



HAL
open science

Effacité du prélèvement de l'azote et efficacité de l'eau en conditions de production fourragère chez le ray-grass anglais : recherche de critères d'évaluation de la diversité variétale

Jean-Paul Sampoux, Vincent Beguier, P. Bourdon, C. Galbrun, M.C. Gras, D. Noël, W. Pietraszek, L. Poinard, B. Tharel, Jean-Louis Durand

► To cite this version:

Jean-Paul Sampoux, Vincent Beguier, P. Bourdon, C. Galbrun, M.C. Gras, et al.. Effacité du prélèvement de l'azote et efficacité de l'eau en conditions de production fourragère chez le ray-grass anglais : recherche de critères d'évaluation de la diversité variétale. *Innovations Agronomiques*, 2016, 50, pp.111-121. 10.15454/1.4721148929422205E12 . hal-01578277

HAL Id: hal-01578277

<https://hal.science/hal-01578277>

Submitted on 28 Aug 2017

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.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0 International License

Efficacité du prélèvement de l'azote et efficacité de l'eau en conditions de production fourragère chez le ray-grass anglais : recherche de critères d'évaluation de la diversité variétale

Sampoux J.P.¹, Béguier V.², Bourdon P.², Galbrun C.², Gras M.C.², Noël D.², Pietraszek W.², Poinsard L.², Tharel B.², Durand J.L.¹

¹ INRA, UR P3F, Centre INRA Poitou-Charentes, BP80006, 86600 Lusignan

² ACVF (Association des Créateurs de Variétés Fourragères), 75030 Paris Cedex 01

Correspondance : jean-paul.sampoux@lusignan.inra.fr

Résumé

Les sélectionneurs de graminées fourragères devront dorénavant prendre en compte dans leurs objectifs de sélection une utilisation de leurs variétés avec un niveau d'intrants plus limité, et notamment une fertilisation azotée réduite. Ils devront également prendre en compte des risques de sécheresses plus fréquentes et plus longues dans un contexte de changement climatique d'origine anthropique attendu à assez court terme. Ils devront pour cela disposer de critères de sélection leur permettant de prendre en compte ces nouveaux objectifs. Dans cette perspective, nous avons évalué l'intérêt de la mesure de deux critères écophysologiques intégratifs réalisée sur des micro-parcelles denses de variétés de ray-grass anglais. Nous avons cherché à évaluer si la variabilité entre variétés de l'indice de nutrition azoté (INN), *a priori* lié à la capacité des variétés à prélever l'azote du sol, était corrélée à celle du rendement fourrager. Nos résultats ont montré que cela pouvait être le cas lorsque les facteurs environnementaux sont peu limitants et permettent d'obtenir des peuplements productifs en situation de compétition pour la lumière. Nous avons d'autre part recherché si la variabilité entre variétés pour la discrimination isotopique du ¹³C ($\delta^{13}\text{C}$), physiologiquement corrélée à l'efficacité photosynthétique de l'eau, était corrélée à celle du rendement fourrager. Nos résultats n'ont pas mis en évidence une telle corrélation dans nos conditions expérimentales mais ils suggèrent une relation entre les variations du $\delta^{13}\text{C}$ et l'origine géographique du matériel génétique qui pourrait avoir un intérêt dans la gestion des ressources génétiques.

Mots-clés : graminées fourragères, ray-grass anglais, indice de nutrition azotée, teneur en azote critique, discrimination isotopique du ¹³C, efficacité photosynthétique de l'eau.

Abstract: Efficacy of nitrogen uptake and water use efficiency in ryegrass forage production. Criteria for evaluation of variety diversity

In breeding programmes, forage grass breeders have to consider adaptation of cultivars for use in low input conditions, and more specifically under low nitrogen fertilisation conditions. They will also have to consider more frequent and longer drought events induced by ongoing anthropogenic climate change. They will thus need new breeding criteria enabling them to include these objectives in their breeding programmes. With this aim, we assessed relevance of two integrative ecophysiological criteria measured in dense micro-swards of perennial ryegrass. First, we assessed whether variation among cultivars for nitrogen nutrition index (NNI), which is related to the capacity of cultivars to uptake nitrogen from soil, was correlated to variation in forage yield. Our results showed that it can be the case in productive stands whose growth is not limited by environmental factors and whose individuals experience competition for light. Second, we investigated whether variation between cultivars in isotopic discrimination of ¹³C ($\delta^{13}\text{C}$), which is physiologically correlated to water photosynthetic efficiency, was correlated to variation in forage yield. We did not notice such a correlation in our experimental

conditions but our results suggested a relationship between $\delta^{13}\text{C}$ variations and geographical origin of genetic material which could be useful to consider in genetic resources management.

Keywords: forage grasses, perennial ryegrass, nitrogen nutrition index, critical nitrogen content, isotopic discrimination of ^{13}C , water photosynthetic efficiency.

Introduction

Une sélection variétale s'est mise en place depuis une quarantaine d'années afin de pourvoir aux besoins de semences de variétés améliorées destinées à l'installation de prairies temporaires, celles-ci couvrant environ 2,7 millions d'hectares en France. Cette sélection concerne un nombre limité d'espèces de graminées et de légumineuses bien adaptées aux besoins des éleveurs. Parmi les graminées, les efforts de sélection ont principalement porté sur le rendement en fourrage, la souplesse d'exploitation (démarrage de printemps précoce et épiaison tardive) et la résistance aux maladies (Sampoux et al., 2011). Dorénavant, les sélectionneurs de graminées fourragères devront aussi prendre en compte dans leurs objectifs de sélection une utilisation de leurs variétés avec un niveau d'intrants plus limité, et notamment une fertilisation azotée réduite. Ils devront également prendre en compte des risques de sécheresses plus fréquentes et plus longues dans un contexte de changement climatique d'origine anthropique attendu à assez court terme. Pour cela, ils devront disposer de critères de sélection leur permettant d'intégrer ces objectifs dans leur travail d'amélioration. Le projet dont nous rapportons ici les résultats avait pour objectif d'évaluer l'intérêt de deux critères écophysologiques intégratifs comme critères d'évaluation de l'efficacité du prélèvement de l'azote et d'utilisation de l'eau par des variétés de graminées fourragères.

