles de fétuque).

## Croissance et développement

Des mesures de croissance au réglet et des dénombrements de phytomères ont été réalisées tous les jours (proches de l'optimum) et tous les 3-5 jours (extrêmes). Les vitesses maximales sont données par la dérivée au point d'inflexion de la sigmoïde ajustée (croissance) et le coefficient directeur de la droite ajustée (développement). Des analyses d'image ont été effectuées pour mesurer les surfaces foliaires finales. Les pesées de matière sèche ont été effectuées après 48h en étuve sèche (70°C). La concentration en azote foliaire des feuilles a été mesurée à l'aide d'un analyseur élémentaire (Modèle EA 1108, Carlo-Erba Instrument, Milan, Italie). Les mesures de croissance des coléoptiles/hypocotyles/radicules et de germination ont été effectuées dans la thèse de Lina Ahmed (2011-15).

## Échanges gazeux foliaires

Des mesures d'échanges gazeux ont été réalisées sur un sous échantillon de génotypes des deux espèces (LI-6400, Li-Cor, Lincoln, NE, USA). L'ensemble des mesures a été effectué sur le même étage foliaire (feuille mature la plus récente sur la tige principale ayant entièrement poussé à la température de consigne). À chaque niveau de température, la photosynthèse à 25°C (condition standard) et à la température de croissance est enregistrée à 400ppm de CO<sub>2</sub>. En plus des échanges gazeux en conditions standard, l'effet de la température de croissance sur la réponse à la température de la photosynthèse (acclimatation) a été caractérisé sur deux génotypes de luzerne (G3 tempéré et 7\_7

méditerranéen) pour 6 niveaux de température de croissance (5, 10, 20, 25, 30 et 35°C). Pour ce faire, des réponses de la photosynthèse (A) à la pression partielle de CO<sub>2</sub> intercellulaire (C<sub>i</sub>) ont été établies pour chaque température de croissance à 4 températures foliaires (10, 25, 35 et 42°C). La pression partielle de CO<sub>2</sub> intercellulaire a varié de 50 à 1500 ppm. L'intensité lumineuse est fixée à 1500 μmol photon m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. Les courbes obtenues ont aussi permis une caractérisation des paramètres photosynthétiques du modèle de Farquhar (Farquhar, 1980 ; Sharkey *et al.*, 2007) caractérisant la limitation de la photosynthèse soit par l'activité carboxylase de la rubisco (V<sub>c</sub>max), soit par le flux d'énergie et la régénération du ribulose-1,6-biphosphate (RuBP) dans le cycle de Calvin (J<sub>max</sub>). Pour finir, à chaque niveau de température, la respiration à l'obscurité est mesurée à la température de consigne et 400 ppm de CO<sub>2</sub>. Les plantes sont préalablement placées 4h à l'obscurité. Le VPD reste < 1,5 kPa pour l'ensemble de ces mesures.

## Ajustement et normalisation

Nous avons normalisé l'ensemble des courbes par la valeur de l'ajustement à 20°C pour croissance/développement (Parent et Tardieu, 2012). Ainsi, l'ensemble des courbes passent par 1 à 20°C, ce qui nous permet de comparer plusieurs processus en nous affranchissant des unités. Après une comparaison statistique de plus de 30 courbes de réponses de nature mathématique variée (exponentielle, sinusoïdale, polynomiale, linéaire, bêta dérivée), les fonctions bêtas modifiées, largement utilisées dans la littérature (Yan & Hunt, 1999), sont les plus appropriées pour rendre compte de la réponse à la température. Elles intègrent peu de paramètres, elles sont relativement aisées à expliquer biologiquement, les approximations sont bonnes aux températures cardinales et sont très flexibles.

## Résultats et discussion

Une comparaison de la réponse à la température de chaque processus non normalisé a été effectuée. Il existe des différences entre génotypes mais qui ne sont pas corrélées à l'origine climatique. Pour un processus donné, aucune différence statistique entre les courbes normalisées n'a été observée entre les différents génotypes, quelle que soit l'origine climatique (figure 1).

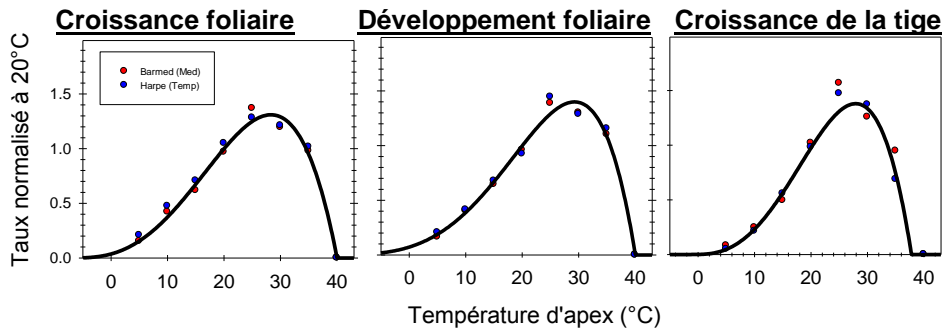


Figure 1 : courbes normalisées pour trois processus (croissance foliaire, de la tige et développement foliaire) chez deux populations de luzerne d'origines climatiques contrastées (Barmed, méditerranéenne et Harpe, tempérée).

