

THÈSE

Pour l'obtention du grade de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE POITIERS
UFR des sciences fondamentales et appliquées
Unité de recherche pluridisciplinaire prairies et plantes fourragères - URP3F
(Diplôme National - Arrêté du 7 août 2006)

École doctorale : Sciences pour l'environnement - Gay Lussac (La Rochelle)
Secteur de recherche : Biologie de l'environnement, des populations, écologie

Présentée par :
Serge Zaka

Caractérisation et modélisation des réponses à la température de la luzerne et de la fétuque élevée pour des variétés d'origines contrastées. Application au modèle STICS

Directeur(s) de Thèse :
François Gastal, Gaëtan Louarn

Soutenue le 30 mars 2016 devant le jury

Jury :

Président	Erwin Dreyer	Directeur de recherche, INRA de Nancy
Rapporteur	Erwin Dreyer	Directeur de recherche, INRA de Nancy
Rapporteur	François Tardieu	Directeur de recherche, INRA de Montpellier
Membre	François Gastal	Directeur de recherche, INRA de Lusignan
Membre	Gaëtan Louarn	Chargé de recherche, INRA de Lusignan
Membre	Marie Launay	Ingénieur de recherche, INRA d'Avignon

Pour citer cette thèse :

Serge Zaka. *Caractérisation et modélisation des réponses à la température de la luzerne et de la fétuque élevée pour des variétés d'origines contrastées. Application au modèle STICS* [En ligne]. Thèse Biologie de l'environnement, des populations, écologie. Poitiers : Université de Poitiers, 2016. Disponible sur Internet <<http://theses.univ-poitiers.fr>>

THESE

pour l'obtention du Grade de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE POITIERS
(Faculté des Sciences Fondamentales et Appliquées)
(Diplôme National - Arrêté du 7 août 2006)

Ecole Doctorale : Gay Lussac—Université de Poitiers

Secteur de Recherche : Biologie de l'environnement, des populations, écologie
Agro-climatologie / Écophysiologie

Présentée par :

Serge Zaka

Caractérisation et modélisation des réponses à la température de la luzerne et de la fétuque élevée pour des variétés d'origines contrastées—Application au modèle STICS.

Directeurs de Thèse :

Gaëtan Louarn, Chargé de Recherche, INRA Lusignan
François Gastal, Directeur de Recherche, INRA Lusignan

Soutenue le 30/03/2016

devant la Commission d'Examen

Erwin Dreyer, Directeur de Recherche, Inra Nancy, Rapporteur
François Tardieu, Directeur de Recherche, INRA Montpellier, Rapporteur
Marie Launay, Ingénieur de Recherche, INRA Avignon, Examineur

*A la mémoire de mes chers Mathieu Laur
& Clément Piolet*

A large, bold, black capital letter 'A' with a stylized, slightly flared base, serving as a decorative element for the title.

avant propos.

Cette thèse a reçu le support financier du projet CLIMAGIE (méta-programme ACCAF de l'INRA) et de la région Poitou-Charentes.

Remerciements

Mes premiers remerciements vont tout naturellement à Gaëtan Louarn, mon co-encadrant de thèse. Il t'a fallu beaucoup d'énergie et de courage pour accomplir cette rude tâche qu'est de m'encadrer. 3 ans de collaboration et un résultat : ma thèse n'aurait jamais été aussi accomplie sans toi. Merci, Gaëtan :-). J'adresse également mes sincères remerciements à François Gastal, pour les précieux conseils qu'il a su me donner tout au long de ces trois années de thèse, et à Didier Combes, Jean-Louis Durand et Ela Frak pour le soutien dans les moments difficiles.

Du courage, il en a également fallu pour mon jury de thèse dès la réception de ce pavé ! Je remercie Marie Launay, Erwin Dreyer et François Tardieu de m'avoir fait l'honneur d'être les rapporteurs de cette thèse. Les membres de mon comité de thèse, Jean-Michel Allirand, Eric Justes et Denis Viles, ont également mes chaleureux remerciements pour le temps et les compétences qu'ils m'ont accordés. Merci également à Samuel Buis, Inaki Garcia de Cortazar, Dominique Ripoché et Françoise Ruget de l'INRA d'Avignon pour leurs nombreuses aides concernant le modèle STICS.

Pour le travail et le soutien qu'ils m'ont apportés, je remercie mes amis, mes collègues et mes stagiaires : Maëva Baumont, Thomas Besson, Kevin Colzani, Lorena Coronas, Mathieu Demon, Annie Eprinchar, Abraham Escobar, Lucas Faverjon, Ela Frak, Adrien Guérin, Marion Jubert, Samuel Labois, Guylaine Lévêque, Hugo Manteau, Anthony Martino, Cédric Perrot, Arnaud Philipponneau, Lina Qadir, Eric Rivault, Eric & Nabila Roy, Jean-Pierre Terrasson, Jean-Baptiste Treton entre autres. Pour m'avoir supporté 24h/24, je remercie mes courageux colocataires/collègues de *Toupoutou Land* © : Alice Auffrais (alias Femelle), Maëva Beaumont (alias Femelle), Aicha Chabbi (alias Mâle), Manuel Coral (alias Machu-Pichu), William De Souza Filho (alias Mimi-Siku), Laura Fernandez (alias Femelle), Taise Kunrath (alias Femelle), Marie Langot (alias Femelle), Edina Lopez (alias Femelle), Romain Warneys et Rocio (alias Femelle). Et de même pour tous les habitants de *Toupoutou Land* © : mes chats (Chicha, Guinness, Grimbergen, Zakouille, Pinot-Gris), mon lapin (Whisky) et mes poules (KFC, Chicken-Wings, Mc Chicken, Nuggets, Barbecue, Cuisse, Chicken Bacon Big Tasty, CBO, Chicken Big Mac entre autres). Je ne remercie par contre pas le renard qui a achevé mes poules.

Je remercie également pour tous les moments d'évasions en chasse à l'orage, tous mes collègues d'Infoclimat et les chasseurs d'orage du centre-ouest, particulièrement Laurent Garcelon qui m'a apporté l'élément clef pour la bibliographie de ma thèse, Samuel Desmarchais, Jean-Philippe Forestier et Anthony Grillon.

Pour finir, un mot pour mes tendres et chers parents et frère Mirna, Charbel et Gérard Zaka pour m'avoir soutenu et encouragé depuis 26 ans dans mes projets les plus ambitieux. Mes derniers remerciements s'adresse bien évidemment à Tiffanie Astruc. Malgré ce chemin semé d'embûches, l'avenir sera forcément bien meilleur à tes côtés.

Ma dernière pensée émue s'adresse à toi, Mathieu Laur. Je n'ai pas été présent comme tu l'aurais souhaité pendant ces moments difficiles. Je regrette énormément. Chaque jour à sa petite pensée pour toi. A ta mémoire, je te dédicace cette thèse.