Etat de l'art et objectifs

Pour caractériser la capacité des plantes à prélever l'azote du sol, on peut s'appuyer sur les éléments de théorie développés à partir du concept de teneur en azote critique. La teneur en azote critique d'une plante est définie comme le minimum de teneur en azote requis pour un taux de croissance maximum de la culture (Ulrich, 1952). Différents travaux (Lemaire et Salette, 1984a et b ; Lemaire et al., 1985 ; Greenwood et al., 1991) ont permis de montrer que la teneur en azote critique ($N_c\%$) d'une culture en situation de peuplement dense pouvait être reliée au poids sec de sa biomasse aérienne (MS_a en t/ha) au cours de la croissance végétative par une relation simple : $N_c\% = a(MS_a)^b$ (pour des graminées fourragères, $a = 4,8$ et $b = 0,32$). Lemaire et al. (1989) ont ensuite proposé d'utiliser le rapport entre teneur en azote observée et teneur en azote critique correspondant à la biomasse du peuplement pour rendre compte de l'état de nutrition azotée d'un peuplement, ce rapport étant nommé par les auteurs indice de nutrition azotée ou INN. Dans le cas d'un peuplement dense de graminée fourragère, le poids sec de la biomasse aérienne récoltée à chaque fauche et sa teneur en azote peuvent permettre de déterminer l'INN du peuplement au moment de la fauche sous réserve que l'on puisse considérer que cette biomasse n'est constituée que d'un compartiment structural et d'un compartiment métabolique (Lemaire et al., 1997). Nous avons cherché à évaluer dans cette étude si l'INN calculé dans ces conditions pouvait permettre de caractériser la capacité de variétés de graminées fourragères à prélever l'azote du sol et si la variabilité pour cet indice était bien en rapport avec celle de la production de biomasse.

Les fluctuations météorologiques peuvent imposer aux prairies temporaires, cultures non irriguées, des situations de déficit hydrique important qui peuvent considérablement réduire la production de fourrage et la pérennité des prairies. Une piste possible d'amélioration de la productivité de peuplements végétaux soumis à des contraintes hydriques pourrait être une amélioration de l'efficacité photosynthétique de l'eau (Durand, 2007). Pour aborder la variabilité génétique de ce paramètre, une évaluation indirecte peut être envisagée par la mesure de la régulation de la conductance stomatique.

On observe que la réduction de la conductance stomatique s'accompagne d'une moindre discrimination de l'isotope ^{13}C (par rapport à l'isotope ^{12}C) du CO_2 dans le processus de photosynthèse (Condon et al., 2002 ; Durand et al., 1995). Ainsi, un enrichissement de la teneur en ^{13}C de la biomasse des plantes peut témoigner d'une réduction de la conductance stomatique pendant la période de production de cette biomasse et d'une amélioration de l'efficacité photosynthétique de l'eau. Quelques résultats semblent par ailleurs indiquer qu'il pourrait aussi exister une certaine variabilité génétique pour la discrimination de l'isotope ^{13}C en situation de conductance stomatique non réduite, qui pourrait être corrélée à une variabilité génétique de l'efficacité photosynthétique de l'eau en situation de disponibilité en eau du sol non limitante (Condon et al., 2007). Dans ce projet, nous avons mesuré la discrimination de l'isotope ^{13}C ($\delta^{13}\text{C}$) dans la biomasse aérienne de micro-peuplements denses de variétés de graminées fourragères récoltées après des périodes de disponibilité en eau non limitante et des périodes de déficit hydrique. Nous avons étudié la variabilité entre variétés pour ce critère et sa relation avec le rendement fourrager.

Protocole expérimental

Nous avons évalué la variabilité génétique pour l'INN et le $\delta^{13}\text{C}$ de la biomasse aérienne totale sur un panel de 20 variétés de ray-grass anglais diploïdes (2x) et tétraploïdes (4x) d'origines variées (Europe océanique et Europe continentale, Nouvelle-Zélande) et de quatre populations échantillonnées dans la diversité naturelle européenne de cette espèce (Tableau 1). La fourchette de date d'épiaison de ces variétés et populations se situait dans la gamme intermédiaire à ½ tardif.

Ce panel de variétés et de populations a été testé en essais de micro-parcelles fourrage dans cinq lieux d'expérimentation du réseau des obtenteurs de l'ACVF: Beuvry-La-Forêt dans le 59 (Carneau), La Mézière dans le 35 (DLF), Montours dans le 35 (R2N), Connantre dans le 51 (Barenbrug) et Saint-Sauvant dans le 86 (GIE GRASS). Dans chaque lieu (sauf Saint-Sauvant), deux répétitions des variétés ont été conduites avec une forte fertilisation azotée (300 kg N/ha par an) et deux autres avec une fertilisation azotée plus faible (160 kg N/ha par an). A Saint-Sauvant, seule la conduite avec forte fertilisation azotée a été appliquée sur quatre répétitions des variétés et populations.

Les essais ont été semés au printemps 2011 et conduits selon un protocole similaire à celui des essais CTPS fourrage pour le ray-grass anglais en mode « coupes fréquentes ». Les données de rendement fourrager et de teneur en azote de la biomasse aérienne récoltée ont notamment été collectées dans les différents lieux d'essai à chaque coupe selon ce protocole. Ces données ont été utilisées pour calculer des valeurs d'INN selon la méthode proposée par Lemaire et al. (1989). Le $\delta^{13}\text{C}$ a été déterminé sur les échantillons récoltés pour une coupe de fin de printemps en situation de disponibilité en eau non limitante et pour une coupe de fin d'été après une période de déficit hydrique modéré, ceci dans tous les lieux en 2012 et 2013 et pour les deux niveaux de fertilisation azotée (il n'y a pas eu de mesure du $\delta^{13}\text{C}$ après des périodes de déficit hydrique important car, dans ce cas, la production de biomasse aérienne était insuffisante pour réaliser une coupe).