Une comparaison de processus impliquant des organes / processus différents en phase hétérotrophe (tige, entre-nœud, croissance et développement foliaire) et autotrophe (radicule, coléoptile/hypocotyle) a été effectuée pour les populations de luzerne et de fétuque d'origines méditerranéennes et tempérées. Il existe des différences significatives de réponse à la température entre processus (figure 2), notamment une dualité entre la croissance des tiges/entre-nœuds ( $T_{\min} \approx 5^{\circ}\text{C}$  et  $T_{\max} \approx 38^{\circ}\text{C}$ ) et celle des feuilles/coléoptiles/radicules ( $T_{\min} < 0^{\circ}\text{C}$  et  $T_{\max} \approx 40^{\circ}\text{C}$ ).

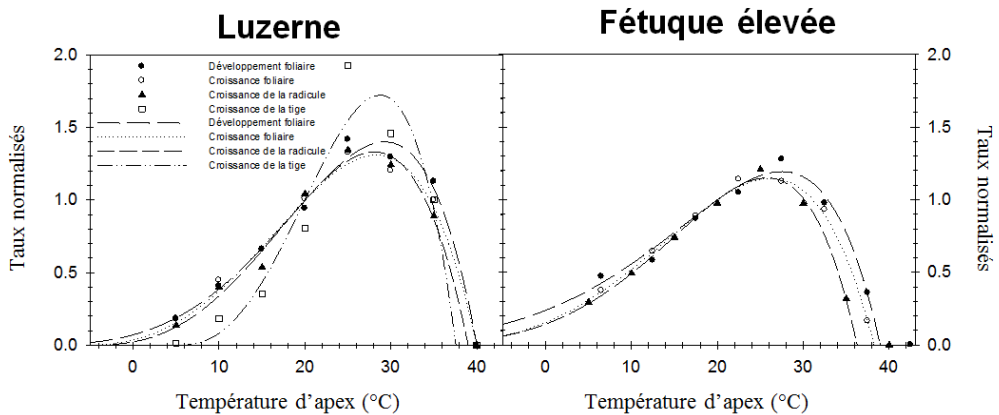


Figure 2 : comparaison des réponses à la température par processus pour la luzerne et la fétuque élevée.

La réponse de la photosynthèse à la température se distingue des processus de croissance et de développement d'une part par la forme de la courbe (plus lisse) et d'autre part par la capacité d'acclimatation à la température de croissance (figure 3). On observe en effet

une maximisation de la photosynthèse à la température de croissance par une évolution de la température optimale de la photosynthèse (figure 4). Les modifications de la courbe de réponse à la température s'expliquent par des changements d'allocation de l'azote entre les voies  $V_{\text{cmax}}$  et  $J_{\text{max}}$  mais aussi par des changements de réponse à la température entre les deux voies. L'assimilation des plants d'origine méditerranéenne a tendance à chuter aux hautes températures foliaires. Cela s'explique par une différence notable de la réponse à la température de la RUBISCO à ces températures (désactivation précoce de l'activité de la RUBISCO pour les méditerranéennes dès 35°C). La composition (concentration azotée), la structure (surface spécifique des feuille  $\text{m}^2/\text{kg}$ ), la taille finale foliaire (figure 5) et la morphologie générale des plants (ratio shoot/root, ramifications etc.) sont également affectées par la température de croissance. Des dégâts sur la machinerie photosynthétique ont été observés aux extrêmes de température. A 5°C, une photo-inhibition chez l'ensemble des génotypes explique la chute de l'assimilation (figure 3). A 35°C, nous avons observé un effet « bleaching » (blanchissement des feuilles) irréversible pour l'ensemble des feuilles de fétuque et pour quelques génotypes méditerranéens de luzerne (figure 5).

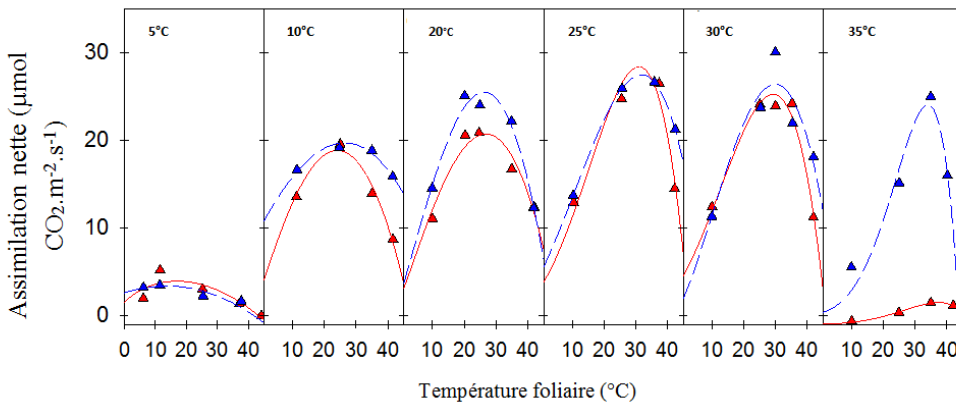


Figure 3 : réponse à la température foliaire de l'assimilation nette suivant la température de croissance pour deux génotypes de luzerne d'origines climatiques variées (G3 tempéré en bleu et 7\_7 méditerranéen en rouge).