Liste des abbréviations

<i>A</i>	$\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	Net photosynthetic rate	Chap. 3
<i>A₄₀₀</i>	$\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	Net photosynthetic rate at 400 ppm CO ₂	Chap. 3
<i>A₄₀₀²⁵</i>	$\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	Net photosynthetic rate at 400 ppm CO ₂ and 25°C leaf temperature	Chap. 3
<i>A₄₀₀^{growth}</i>	$\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	Net photosynthetic rate at 400 ppm CO ₂ and leaf at the growth temperature	Chap. 3
<i>A₄₀₀^{opt}</i>	$\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	Net photosynthetic rate at 400 ppm CO ₂ and thermal optimum	Chap. 3
<i>A_c</i>	$\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	Rubisco-limited rate of carboxylation	Chap. 3
<i>A_r</i>	$\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	Electron transport-limited rate of carboxylation	Chap. 3
<i>C_a</i>	ppm	Ambient CO ₂ partial pressure	Chap. 3
<i>C_i</i>	ppm	Intercellular CO ₂ partial pressure	Chap. 3
<i>croirac</i>	cm.degré-jour ⁻¹	Modèle STICS—Taux maximum d’expansion du front racinaire journalier par degré-jour efficace	Chap. 4
<i>dlaimax-brut</i>	m ² .plant ⁻¹ .degré-jours ⁻¹	Modèle STICS—Taux maximum d’expansion foliaire journalière par degré-jour efficace	Chap. 4
<i>durvieF</i>	-	Modèle STICS—Paramètre définissant la durée de vie d’une feuille adulte	Chap. 4
<i>efcroisjuv</i>	g.MJ ⁻¹	RUE maximum durant la phase juvénile	Chap. 4
<i>efcroisveg</i>	g.MJ ⁻¹	RUE maximum durant la phase végétative	Chap. 4
<i>ETP</i>	mm	Evapotranspiration	Chap 1, 2, 3
<i>GIEC/IPCC</i>	-	Groupe d’expert Intergouvernemental sur l’Evolution du Climat	Chap. 1, 2, 3, 4, 5
<i>DH_a</i>	J.mol ⁻¹	Enthalpy of activation	Chap. 3
<i>DH_d</i>	J.mol ⁻¹	Enthalpy of de-activation	Chap. 3
<i>IER</i>	mm.h ⁻¹	Internode Elongation Rate	Chap 2.
<i>INN</i>	t N.ha ⁻¹	Indice de nutrition azotée	Chap. 4, 5
<i>J_{max}</i>	$\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	Maximum electron transport rate	Chap. 1, 3
<i>K_c</i>	$\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$	Michaelis-Menten constant for CO ₂	Chap. 3
<i>K_o</i>	mmol.mol ⁻¹	Michaelis-Menten constant for O ₂	Chap. 3
<i>LAI</i>	M ² .m ⁻²	Leaf Area Index	Chap. 4, 5
<i>LAR</i>	leaf.h ⁻¹	Leaf Appearance Rate	Chap. 3
<i>L_{area}</i>	cm ²	Final leaf area	Chap. 3
<i>LER</i>	mm.h ⁻¹	Leaf Expansion Rate	Chap. 1, 3
<i>MASEC</i>	t.ha ⁻¹	Modèle STICS—Matière sèche aérienne totale	Chap. 4, 5
<i>N_a</i>	g.m ⁻²	Amount of nitrogen per unit leaf area	Chap. 3

<i>O</i>	KPa	Oxygen partial pressure	Chap. 3
<i>P25</i>	$\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$	Value of V_{cmax} or J_{max} at 25°C	Chap. 3
<i>PNUE</i>	$\mu\text{mol CO}_2.\text{g N}^{-1}.\text{s}^{-1}$	Photosynthetic nitrogen use efficiency	Chap. 3
<i>PPDF</i>	$\mu\text{mol photon.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$	Photosynthetic photon flux density	Chap. 2, 3
<i>G*</i>	$\mu\text{mol.mol}^{-1}$	CO ₂ compensation point in the absence of dark respiration	Chap. 3
<i>R</i>	$\text{KJ mol}^{-1} \text{K}^{-1}$	Universal gas constant for perfect gases	Chap. 3
<i>RAINT</i>	MJ.m^{-2}	Modèle STICS—Rayonnement intercepté	Chap. 3
<i>RCP</i>	-	Scénario Representative Concentration Pathway	Chap. 1
<i>R_d</i>	$\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$	Mitochondrial respiration	Chap. 3
<i>RER</i>	mm.h^{-1}	Radicle Elongation Rate	Chap. 3
<i>R_{ref}</i>	-	Valeur de reference utilisée pour la normalisation à 20°C	Chap. 2, 5
<i>RuBP</i>	-	Ribulose-1,5-biphosphate	Chap. 3
<i>RUE</i>	-	Radiation use efficiency	Chap. 1, 3, 4, 5
<i>DS</i>	$\text{J.mol}^{-1}.\text{K}^{-1}$	Entropy term	Chap. 3
<i>SAU</i>	%	Surface agricole utile	Chap. 1
<i>SER</i>	mm.h^{-1}	Stem Elongation Rate	Chap. 2
<i>SLA</i>	$\text{cm}^2.\text{g}$	Specific Leaf Area	Chap. 3
<i>slamax</i>	$\text{m}^2 \text{feuille.m}^{-2} \text{sol}$	Modèle STICS—Valeur maximale pour le Specific Leaf Area (SLA)	Chap. 4
<i>SOMCOUR</i>	°C	Modèle STICS—Cumul de degrés-jours	Chap. 4, 5
<i>stlevamf</i>	degrés-jours	Modèle STICS—Temps thermique nécessaire pour le passage du stade levée au stade de croissance foliaire maximale	Chap. 4
<i>TCMAX</i>	°C	Modèle STICS—Température au niveau de laquelle la croissance foliaire ou racinaire est maximale	Chap. 4, 5
<i>TCMIN</i>	°C	Modèle STICS—Température à partir de laquelle la croissance foliaire ou racinaire peut avoir lieu	Chap. 4, 5
<i>TCXSTOP</i>	°C	Modèle STICS—Température au-dessus de laquelle le développement ou la croissance foliaire deviennent nuls.	Chap. 4, 5
<i>TDMAX</i>	°C	Modèle STICS—Température au niveau de laquelle la développement est maximal	Chap. 4, 5
<i>TDMIN</i>	°C	Modèle STICS—Température à partir de laquelle le développement peut avoir lieu	Chap. 4, 5
<i>TEMPNOD1</i>	°C	Modèle STICS—Température à partir de laquelle la fixation azotée peut avoir lieu	Chap. 4, 5
<i>TEMPNOD2</i>	°C	Modèle STICS—Température à partir de laquelle la fixation azotée est indépendante de la température	Chap. 4, 5
<i>TEMPNOD3</i>	°C	Modèle STICS—Température à partir de laquelle la fixation azotée devient dépendante aux températures élevées	Chap. 4, 5
<i>TEMPNOD4</i>	°C	Modèle STICS—Température à partir de laquelle la fixation azotée devient nulle	Chap. 4, 5
<i>TEMIN</i>	°C	Modèle STICS—Température à partir de laquelle la croissance en biomasse peut avoir lieu	Chap. 4, 5
<i>TEOPT</i>	°C	Modèle STICS—Température à partir de laquelle la croissance en biomasse est indépendante de la température	Chap. 4, 5

<i>TEOPTBIS</i>	°C	Modèle STICS—Température à partir de laquelle la croissance en biomasse devient dépendante aux températures élevées	Chap. 4, 5
<i>TEMAX</i>	°C	Modèle STICS—Température à partir de laquelle la croissance en biomasse devient nulle	Chap. 4, 5
<i>TCULT</i>	°C	Modèle STICS—Température de culture	Chap. 4, 5
<i>T_{growth}</i>	°C	Growth temperature	Chap. 2, 3
<i>T_{leaf}</i>	°C	Leaf temperature	Chap. 3
<i>T_{max}</i>	°C	Maximum temperature of a process	Chap. 1, 2, 3
<i>T_{min}</i>	°C	Minimum temperature of a process	Chap. 1, 2, 3
<i>T_{opt}</i>	°C	Thermal optimum of photosynthesis	Chap. 1, 2, 3
<i>UDEV CULT</i>	°C	Modèle STICS—Température efficace journalière pour le développement	Chap. 4
<i>ULAI</i>	-	Modèle STICS—Indice de croissance foliaire normalisé	Chap. 4
<i>V_{cmax}</i>	μmol.m ⁻² .s ⁻¹	Maximum rate of Rubisco carboxylation	Chap. 1, 3
<i>VPD</i>	kPa	Vapour pressure deficit	Chap. 3



Coup de foudre bifide ramifié proche.