Analyses de variance préliminaires

Des analyses de variance ont été réalisées pour les différentes variables étudiées (rendement fourrager, teneur en azote de la biomasse aérienne récoltée, INN et $\delta^{13}\text{C}$) pour chaque combinaison lieu d'essai × date de coupe. Ces analyses ont révélé des effets variété et niveau de fertilisation azotée en général très significatifs, l'interaction variété × fertilisation azotée étant non significative sauf pour le rendement fourrager. La précision expérimentale était toutefois plus faible pour l'INN que pour le rendement fourrager et la teneur en azote de la biomasse aérienne du fait de son mode de calcul qui cumule les variations non contrôlées associées à ces deux caractères. En revanche, les coefficients de

variation résiduels obtenus pour le $\delta^{13}\text{C}$ étaient remarquablement faibles et les tests F de l'effet variété étaient très hautement significatifs pour ce caractère malgré une amplitude de variation très faible.

Tableau 1. Liste des variétés et populations expérimentées.

Nom	Obtenteur	Epiaison (nb jours)	Origine
Variétés 2x			
Aberavon	IGER	142	Pays de Galles
Alutus	DLF	136	Danemark
Barlet	Barenbrug	146	France
Bartango	Barenbrug	130	Nouvelle-Zélande
Barutti	Barenbrug	129	Roumanie
Clerpin	INRA	143	Ecotypes français
Expo	PGG Wrightson	132	Nouvelle-Zélande
Gagny	GRASS	134	France
Mara	Barenbrug	138	Roumanie
Milca	Carneau	140	France
Oceal	R2N	140	France
Ponant	Eurograss	138	Allemagne
Stefani	DLF	145	Europe de l'Est
Variétés 4x			
Base	PGG Wrightson	142	Nouvelle-Zélande
Cantalou	Carneau	136	France
Delphin	Lembke	146	Allemagne
Lactal	R2N	139	France
Limbos	Eurograss	139	Allemagne
Loporello	DLF	141	Europe de l'Est
Roy	ILVO	136	Belgique
Populations naturelles 2x			
Bretagne		139	France
Centre		148	France
Danemark		143	Danemark
Hongrie		144	Hongrie

Des analyses de variance ont ensuite été réalisées pour les mêmes variables dans chaque lieu en prenant en compte un effet date de coupe et ensuite en regroupant les lieux et en prenant en compte un effet lieu et un effet date de coupe hiérarchisé au lieu. En ce qui concerne le rendement fourrager, la teneur en azote de la biomasse aérienne et l'INN, ces analyses ont révélé des interactions variété \times fertilisation azotée assez faibles. En revanche, des interactions variété \times lieu et variété \times date de coupe très élevées ont été constatées. Il est en fait assez courant d'observer des interactions variété \times date de coupe importantes dans des essais de variétés de graminées fourragères coupés à différentes saisons de l'année, notamment en ce qui concerne le rendement fourrager. Par ailleurs, la gamme de variétés utilisée dans ces expérimentations était très large (variétés et populations d'Europe de l'Ouest et de l'Est, variétés de Nouvelle-Zélande). Il n'est pas inattendu de constater de fortes interactions variété \times date de coupe et variété \times lieu dans ces conditions, car ces différents types de variétés et de populations sont *a priori* adaptés à des conditions environnementales différentes. Ce constat nous a amené à analyser les associations entre rendement fourrager et INN en comparant les résultats obtenus aux différentes dates de coupe de chaque lieu.

En revanche, le classement des variétés pour le $\delta^{13}\text{C}$ est apparu assez stable, assez peu sensible aux effets lieu et date de coupe. Nous avons donc réalisé une analyse conjointe du $\delta^{13}\text{C}$ et du rendement fourrager sur la base des moyennes variétales établies sur l'ensemble des lieux et dates de coupe où le $\delta^{13}\text{C}$ a été mesuré, en complément de la comparaison des résultats obtenus aux différentes dates de coupe de chaque lieu.

Analyse conjointe des données de rendement fourrager et d'INN

Relation entre le rendement fourrager et sa teneur en azote

Les Figures 1a et 1b indiquent les moyennes ajustées du rendement sec de la biomasse aérienne et de sa teneur en azote pour les différentes coupes récoltées dans les lieux d'essai en 2013, avec les niveaux de fertilisation azotée bas et élevés, respectivement. Sur ces graphiques, figurent également les valeurs de la teneur en azote critique en fonction du rendement sec. Pour les biomasses aériennes sèches inférieures à 1 t/ha, les travaux de Lemaire et Salette (1984a et b) conduisent à considérer que la teneur en azote critique est constante et égale 4,8%. On considère en effet que la croissance des plantes est isométrique entre 0 et 1 t/ha (croissance dans les mêmes proportions du compartiment structural et du compartiment métabolique) et similaire à celle qui serait observée pour des plantes isolées (sans compétition pour la lumière entre elles) de même gabarit. Dans ces conditions, la teneur en azote de la biomasse aérienne est liée linéairement à la teneur en azote du compartiment métabolique dont le niveau détermine la vitesse de croissance de la biomasse végétale. Au-delà du seuil de 1 t/ha pour la biomasse aérienne sèche, la teneur en azote critique décroît du fait d'une croissance allométrique des plantes. Le compartiment structural croît plus vite que le compartiment métabolique, principalement du fait de la compétition pour la lumière entre les plantes. Sur les graphiques des Figures 1a et 1b, on retrouve pour chaque coupe étudiée la relation négative bien connue entre rendement sec et teneur en azote. Cette liaison négative est particulièrement marquée pour les coupes récoltées avec des rendements secs inférieurs à 1 t/ha. A ce faible niveau de production de biomasse, il semble donc que les variations de production de biomasse entre variétés ont un impact plus important sur la teneur en azote que les variations de prélèvement de l'azote du sol entre variétés. Les variétés de plus faible rendement "concentrent" donc l'azote dans leur biomasse aérienne. Dans le cas du niveau de fertilisation azotée bas, la teneur en azote de la biomasse aérienne reste inférieure à la teneur en azote critique pour toutes les variétés, quels que soit le lieu et la date de coupe. Pour le niveau de fertilisation azotée élevé, la teneur en azote de la biomasse aérienne, bien qu'en moyenne supérieure à celle observée pour le niveau d'azote bas, n'est supérieure à la teneur en azote critique que pour seulement quelques coupes. L'indice de nutrition azotée est donc toujours inférieur à 1 pour le niveau de fertilisation azotée bas et n'est supérieur à 1 que pour quelques coupes pour le niveau de fertilisation élevé.