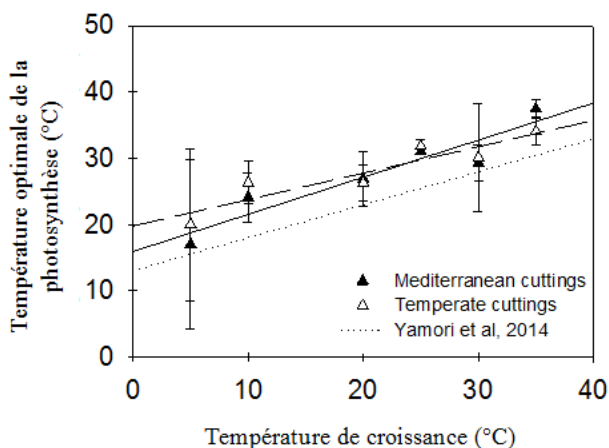


Figure 4 : évolution de l'optimum de la photosynthèse suivant la température de croissance.

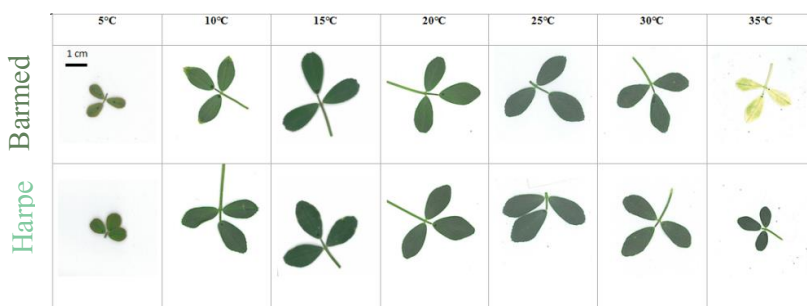


Figure 5 : scans comparatifs entre les feuilles de Luzerne ayant poussé à différentes températures de croissance pour des populations d'origines méditerranéenne (Barmed) ou tempérée (Harpe).

## CONCLUSION

Les différences saisonnières observées en champs entre génotypes originaires d'un climat méditerranéen ou tempéré ne sont pas expliquées par des différences de réponse à la température de la croissance et du développement végétatif. En effet, pour un processus de croissance ou de développement donné, il n'existe aucune différence de réponse à la température entre génotypes d'origines climatiques contrastées. Des différences ont cependant été observées entre processus. Pour l'assimilation photosynthétique, une nette différence a été observée aux fortes températures (>35°C). On observe en effet une désactivation de la RUBISCO aux fortes températures pour le génotype méditerranéen. Dans le climat actuel, ces températures sont rarement atteintes et n'expliquent donc toujours pas les différences observées en champs. D'autres hypothèses sont à explorer comme la réponse à la photopériode ou l'évolution de la réponse à la température due à l'induction florale.

## BIBLIOGRAPHIE

- Ahmed L. 2011-2015. Analyse de la variabilité inter- et intra-spécifique de cinq espèces prairiales en réponse à la température pendant la germination et la phase hétérotrophe initiale. Thèse de l'Université de Poitiers.
- Farquhar G.D., Von Caemmerer S. and Berry J.A. 1980. A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C3 species. *Planta* 149: 78–90.
- I.P.C.C. 2013. Climate change 2013: the physical science basis. In: Stocker TF, Qin D., Plattner GK *et al.* eds. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge and New-York: Cambridge University Press.
- Norton M., Volaire F. and Lelièvre F. 2006. Summer Dormancy in *Festuca Arundinacea* Schreb.; the Influence of Season of Sowing and a Simulated Mid-Summer Storm on Two Contrasting Cultivars. *Australian Journal of Agricultural Research* 57: 1267.
- Parent B. et Tardieu F. 2012. Temperature responses of developmental processes have not been affected by breeding in different ecological areas for 17 crop species. *New Phytol* 194: 760-74.
- Sharkey T.D., Bernacchi C.J., Farquhar G.D. and Singsaas E.L. 2007. Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C3 leaves. *Plant, Cell & Environment* 30: 1035–1040.
- Yamori W., Hikosaka K. and Way D.A. 2014. Temperature response of photosynthesis in C3, C4, and CAM plants: temperature acclimation and temperature adaptation. *Photosynthesis Research* 119: 101–117.
- Yan W. and Hunt L.A. 1999. An equation for modelling the temperature response of plants using only the cardinal temperatures. *Annals of Botany* 84: 607–614.