Mansle, Charente, 05 juillet 2015

Sommaire général



Introduction générale	1
Chapitre 1—Etat de l’art	3
I—Les prairies et le changement climatique	3
1—Importance agronomique des prairies et enjeux.....	3
2—Le changement climatique et son impact sur la production prairiale.....	5
3—Luzerne et fétuque élevée : deux espèces prairiales adaptées au changement climatique.....	7
II—Les effets de la température sur les végétaux	9
1—La température et le fonctionnement des végétaux	9
2—La variabilité intra- et interspécifique des réponses à la température.....	14
3—Une coordination apparente des réponses à la température aux niveaux d’organisation plus intégrés ?	15
III—Introduction de la réponse à la température dans les modèles	17
1—Démarche de modélisation en agronomie.....	17
2—Représentation des effets de la température dans les modèles de culture	18
3—STICS comme modèle générique de prairie temporaire	21
Objectifs et démarches	23
Chapitre 2—Relationship between seedling and mature plant developmental responses to temperature in contrasting genotypes from two perennial forage species	25
I—Abstract	25
II—Introduction.....	26

III—Materials and methods 28

1—Plant material	28
2—Seedling growth experiments.....	28
3—Mature plant experiments	29
4—Determination of growth and leaf appearance rates	29
5—Determination of temperature dependencies.....	30
6—Model fitting.....	30
7—Comparison of temperature dependencies.....	31
8—Impact of model selection on the calculation of temperature-compensated time	31

IV—Results 32

1—Effect of organ temperature on the kinetics of shoot development and organ growth.....	32
2—Effects of temperature and genotype on the rates of shoot development and organ growth.....	32
3—Effects of temperature and genotype on normalized temperature dependencies	33
4—Comparison of normalized temperature dependencies during early growth and during the vegetative phase in mature plants	33

V—Discussion..... 34

1—Evidence for an intra-specific variability of temperature dependencies is limited	34
2—Some developmental processes display singular temperature dependencies	35
3—Consequences for meta-analyses and modelling.....	36

Chapitre 3—The thermal acclimation of photosynthesis only presents limited intraspecific variations in a perennial crop selected over a broad climatic range 38

I—Abstract 38

II—Introduction	39
III—Materials and methodes	41
1—Plant materials and growing conditions	41
2—Gas exchange measurements and determination of photosynthetic parameters	42
3—Leaf traits	42
4—Thermal optimum and determination of the temperature dependencies of photosynthetic parameters	42
5—Determination of the limiting steps of photosynthesis	43
6—Statistical analyses	43
IV—Results	44
1—Impact of growth temperature on leaf growth and leaf nitrogen content	44
2—Impact of growth temperature on the net assimilation rate at 25°C	44
3—Acclimation of net assimilation to growth temperature	44
4—Impact of growth temperature on photosynthesis parameters and their responses to leaf temperature	45
5—Impact of growth temperature on the limiting step of photosynthesis	45
V—Discussion	47
1—Acclimation of the thermal optimum of net photosynthesis occurred over a broad range of growing temperature irrespective of temperate and Mediterranean origins	47
2—Homeostasis of light-saturated photosynthesis occurred within a narrower range of growing temperatures	48
3—Temperate and Mediterranean genotypes differed in their tolerance to high temperatures	49

Chapitre 4—Sensibilité de STICS au paramétrage des fonctions de réponses à la temperature51

I—Introduction	51
II—Matériels	53

1—Description du modèle STICS.....	53
2—Paramétrage de STICS pour la luzerne et la fétuque élevée.....	61
3—Analyse de sensibilité	63
III—Résultats.....	67
1—Illustration de quelques sorties de simulations pour un scénario climatique ac- tuel.....	67
2—Sensibilité des variables aux paramètres de réponse à la température pour les scénarios climatiques actuels.....	67
3—Impact d'un gradient thermique accentué sur la sensibilité du modèle aux para- mètres de fonctions de réponses à la température	69
IV—Discussion	73
1—L'effet des paramètres de températures minimales de développement et de croissance est prépondérant en climat actuel et le reste dans une large mesure en climats futurs.....	73
2—La sensibilité du modèle aux paramètres de température optimale de développe- ment et de croissance s'accroît pour des scénarios climatiques plus chauds.....	74
3—La sensibilité aux paramètres de réponse des fonctions de stress thermique tend à diminuer pour des prairies dans des scénarios climatiques plus chauds	75
4—Une redistribution des sensibilités entre croissance et développement si ces pro- cessus ne sont pas coordonnés.....	76
5—Une sensibilité à la température indépendante des stress, excepté chez les légu- mineuses	76

Chapitre 5—Impact de la modification des formalismes de réponse à la température sur les prédictions de production fourragère du modèle STICS 78

I—Introduction	78
II—Matériels et méthodes	80
1—Principes généraux.....	80
2—Présentation des différents modèles	81
3—Nouveaux formalismes activés communs aux trois modèles.....	82
4—Re-calibration et évaluation des différents modèles	83

5—Obtention de séries climatiques au pas de temps journalier.....	83
6—Sorties examinées et critères d'évaluation.....	84

III—Résultats86

1—Effets du choix du modèle sur les prédictions en climat actuel.....	86
2—Impact des scénarios climatiques sur les prédictions de production fourragère par la version standard de STICS (« modèle linéaire »).....	86
3—Effet du choix du modèle sur les prédictions en climat futur	88
4—Interaction avec la contrainte hydrique : prédictions effectuées sous irrigation	89

IV—Discussion92

1—Des prédictions du modèle linéaire globalement conformes à la littérature, dans le présent comme dans le futur.....	92
2—Des différences de températures efficaces prédites entre modèles, dans le présent comme dans le futur	93
3—Cependant peu de répercussions sur les prédictions de production fourragères par les différents modèles testés	94

Discussion générale96

Références bibliographiques

Annexes

Etudes complémentaires



© Serge Zaka

Coup de foudre bifide ramifié proche.

Mansle, Charente, 05 juillet 2015

I ntroduction générale



Mon objectif n'est pas de construire la société de demain, c'est de montrer qu'elle ne doit pas ressembler à celle d'aujourd'hui.



Albert Jacquard (1925-2013)
Chercheur et essayiste français

Au cours du XX^{ème} siècle, la volonté politique de « productivisme » des pays développés a pu apparaître comme une réponse efficace et suffisante face à l'augmentation de la population mondiale et à la persistance d'une insuffisance de l'offre alimentaire dans de nombreuses régions du monde. Les défis auxquels doit faire face l'agriculture mondiale en ce début du XXI^{ème} siècle sont plus divers et plus complexes : il s'agit de garantir une production agricole suffisante pour nourrir une population mondiale en expansion rapide tout en réduisant la pression qu'exerce l'agriculture sur l'environnement (dégradation du sol, perte de la biodiversité, raréfactions des ressources etc.) et en s'adaptant à un contexte de changement climatique avéré (réduction des contributions aux rejets de gaz à effet de serre, adaptation des pratiques). L'évolution du climat et son cortège associé d'épisodes de sécheresse et de vagues de chaleur menace la capacité de l'agriculture à nourrir d'une manière durable la population mondiale. D'ici la fin de 21^{ème} siècle, le G.I.E.C. prévoit une augmentation de la température moyenne mondiale allant de +1.5°C à +4.5°C par rapport à la période 1980-1999 avec une concentration de CO₂ augmentant jusqu'à 450-1000 ppm et une réduction des précipitations estivales accentuant le stress hydrique (I.P.C.C., 2013). La température, variable clé du système climatique, s'éloigne d'ores et déjà de la configuration liée à la variabilité naturelle dans laquelle notre société s'est développée et a prospéré. Avec une anomalie positive de $0.76 \pm 0.1^\circ\text{C}$ au-dessus de la moyenne de la période 1961-1990, l'année 2015 vient tout juste de battre tous les records (N.O.A.A., 2016).