Relation entre le rendement fourrager et INN

Les Figures 2a et 2b indiquent que la corrélation entre rendement fourrager et INN est très variable depuis des valeurs significativement négatives jusqu'à des valeurs significativement positives. Elles montrent également la relation entre la corrélation rendement sec \times INN et le niveau de rendement moyen des coupes. Sur la Figure 2a concernant le niveau de fertilisation azotée bas, on constate que la corrélation rendement sec \times INN est significativement négative pour toutes les coupes récoltées avec un rendement sec inférieur à 1 t/ha. Il s'agit essentiellement de coupes d'été et d'automne (9 coupes) et peu de coupes de printemps (3 coupes). Le rendement de ces coupes a vraisemblablement été limité par un facteur plus important que la disponibilité en azote, ce qui a conduit à une accumulation d'azote dans les plantes non valorisée par une augmentation de la vitesse de croissance de la biomasse aérienne. Les variétés dont le rendement a été le plus affecté par ce facteur limitant présentent donc les teneurs en azote les plus élevées. L'impact sur l'INN est direct puisque la teneur en azote critique est constante en deçà d'une biomasse aérienne sèche de 1 t/ha. Sur la Figure 2a, on constate également

que les corrélations rendement sec \times INN sont dans leur grande majorité positives quand le rendement moyen des coupes est supérieur à 1 t/ha ; ces corrélations positives sont significatives pour la moitié d'entre elles. Seules trois coupes avec un rendement moyen supérieur à 1 t/ha montrent une corrélation rendement sec \times INN négative (et significative). Ces trois situations correspondent probablement à des cas où l'azote disponible du sol a été presque épuisé, conduisant à une forte « dilution » de l'azote dans la biomasse aérienne pour les variétés de plus fort rendement. Sur la Figure 2b correspondant au niveau de fertilisation azotée élevé, les rendements moyens inférieurs à 1 t/ha sont moins nombreux. Les seules corrélations rendement sec \times INN significatives pour un rendement moyen inférieur à 1 t/ha sont des corrélations négatives. Lorsque le rendement des coupes est supérieur à 1 t/ha, les corrélations rendement sec \times INN sont pour la plupart positives et toutes les corrélations significatives sont des corrélations positives. Pour les rendements moyens supérieurs à 1 t/ha, le fait de ne pas trouver de corrélations rendement sec \times INN négatives significatives avec le niveau de fertilisation azotée élevé, alors que plusieurs corrélations négatives étaient significatives avec le niveau de fertilisation azotée bas, conforte l'hypothèse que ces corrélations négatives pourraient être causées par un épuisement de l'azote disponible du sol.

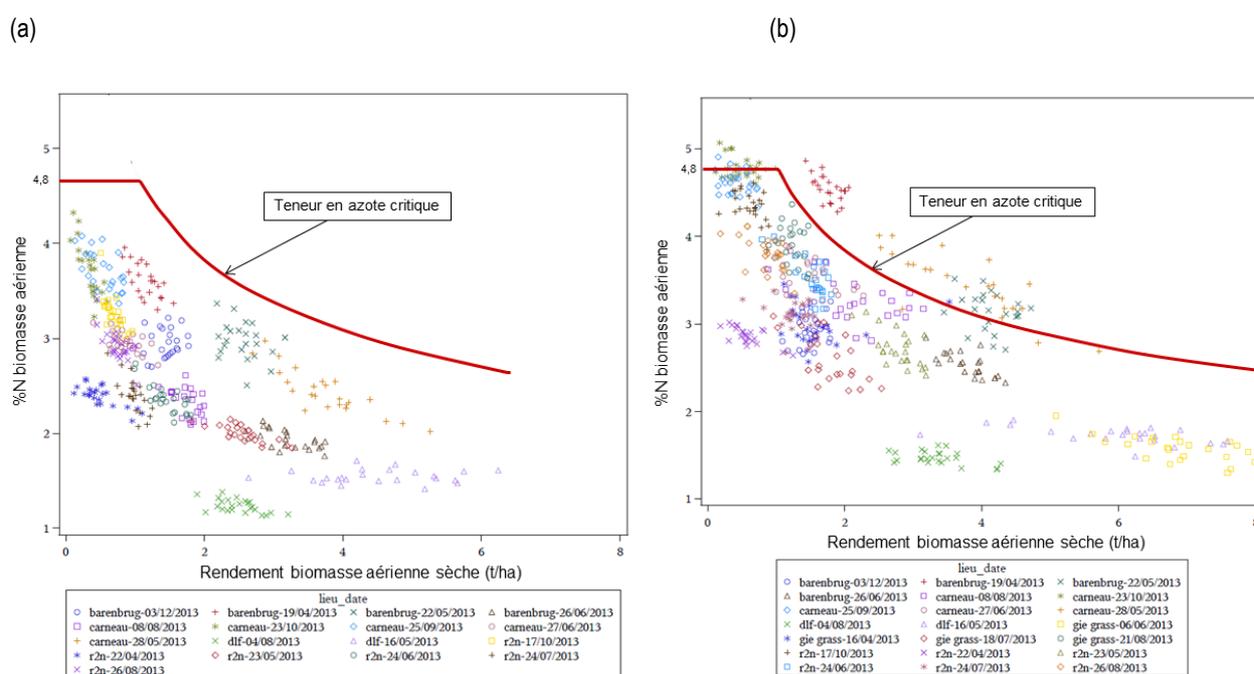


Figure 1. Rendement sec et teneur en azote de la biomasse aérienne des 24 variétés et populations naturelles de ray-grass anglais aux différentes dates de coupe des lieux d'essai pour les niveaux de fertilisation azotée (a) faible (160 kg N/ha par an) et (b) élevé (300 kg N/ha par an) en 2013.

Notons toutefois que l'INN calculé au moment d'une coupe devrait en fait impacter la vitesse de la croissance à venir (si la coupe n'avait pas eu lieu). Dans cette étude, nous avons implicitement fait l'hypothèse que l'INN observé au moment de la coupe était corrélé avec celui qui avait prévalu pendant la période précédant la coupe et qui avait donc déterminé la production de biomasse observée au moment de la coupe. Toutefois, notre interprétation des quelques corrélations rendement sec \times INN significativement négatives observées pour des rendements supérieurs à 1 t/ha laissent penser que l'INN observé au moment de la coupe peut ne plus être corrélé avec celui qui a prévalu pendant la période précédant la coupe si la disponibilité en azote du sol a été épuisée avant la date de coupe.

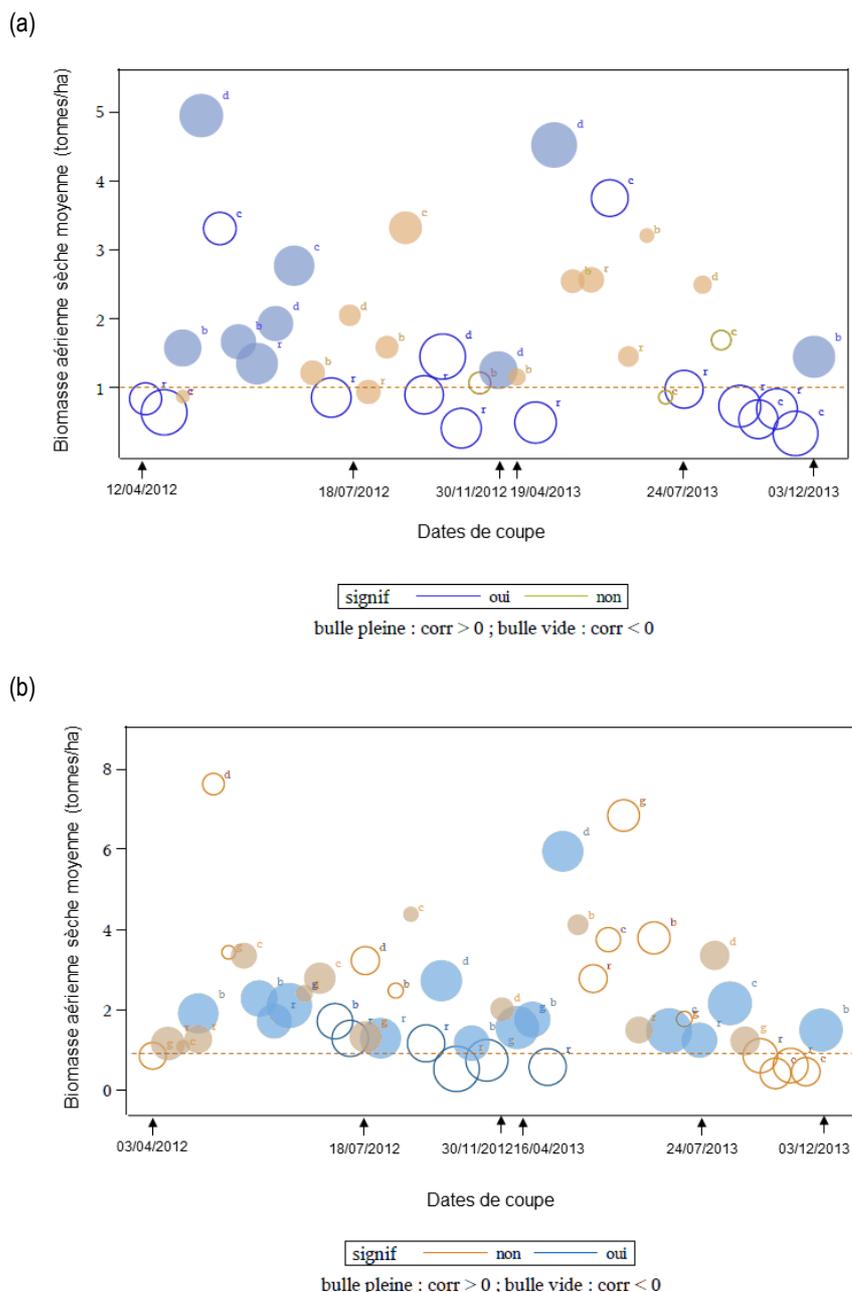


Figure 2. Relation entre le rendement sec moyen de la coupe et la corrélation rendement sec \times INN aux différentes dates de coupe des lieux d'essai pour le niveau de fertilisation azotée (a) faible (160 kg N/ha par an) et (b) élevée (300 kg N/ha par an). En ordonnée, figure le rendement sec moyen des coupes. Le diamètre des disques est proportionnel à la valeur de la corrélation rendement sec \times INN des coupes auxquels ils se réfèrent. Les disques pleins figurent des corrélations positives et les disques évidés des corrélations négatives. La couleur bleue des disques indique une corrélation significative au seuil 5% et la couleur rose une corrélation non significative.