Dans ce contexte, les filières de productions animales sont particulièrement exposées. La demande pour les produits animaux (viande, lait) devrait doubler d'ici à 2050 (FAO, 2009). Or ces filières contribuent déjà à hauteur de 18% des émissions globales de gaz à effet de serre, faisant du développement de stratégies d'élevage performantes à la fois économiquement et environnementalement une priorité (Steinfeld, 2006). Le soutien des productions de ruminants basées sur l'herbe apparaît à ce titre doublement vertueux : il permet de limiter les effets négatifs liés aux changements d'utilisations des terres (effet « puits de carbone » des prairies, Conant et al., 2001) tout en améliorant l'autonomie alimentaire et les coûts de production des ateliers d'élevage (Huyghe et al. 2014).

Les intérêts écologique et agronomique des prairies sont replacés au cœur des débats : séquestration du carbone (Lal, 2004 ; Scopel et al., 2005), qualité de l'eau, érosion, utilisation des nutriments, effets bénéfiques sur la biodiversité (Perfecto et al., 2003 ; Brussaard et al., 2007) etc. Malgré une baisse tendancielle au profit des cultures annuelles (Huyghe, 2009 ; Pottier et al., 2012 ; Peyraud et al., 2012), les prairies restent un poste important de production fourragère et jouent un rôle majeur dans de nombreux systèmes de production. En 2014, avec 28% de la superficie du territoire national et 52% de la surface agricole utile, les prairies restaient largement prépondérantes dans l'agriculture française. Jusqu'à présent cependant, les études d'impact du changement climatique ont cependant souvent négligé ce type de cultures (Brown et al., 2005). Pourtant, du fait d'une large distribution géographique et d'un cycle de vie couvrant l'ensemble des saisons, les herbacées pérennes apparaissent comme particulièrement exposées au risque climatique (e.g. pas de possibilité d'évitement des stress) et comme des cultures posant des questions spécifiques vis-à-vis des réponses mises en oeuvre (Soussana and Lüscher, 2007).

La température serait un facteur central dans les projections d'impact du changement climatique sur la production prairiale (Brisson & Levrault, 2010 ; Graux, 2011 ; Ruget, et al., 2013), en raison notamment des effets induits sur la saisonnalité de croissance et des conséquences sur les calendriers fourragers (surproduction printanière, accentuation du creux estival notamment). Or les espèces prairiales (fétuque et luzerne, par exemple) sont connues pour avoir développé des écotypes (i.e. des génotypes adaptés à leur environnement, Macel et al., 2007 ; Ofir and Kigel, 2010 ; Kreyling et al., 2012) caractérisés par des saisonnalités de croissance différentes. La sélection de variétés de type méditerranéen à fort rendement serait ainsi une piste d'adaptation intéressante au changement climatique chez plusieurs espèces (Volaire et al. 2009 ; Gastal et al. 2015). Le déterminisme écophysiolgique de cette saisonnalité de croissance est cependant encore mal établi. Le rôle de la réponse à la température des génotypes a été mis en avant (Cooper, 1964), mais les efforts de recherche se sont jusqu'à présent concentrés sur une gamme de températures moyenne journalière correspondant à un climat actuel (5-25°C). Pour comprendre et mieux anticiper les impacts du changement climatique, l'étude des effets d'une gamme de température plus large, notamment au-delà de 25°C, apparaît comme crucial. Aucune étude n'a cependant encore caractérisé la réponse à la température de la croissance et du développement de ces espèces (graminées ou légumineuses) sur une large gamme de températures. Il est également souhaitable de mieux cerner le rôle de la réponse à la température dans les stratégies d'évitement aux conditions estivales mises en place par certains écotypes/variétés d'origines méditerranéennes (Volaire and Lelièvre, 2001 ; Annichiarico et al., 2013).

En intégrant les nombreux éléments en interactions qu'il est difficile d'appréhender uniquement par le biais de l'expérimentation (environnement, techniques agricoles, cycle de développement etc.), les modèles de culture/prairie ont un rôle important à jouer dans ces nouveaux défis afin de quantifier les effets de la modification de l'environnement et des pratiques sur les cultures. La modélisation se pose comme un outil indispensable dans l'étude des impacts du changement climatique. L'élaboration d'un modèle dépend cependant de la connaissance du système étudié et des données expérimentales à disposition au moment de son élaboration. Les études d'impact du changement climatique simulent de nouvelles conditions qui sortent parfois du domaine d'élaboration de ces modèles. C'est par exemple le cas pour beaucoup d'entre eux en ce qui concerne la réponse à la température (Parent and Tardieu, 2014). Les formalismes choisis ne reflètent souvent pas l'état des connaissances et l'importance nouvelle accordée aux températures extrêmes (e.g. non-linéarité de la réponse à la température, possibilité d'acclimatation de certaines voies métaboliques, différences intra-spécifiques, intégration spatiale et temporelle de la température).

Dans ce contexte, l'objectif général de ma thèse sera d'approfondir la compréhension de la réponse de deux herbacées pérennes (une graminée : la fétuque élevée ; une légumineuse : la luzerne) à une large gamme de température de croissance pour des variétés d'origines contrastées. Il s'agira également d'évaluer dans quelle mesure l'introduction de formalismes plus proches des réponses physiologiques dans un modèle de prairie peut affecter, et éventuellement contribuer à améliorer, les projections de production fourragère effectuées pour des climats futurs.



© Serge Zaka

Cellule isolée en Haute-Vienne sous ciel étoilé.

Mansle, Charente, 22 août 2015

C

hapitre 1

Etat de l'art



On ne triomphe de la nature qu'en
lui obéissant.



Francis Bacon (1561-1626)
Philosophe et scientifique anglais



© Serge Zaka

Arcus multicouche et quadruple coups de foudre

Lusignan, Vienne, 4 août 2015

Sommaire

I—Les prairies et le changement climatique	3
1—Importance agronomique des prairies et enjeux	3
2—Le changement climatique et son impact sur la production prairiale	5
3—Luzerne et fétuque élevée : deux espèces prairiales adaptées au changement climatique	7
II—Les effets de la température sur les végétaux	9
1—La température et le fonctionnement des végétaux	9
2—La variabilité intra- et interspécifique des réponses à la température	14
3—Une coordination apparente des réponses à la température aux niveaux d'organisation plus intégrés ?	15
III—Introduction de la réponse à la température dans les modèles	17
1—Démarche de modélisation en agronomie	17
2—Représentation des effets de la température dans les modèles de culture	18
3—STICS comme modèle générique de prairie temporaire	21