Conclusion sur les perspectives d'utilisation de l'INN comme critère de sélection

Pour les deux niveaux de fertilisation azotée, lorsque le rendement moyen des coupes est supérieur à 1 t/ha, on constate donc le plus souvent que les corrélations significatives entre rendement fourrager et INN sont positives. Ce résultat conforte l'hypothèse que l'INN puisse être utilisé dans certaines conditions comme un critère de sélection pour l'efficacité de l'azote. Ces conditions sont réunies

lorsque les facteurs environnementaux sont peu limitants et permettent d'obtenir des peuplements productifs en situation de compétition pour la lumière (production de biomasse aérienne sèche supérieure à 1 t/ha). Ceci est essentiellement le cas pour les coupes de printemps et de début d'été, sur des peuplements qui n'ont pas encore subi la crise du tallage liée à la montaison et les stress hydriques de la période estivale. Dans ces conditions, les variétés qui présentent les INN les plus élevés tendent à être celles qui ont les rendements en biomasse aérienne les plus élevés, en cohérence avec le lien direct démontré par des travaux antérieurs entre INN et vitesse de croissance de la biomasse aérienne (Lemaire et Salette, 1984 a et b). On peut alors supposer que les variétés présentant les INN les plus élevés sont les variétés qui ont la meilleure capacité à prélever l'azote du sol, notamment celui fourni par la fertilisation azotée. L'INN peut dans ces conditions être considéré comme un index non linéaire du rendement sec et de la teneur en azote. A rendement égal, il permet de sélectionner les variétés dont la teneur en azote se rapproche le plus de la teneur en azote critique. En fonction des objectifs techniques à atteindre, on peut bien sûr ensuite pondérer le rendement fourrager et l'INN dans un même index linéaire de ces deux caractères qui sera en fin de compte un nouvel index non linéaire du rendement sec et de la teneur en azote avec une pondération ajustée aux objectifs techniques. Les analyses de variance ont toutefois montré que la précision expérimentale n'est pas toujours très bonne sur l'INN qui "cumule" les erreurs expérimentales des données de rendement sec et de teneur en azote. Une autre méthode de calcul de l'INN utilise uniquement la teneur en azote de fragments de limbe "éclairés" prélevés dans un peuplement dense (Duru, 2004 ; Farruggia et al, 2004) et pourrait peut-être permettre d'obtenir des valeurs d'INN plus précises. Toutefois, cette mesure impliquerait des travaux supplémentaires (prélèvement de limbes sur les parcelles d'étude et dosage de l'azote dans ces limbes), alors que le calcul de l'INN que nous avons utilisé ne nécessite aucune mesure supplémentaire par rapport à des essais utilisant le protocole standard du CTPS. La mesure de l'INN à partir de fragments de limbe aurait aussi l'avantage de pouvoir être effectuée à d'autres dates que celles des coupes. On pourrait effectuer ces prélèvements une dizaine de jours après une coupe et l'apport d'azote qui la suit immédiatement. Il serait ainsi possible d'évaluer la variabilité génétique pour le prélèvement de l'azote du sol au moment où cela est le plus pertinent et l'INN mesuré dans ces conditions devrait avoir un lien physiologique direct avec la pousse à venir quantifiée au moment de la coupe suivante.

Analyse conjointe des données de rendement fourrager et de $\delta^{13}\text{C}$

Relation entre rendement fourrager et $\delta^{13}\text{C}$

Pour les deux niveaux de fertilisation azotée, la corrélation entre rendement fourrager et $\delta^{13}\text{C}$ est très variable selon les combinaisons lieu \times date de coupe et n'est pas significative pour la plupart d'entre elles (voir Figure 3 pour le niveau de fertilisation élevé), et ceci bien que les analyses de variance préliminaires aient indiqué que les différentes variétés et populations se différencient de façon très significative pour le $\delta^{13}\text{C}$.

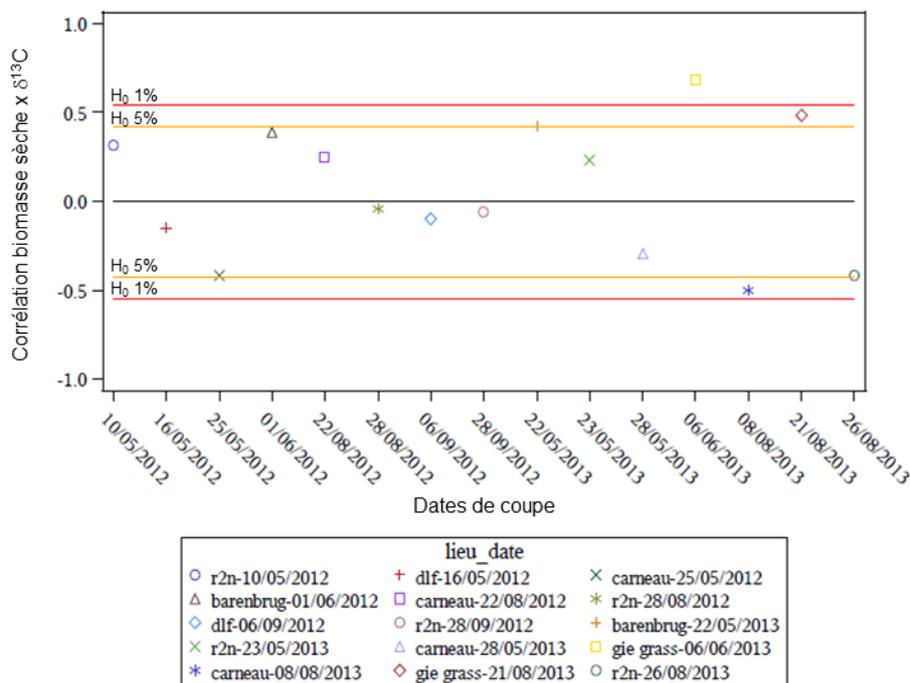


Figure 3. Valeur des corrélations entre rendement sec de la biomasse aérienne et $\delta^{13}C$ des 24 variétés et populations naturelles de ray-grass anglais aux différentes dates de coupe des lieux d'essai pour le niveau de fertilisation azotée élevé (300 kg N/ha par an).