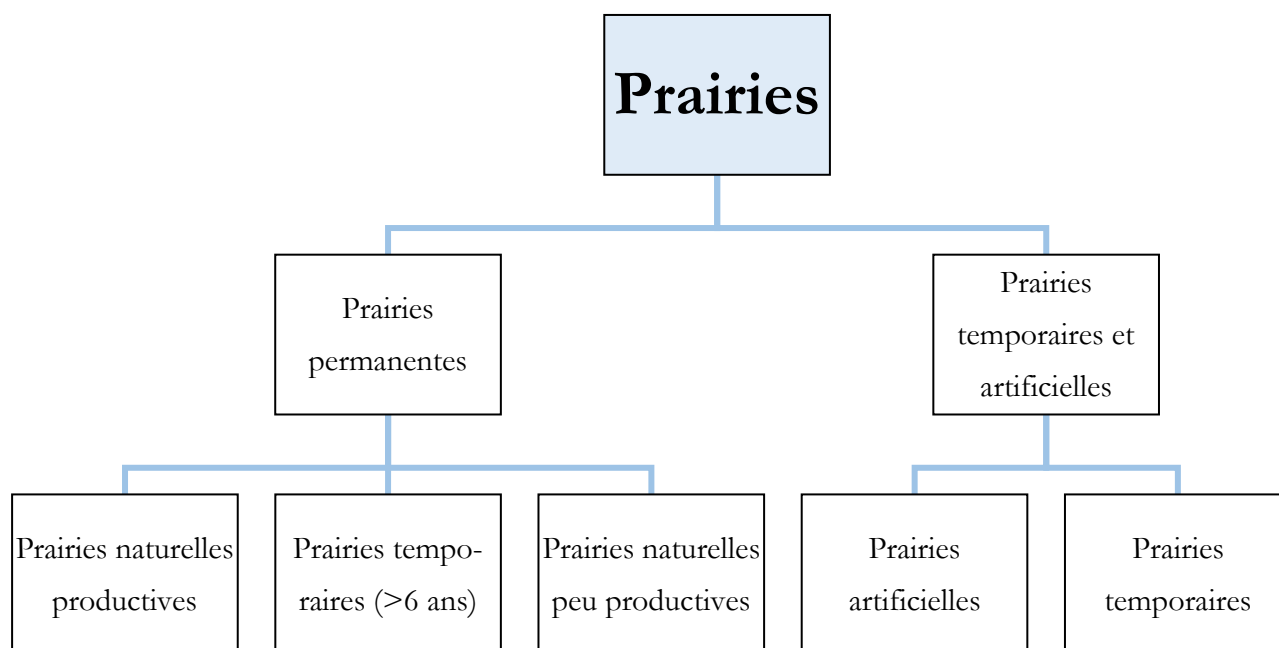


Figure 1—Classification des prairies (d'[Agreste, 2015a](#))

Cultures		Superficie (ha)	Rendement (100kg/ha)	Production récoltée (tonne)
Prairie artificielle (luzerne essentiellement)		227 044	101	2 298 529
Prairie temporaire		3 088 873	88	27 137 418
Prairie permanente	Prairie naturelle ou semée (+ 6 ans)	6 960 076	63	43 269 646
	Prairie peu productive	2 415 482	17	4 102 642
	Total (prairie permanente)	9 358 715	51	47 372 287
Total		12 749 231	61	76 808 235

Tableau 1—Les prairies artificielles, temporaires et permanentes en France (2014) (adapté d'[Agreste, 2015b](#))

I — Les prairies et le changement climatique

1—Importance agronomique des prairies et enjeux

A—La prairie

Les prairies correspondent à **des formations mono ou plurispécifiques, principalement composées de graminées et de légumineuses pérennes** mais aussi d'autres espèces de dicotylédones et parfois d'arbustes. Elles sont généralement destinées à l'alimentation des ruminants et sont fauchées et/ou pâturées. Elles se distinguent par leur durée d'implantation (Figure 1) :

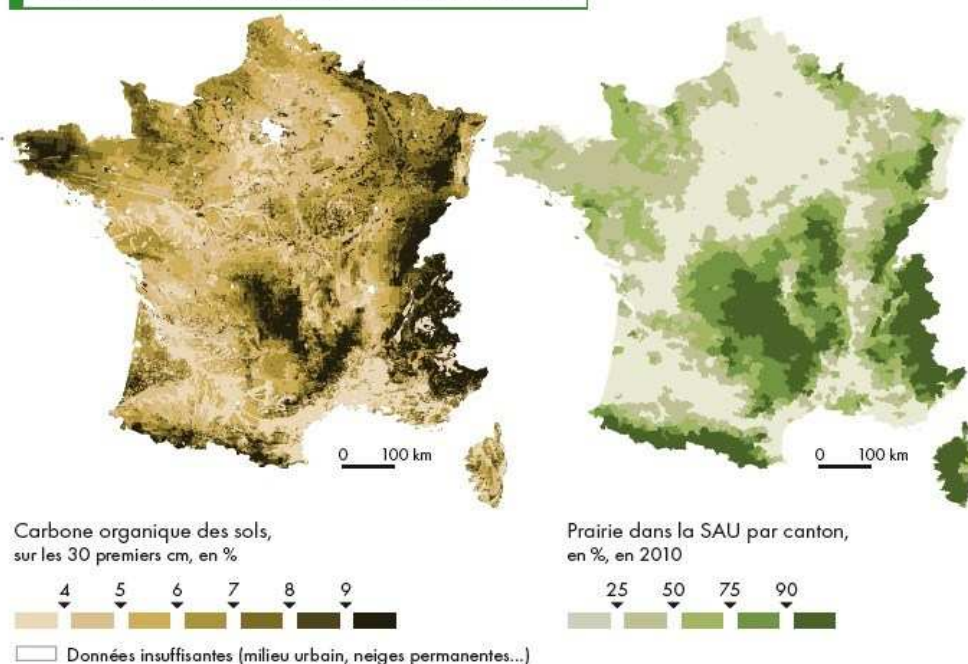
- Les **prairies permanentes** sont exploitées de manière plutôt extensive. « Elles comprennent les **prairies naturelles** productives, les **prairies temporaires semées depuis plus de 6 ans** et les prairies naturelles peu productives (landes, alpages...)» (Agreste, 2015a).
- Les **prairies temporaires** et **artificielles** sont des prairies semées de moins de 6 ans rentrant généralement dans une rotation culturale. Elles sont labourées avant semis, fertilisées, désherbées et utilisées de manière plus intensive que les prairies permanentes. La prairie artificielle est exclusivement semée de légumineuses pures ou en mélange alors que les prairies temporaires correspondent à des couverts de graminées pures ou en mélange (20% min.) avec des légumineuses fourragères.

B—Les surfaces prairiales de 1970 à nos jours

Les évolutions du monde agricole ont profondément affecté l'utilisation de la prairie pour la prairie : effondrement de la population agricole associée à un gain de productivité considérable (Huyghe, 2009), méconnaissance du potentiel de la prairie (Pottier et al., 2012), volonté d'homogénéisation des cultures aux dépens des associations jugées plus contraignantes (Vandermeer, 1992), favorisation des cultures annuelles par la réforme de la PAC de 1992 (Peyraud et al., 2012) etc. La France a **perdu 1/3 de sa surface prairiale permanente** depuis 1967 (Pottier et al., 2012 ; Peyraud et al., 2012) au profit entre autres des prairies temporaires, plus productives (+1.5 millions d'hectares) et des cultures fourragères annuelles, plus riches en énergie et plus faciles à conduire (+1 millions d'hectares) (Huyghe, 2009). Les surfaces attribuées aux prairies artificielles ont été considérablement réduites (Duc et al., 2010) du fait notamment de l'importation massive de soja cultivé hors de l'Europe et du coût modéré des engrais azotés.

En 2014, les prairies restent cependant très présentes à l'échelle du territoire français (Tableau 1) notamment dans les zones montagneuses, en Bretagne, en Normandie et en Lorraine (Figure 2). L'Agreste (Agreste, 2015b) recense près de 13 millions d'hectares de prairies en France (prairies artificielles, temporaires et permanentes) avec une large majorité de prairies per-

STOCK DE CARBONE ORGANIQUE DES SOLS ET PRAIRIES



Source : Meersmans et al., 2012 ; Agreste RA 2010 - traitement Institut de l'Élevage.

Figure 2—Stock de carbone organique des sols sur les 30 premiers centimètres (% , gauche) et prairie dans la surface agricole utile par canton en 2010 (% , droite). Source : [Meersmans et al., 2012](#).

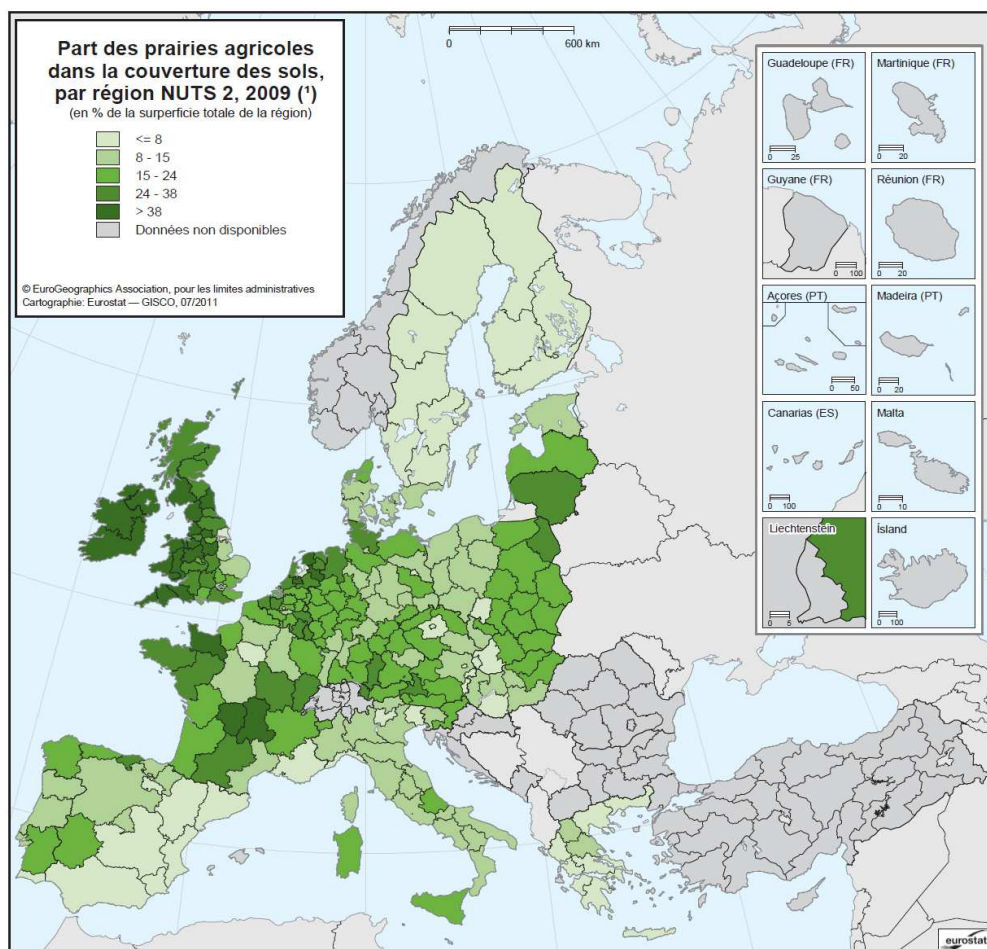


Figure 3—Part des prairies agricoles dans la couverture des sols par régions en 2009 (en % de la superficie totale de la région). Source : [Eurostat](#), 2009

(*) La Bulgarie, Chypre, Malte et la Roumanie n'étaient pas inclus dans l'enquête LUCAS 2009.

manentes (9,3 millions d'hectares soit $\approx 72\%$). L'importance des prairies dans l'agriculture est donc considérable puisqu'elles représentent 28% de la superficie du territoire national et 52% de la surface agricole utile (SAU, [Figure 2](#)).

En Europe (27 pays), le total des prairies permanentes et temporaires représente 64 millions d'hectares soit 39% de la surface agricole utile ([Eurostat, 2009](#) ; [Figure 3](#)). Il ne s'agit que d'une moyenne puisque les prairies constituent le mode essentiel de valorisation des surfaces agricoles en Irlande et au Royaume-Uni (respectivement de 91 et 74%) de la SAU contre moins de 10% en Grèce et à Chypre.

C—Des enjeux environnementaux et agronomiques

Les prairies permettent de substituer une partie des technologies agricoles actuelles par des régulations naturelles et la production de services écosystémiques ([Gurr et al., 2003](#) ; [I.N.R.A., 2009](#) ; [Malézieux, 2009](#)) :

- un **rendement qui reste élevé tant en qualité qu'en quantité** ([Bulson et al., 1997](#)). En fixant l'azote atmosphérique via des nodosités, les légumineuses fourragères ont une teneur en protéines élevée et pour la plupart une bonne valeur nutritionnelle. Un effet précédent cultural positif est souvent observé ([Schneider et al., 2010](#)) à l'égard des cultures annuelles telles que les céréales ou les oléagineux. Le « reliquat azoté » laissé par les rhizodépôts contribue à diminuer les quantités de fertilisants azotés nécessaires à la culture suivante.
- des **impacts environnementaux positifs** comme la séquestration du carbone ([Lal, 2004](#) ; [Scopel et al., 2005](#)), la qualité de l'eau, l'érosion ou le recyclage des nutriments ([van Noordwijk et al., 1996](#)). En constituant une rupture dans le cycle de rotation, les prairies temporaires facilitent la lutte contre les ravageurs et maladies et entraînent donc une diminution des quantités d'intrants utilisés. En allongeant la durée des rotations, elles ont des effets bénéfiques sur la biodiversité ([Perfecto et al., 2003](#) ; [Brussaard et al., 2007](#)).
- des impacts positifs **sur les paysages** (valeur récréative et éducative).

L'agriculture intensive et la monoculture sont accusées d'être pratiquées aux dépens des **considérations environnementales** ([Giller et al., 1997](#) ; [Tilman et al., 2002](#)). La baisse des surfaces en prairies s'est quelque peu **ralentie depuis une dizaine d'années**, pour partie avec la mise en place de mesures de soutiens spécifiques et la réforme de la PAC en 2003. Les nombreux services rendus par les prairies permanentes ou temporaires, les économies d'intrants réalisées et la prise en compte croissante des aspects environnementaux sont de mieux en mieux reconnus par la société.

Une volonté de **réintroduire les légumineuses** dans les rotations culturales est par ailleurs proposée par de nombreux agronomes ([Altieri, 2002](#) ; [Ewel, 1999](#)). Le constat inquiétant du déclin de la production française de cultures riches en protéines (dont la luzerne) et les tensions possibles sur le marché mondial des aliments pour le bétail montrent également la nécessité pour l'élevage français de limiter sa dépendance à l'importation d'aliments du bétail (« Plan protéines végétales 2014-2020 »).