Différenciation des variétés et populations naturelles pour le $\delta^{13}C$ et le rendement fourrager

Nous avons réalisé une ACP sur les moyennes variétales du rendement fourrager sec et du $\delta^{13}C$ aux différentes dates de coupe des lieux d'essai. L'ensemble des mesures du $\delta^{13}C$ se trouvent corrélées à la première composante de l'ACP, ce qui est en accord avec le fait que ces mesures de $\delta^{13}C$ sont bien corrélées entre elles. L'ensemble des mesures de rendement sec sont plutôt corrélées à la seconde composante principale, illustrant la tendance générale à l'absence de relation nette entre $\delta^{13}C$ et rendement sec. La Figure 4 montre que les projections des variétés et populations sur les deux premiers axes principaux de l'ACP se regroupent de façon très cohérente en fonction de leur origine géographique et de leur niveau de ploïdie. La position des variétés et populations sur le premier axe de l'ACP montre que la discrimination isotopique du ^{13}C est plus importante pour les variétés de Nouvelle-Zélande et d'Europe de l'Est que pour les variétés de l'Europe de l'Ouest. La même tendance se retrouve pour les populations naturelles différenciées des variétés sur le second axe principal du fait de leur rendement sec plus faible que celui des variétés. D'autre part, pour les variétés d'Europe de l'Ouest, on constate que la discrimination isotopique du ^{13}C est plus importante pour les variétés diploïdes que pour les variétés tétraploïdes. La différenciation observée entre les origines géographiques pourrait être le résultat de pressions de sélection exercées sur des pas de temps longs. Les variétés néo-zélandaises incluent en effet pour partie des origines génétiques d'Europe méridionale, notamment de régions de climat méditerranéen, et ces variétés ont d'autre part été sélectionnées dans le contexte néo-zélandais pour une adaptation à des hivers doux et des étés chauds et secs. Les variétés d'Europe de l'Est ont quant à elles été sélectionnées pour une adaptation à un climat continental avec des hivers rigoureux et des étés chauds et secs. La discrimination plus importante du ^{13}C des variétés néo-zélandaises et d'Europe de l'Est pourrait être en rapport avec le contexte d'étés chauds et secs partagés par leurs environnements d'origine.

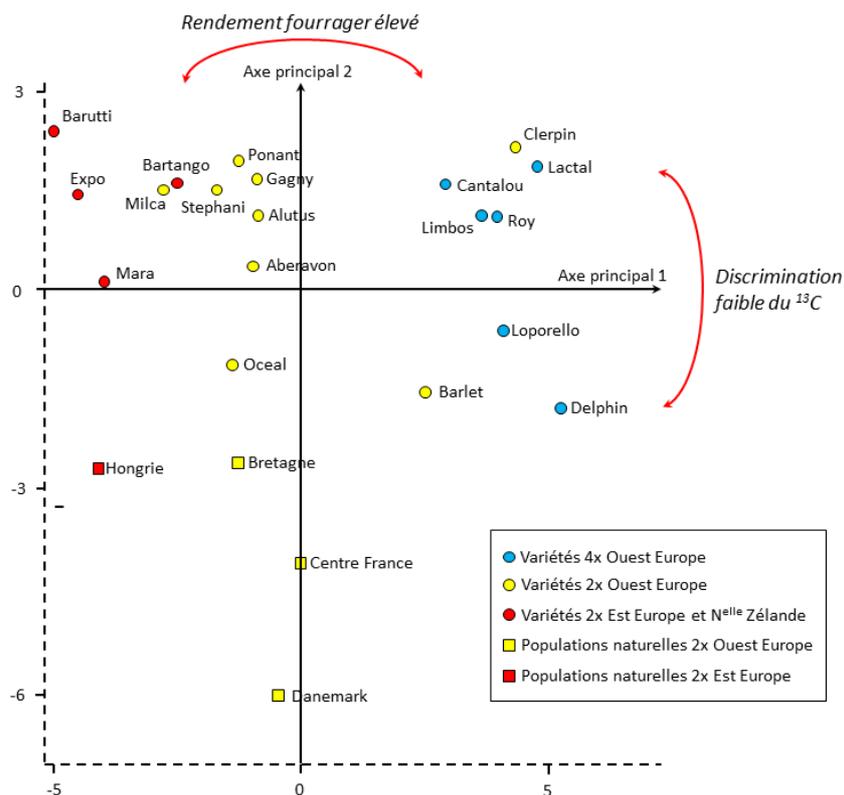


Figure 4. Projection des variétés et populations sur le premier plan d'une ACP réalisée sur les données de rendement sec et de $\delta^{13}\text{C}$ des différentes coupes des lieux d'essai. La première composante principale ($\lambda = 9,86$, part inertie expliquée = 41%) est essentiellement corrélée aux données de $\delta^{13}\text{C}$ des différentes coupes des lieux d'essai, alors que la seconde composante principale ($\lambda = 4,79$, part inertie expliquée = 20%) est surtout corrélée aux données de rendement fourrager sec.