a) Évolution de la température moyenne à la surface du globe

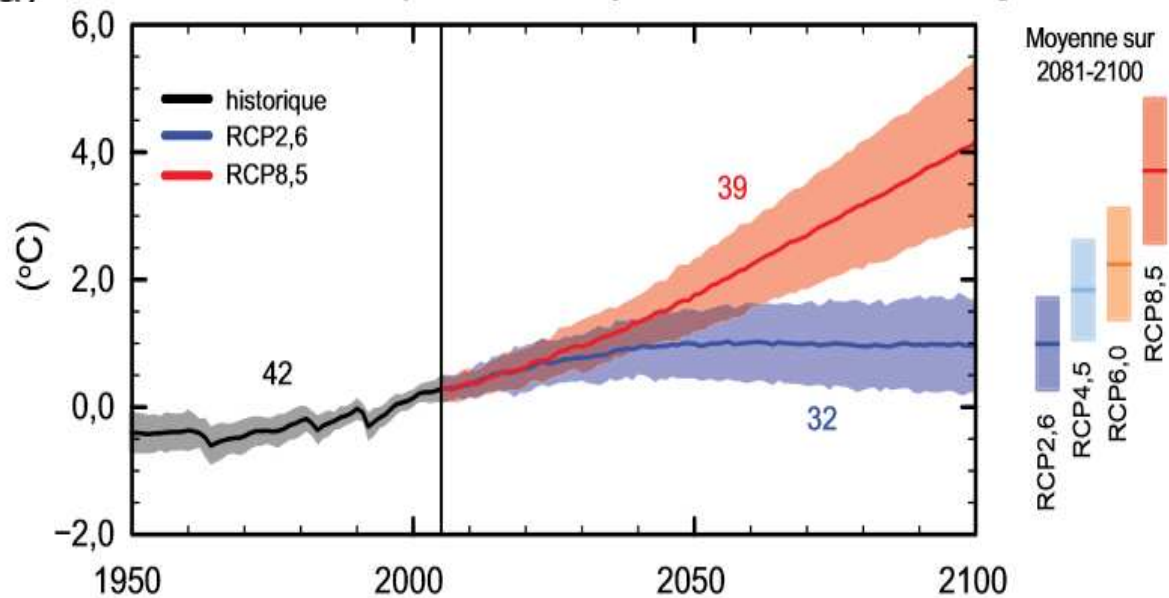


Figure 4—Séries chronologiques simulées à partir de plusieurs modèles de 1950 à 2100 pour l'évolution de la température annuelle moyenne du globe en surface par rapport à la période 1986-2005. Le noir représente l'évolution historique modélisée à l'aide des forçages historiques reconstruits. Les moyennes et incertitudes associées sur la période 2081-2100 sont fournies pour tous les scénarios RCP sous forme de bandes verticales de couleur. Le nombre de modèles utilisés pour calculer la moyenne multi-modèle est indiqué. Source : [I.P.C.C., 2013](#).

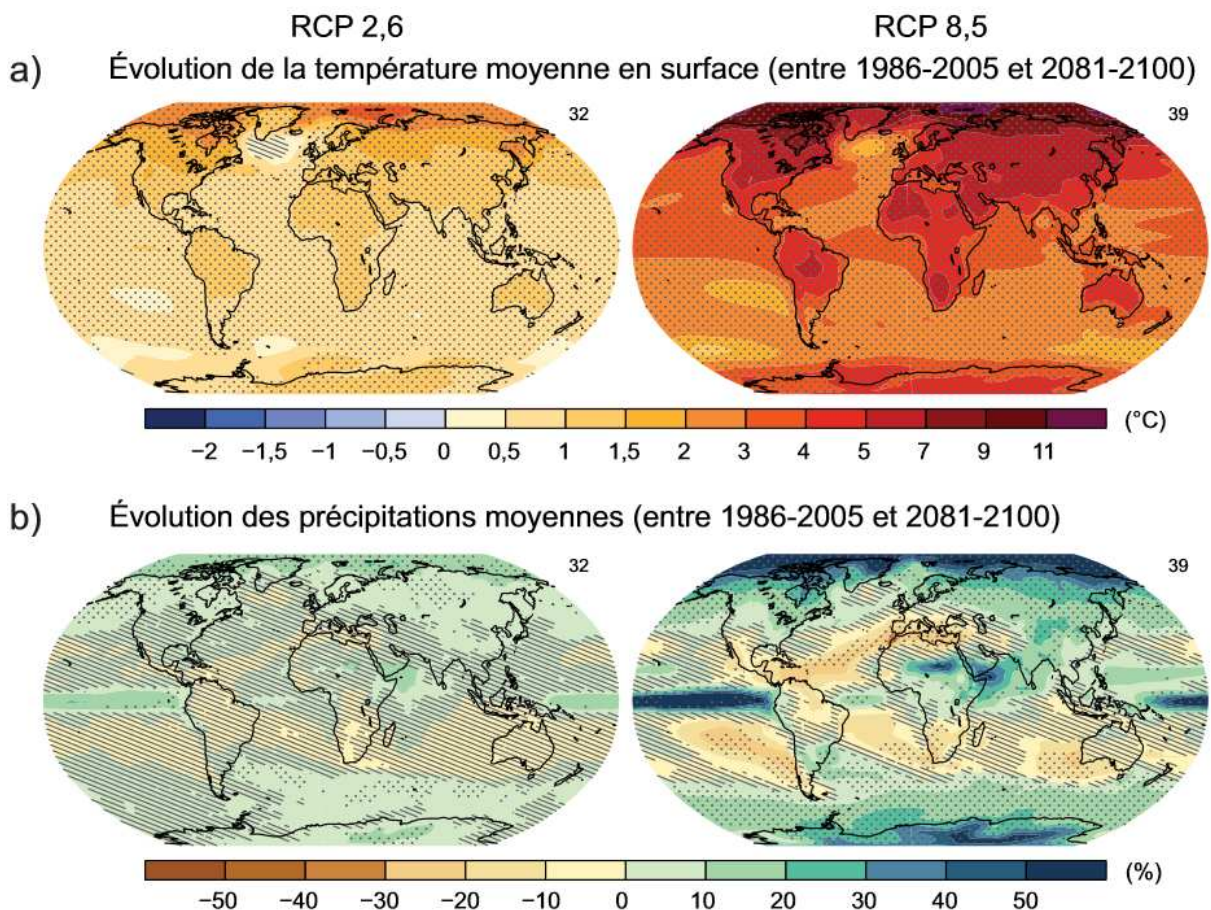


Figure 5—Cartes des moyennes multi-modèles pour les scénarios RCP2,6 (le plus favorable) et RCP8,5 (le plus défavorable) pour : a) l'évolution de la température moyenne annuelle en surface, b) l'évolution moyenne en pourcentage des précipitations moyennes annuelles. Les changements indiqués sont relatifs à la période 1986-2005. Le nombre de modèles utilisés pour calculer la moyenne multi-modèle figure dans l'angle supérieur droit de chaque image. Les hachures signalent les régions dans lesquelles la moyenne multi-modèle est faible par rapport à la variabilité naturelle interne. Les pointillés signalent les régions dans lesquelles la moyenne multi-modèle est grande par rapport à la variabilité naturelle interne. Source : [I.P.C.C., 2013](#).