Conclusion sur les perspectives d'utilisation du $\delta^{13}\text{C}$ comme critère de sélection

Notre étude n'a pas permis de mettre en évidence un lien clair entre variabilité de la production fourragère et variabilité de la discrimination isotopique du ^{13}C sur le pas de temps de la production d'une coupe de ray-grass anglais, aussi bien en conditions de disponibilité en eau limitée en fin d'été qu'en conditions non limitantes au printemps. Des travaux sur espèces forestières indiquent que le $\delta^{13}\text{C}$ peut différer sensiblement selon les organes ou tissus végétaux d'une même plante (Eglin et al., 2009). La mesure du $\delta^{13}\text{C}$ est réalisée sur un aliquot de la poudre issue du broyage de l'ensemble de la biomasse aérienne des plantes. Une variabilité importante du rapport de masse entre les différents types de tissus végétaux en fonction des variétés pourrait peut-être avoir empêché de déceler l'impact d'une variabilité génétique pour la conductance stomatique sur les variations de $\delta^{13}\text{C}$ entre variétés. Il serait donc peut-être préférable de mesurer la variabilité génétique du $\delta^{13}\text{C}$ sur un tissu particulier, par exemple un limbe de feuille verte, dans l'objectif de prédire une variabilité pour la conductance stomatique et l'efficacité de l'eau.

En revanche, la variabilité du $\delta^{13}\text{C}$ de la biomasse aérienne apparaît structurée par l'origine géographique du matériel génétique. Ceci pourrait être le résultat de pressions de sélection naturelle ou humaine plus ou moins ancienne et de longue durée. Il sera nécessaire de confirmer cette hypothèse sur des expérimentations de plus grande ampleur incluant une diversité génétique plus importante. Si cela est confirmé, la mesure du $\delta^{13}\text{C}$ pourrait être un marqueur physiologique intéressant à utiliser pour structurer des collections de ressources génétiques.

Références bibliographiques

Condon A.G., Richards R.A., Rebetzke G.J., Farquhar G.D. 2002. Improving Intrinsic Water-Use Efficiency and Crop Yield. *Crop Science* 42, 122-131.

Condon A.G., Reynolds M.P., Rebetzke G.J., Van Ginkel M., Richards R.A., Farquhar G.D. (2007) Using stomatal aperture-related traits to select for high yield potential in bread wheat. In: Buck H.T. et al. (Eds) *Wheat production in stressed environments*, Springer, pp. 617-624.

Durand J.L. ; Schnyder H. ; Vianden H. ; Schaufele R., 1995. Sécheresse, discrimination du ^{13}C et répartition des assimilats après la coupe chez *Lolium perenne*. In : P. Maillard et R. Bonhomme (Eds.). *Utilisation des isotopes stables pour l'étude du fonctionnement des plantes*. Ed INRA Paris (France) 1995, Colloques de l'INRA 70, 123-132.

Durand J.L., 2007. Les effets du déficit hydrique sur la plante: aspects physiologiques. *Fourrages* 190, 181-195.

Duru M., 2004. Simplified nitrogen assessment of orchardgrass swards. *Agronomy Journal* 96, 1598-1605.

Eglin T., Fresneau C., Lelarge-Trouverie C., François C., Damesin C. 2009. Leaf and twig $\delta^{13}\text{C}$ during growth in relation to biochemical composition and respired CO_2 . *Tree Physiology* 29, 777-788.

Farruggia A., Gastal F., Scholefield D., 2004. Assessment of the nitrogen status of grassland. *Grass and Forage Science*, 59 (2), 113-120

Gonzalez-Dugo V., Durand J.L., Gastal F. 2010. Water deficit and nitrogen nutrition of crops. A review. *Agronomy for sustainable development*. DOI 10.1051/agro/2009059

Greenwood D.J., Gastal F., Lemaire G., Draycott A., Miljard P., Neeteson J.J., 1991. Growth rate and N% of field grown crops: theory and experiments. *Annals of Botany* 67, 181-190.

Lemaire G., Salette J., 1984a. Relation entre dynamique de croissance et dynamique de prélèvement d'azote pour un peuplement de graminées fourragères. I-Etude de l'effet du milieu. *Agronomie* 4, 423-430.

Lemaire G., Salette J., 1984b. Relation entre dynamique de croissance et dynamique de prélèvement d'azote pour un peuplement de graminées fourragères. II-Etude de la variabilité entre génotypes. *Agronomie* 4, 431-436.

Lemaire G., Cruz P., Gosse G., Chartier M., 1985. Etude des relations entre la dynamique de prélèvement d'azote et la dynamique de croissance en matière sèche d'un peuplement de luzerne (*Medicago sativa L.*). *Agronomie* 7, 373-380.

Lemaire G., Gastal F., Salette J., 1989. Analysis of the effect of N nutrition on dry matter yield of a sward by reference to potential yield and optimum N content. *Proceedings XVIth International Grassland Congress, Nice, France*, pp. 179-180.

Lemaire G., Gastal F., Plenet J., Le Bot J., 1997. Le prélèvement d'azote par les peuplements végétaux et la production des cultures. In : G. Lemaire et B. Nicolardot (Eds.), *Maîtrise de l'azote dans les agrosystèmes Reims (France)*, 19-20 novembre 1996. Ed. INRA, Paris (France), pp. 121-139.

Sampoux J.P., Baudouin P., Bayle B., Béguier V., Bourdon P., Chosson J.F., Deneufbourg F., Galbrun C., Ghesquière M., Noël D., Pietraszek W., Tharel B., Vigié 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.

Ulrich A., 1952. Physiological bases for assessing the nutritional requirements of plants. *Annual Review of Plant Physiology* 3, 207-228.

Cet article est publié sous la licence Creative Commons (CC BY-NC-ND 3.0)



<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/fr/>

Pour la citation et la reproduction de cet article, mentionner obligatoirement le titre de l'article, le nom de tous les auteurs, la mention de sa publication dans la revue « *Innovations Agronomiques* », la date de sa publication, et son URL)