2—Le changement climatique et son impact sur la production prairiale

A—Une augmentation de la température moyenne et des phénomènes extrêmes

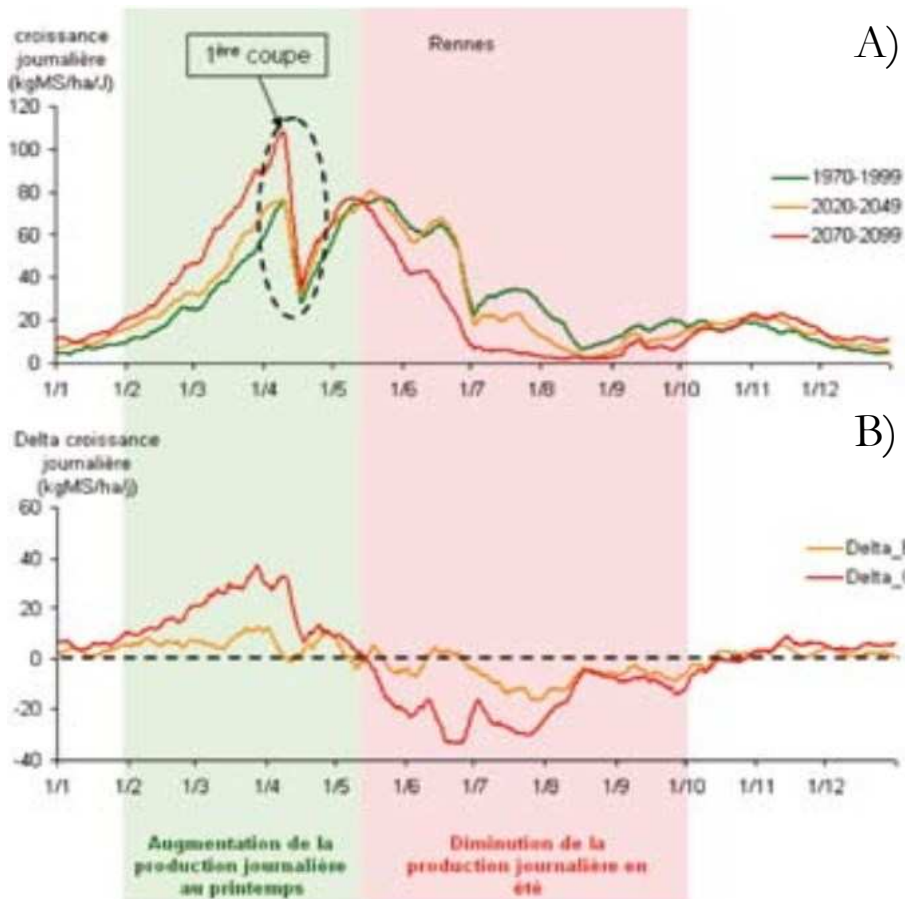
Le changement climatique est aujourd'hui observable sur l'ensemble du globe. Il n'est pas seulement marqué par une hausse de la concentration en CO₂ de l'air et un réchauffement moyen ; on observe aussi une augmentation de la récurrence et de l'intensité des phénomènes intenses tels que les vagues de chaleur et les épisodes de sécheresse intense. D'après le G.I.E.C. (Groupe d'expert Intergouvernemental sur l'Evolution du Climat), **la température est l'un des facteurs les plus affectés par le changement climatique**. D'ici la fin de 21^{ème} siècle, le G.I.E.C. prévoit une augmentation de la température moyenne mondiale allant de +1.5°C (scénario le plus favorable, RCP2.6) à +4°C (scénario le plus défavorable, RCP8.5) par rapport à la période 1980-1999 avec une concentration de CO₂ augmentant jusqu'à 450-1000ppm (I.P.C.C., 2013 ; Figure 4 ; Figure 5). Au cours du dernier siècle, une hausse de 1.2°C de la température moyenne en Europe a déjà été constatée, ce qui est plus important que la moyenne mondiale (0.8°C).

Les projections régionalisées distinguent un contraste nord/sud important au niveau de la France (Brisson & Levraut, 2010 ; Figure 5). Le sud de la France devrait connaître une accentuation plus marquée de la sécheresse. Sur la partie nord, l'évolution des précipitations est moins marquée. Cependant, la hausse des pluies hivernales ne devrait plus compenser la sécheresse estivale d'ici la fin du siècle. Dans le cas d'un scénario modéré, la hausse des températures au niveau de la France sera générale avec un réchauffement moyen de **1.6°C en 2020-2050** et de **3°C en 2070-2100**.

Cette évolution des précipitations et des températures s'accompagne d'une **modification des lignes de climat**. Le projet PSDR CLIMFOUREL (2008) a montré qu'entre 1980 et 2009, les lignes de climat similaires sont remontées de 100 à 130 km vers le nord et le nord-ouest. Il est ainsi vraisemblable que, d'ici 2050, le climat méditerranéen couvre le sud-ouest, la vallée du Rhône et le sud de Massif Central et puisse atteindre la Loire d'ici la fin de XXI^{ème} siècle.

B—Les impacts anticipés sur la production des prairies

La modification de la concentration en CO₂ de l'air, de la température moyenne, de la répartition des précipitations et de la demande évapo-transpiratoire vont affecter différents aspects des prairies : la quantité et la qualité de la production, la composition et l'équilibre entre espèces prairiales ainsi que la fertilité du sol et son potentiel de séquestration du carbone (Lal, 2004 ; Soussana et Lüscher, 2007). Concernant la répartition de la production annuelle, certains invariants ressortent à de degrés divers des études d'impact du changement climatique sur des monocultures de graminées (Brisson & Levraut, 2010; Graux, 2011; CLIMFOUREL, 2008; Ruget et al., 2013) : **l'avance printanière, l'augmentation de la production hivernale et**



A)

B)

Figure 6—Evolution au cours de l'année pour une prairie de fétuque élevée à Rennes sur trois périodes correspondant au passé proche (vert, 1970-1999), au futur proche (orange, 2020-2049) et au futur lointain (rouge, 2070-2099) pour un scénario de réchauffement modéré avec le modèle STICS (moyenne sur 30 ans) de : a) la croissance journalière, b) la différence de croissance journalière par rapport au passé proche (figure issue de : [Brisson et Levrault, 2010](#)).

L'apparition ou l'accentuation du creux estival de production (Figure 6). Du fait d'une implantation tout au long de l'année, les prairies permanentes sont les plus sensibles à ces variations. La hausse de la température devrait permettre un **allongement de la période de production** et une **accentuation de la variabilité saisonnière** entre la fin de l'hiver et l'été (Graux et al., 2013). Pour une prairie de graminées (ray-grass anglais ou fétuque élevée), une augmentation globale dans le futur proche de la production annuelle est l'hypothèse privilégiée : les effets négatifs de la température estivale et de l'augmentation de l'ETP sont dominés par les effets positifs du CO₂, en particulier la réduction de la transpiration qu'il provoque (Volk et al., 2000 ; Morgan et al., 2004 ; Betts et al., 2007). Dans un futur lointain, les effets de la température et de l'ETP face au CO₂ s'inversent et provoquent une diminution globale de production (Brisson & Levrault, 2010). L'occurrence et l'échéance de cette diminution font encore débats (Ruget et al., 2013). Que ce soit pour les graminées ou pour la luzerne, une **avancée générale des deux premières dates de récolte** est attendue (Moreau et al., 2008). Cependant, un retard provoqué par la diminution de croissance est noté à partir de la troisième coupe. Une incidence sur le **nombre de coupes** est également attendue : celui-ci serait légèrement augmenté dans le futur proche mais sensiblement diminué dans le futur lointain (Moreau et al., 2008).

Les légumineuses semblent mieux adaptées aux conditions climatiques futures que les graminées (Soussana et Lüscher, 2007). Elles ont, d'une part, un optimum de température plus élevé et d'autre part, les légumineuses ont une meilleure réponse aux concentrations élevées de CO₂ (pas de limitation de la croissance par l'azote) (Hebeisen et al., 1997 ; Lüscher et al., 1997 ; Soussana and Lüscher, 2007) généralement couplée à une hausse significative de la fixation symbiotique (Soussana and Hartwig, 1995 ; Zanetti et al., 1997). En conséquence, une augmentation de la proportion de légumineuse est fréquemment observée dans les expérimentations graminées-légumineuses sous concentration élevée en CO₂ (Lüscher et al., 1996 dans Bazzaz, 1996). La hausse de la proportion de légumineuses dans les rations fourragères pourrait compenser la baisse de la concentration en azote attendue chez les espèces non-fixatrices (Hartwig et al., 2000 ; Picon-Cochard et al., 2004). D'autres nutriments, tel que le phosphore, pourraient cependant être les principaux facteurs limitants de la croissance chez les légumineuses sous forte concentration en CO₂ (Stöcklin et al., 1998 ; Almeida et al., 2000).

L'ESSENTIEL

Le changement climatique est à l'origine d'une modification des conditions thermiques, tant en terme de moyenne que d'événements caniculaires plus ponctuels. Cette évolution de la température joue un rôle majeur dans l'évolution de la répartition de la production annuelle fourragère (surproduction printanière, accentuation du creux estival notamment). L'étude des effets d'une large gamme de température, moins développée jusqu'à présent sur les espèces prairiales que les annuelles cultivées, apparaît comme cruciale pour comprendre et mieux anticiper les impacts du changement climatique.

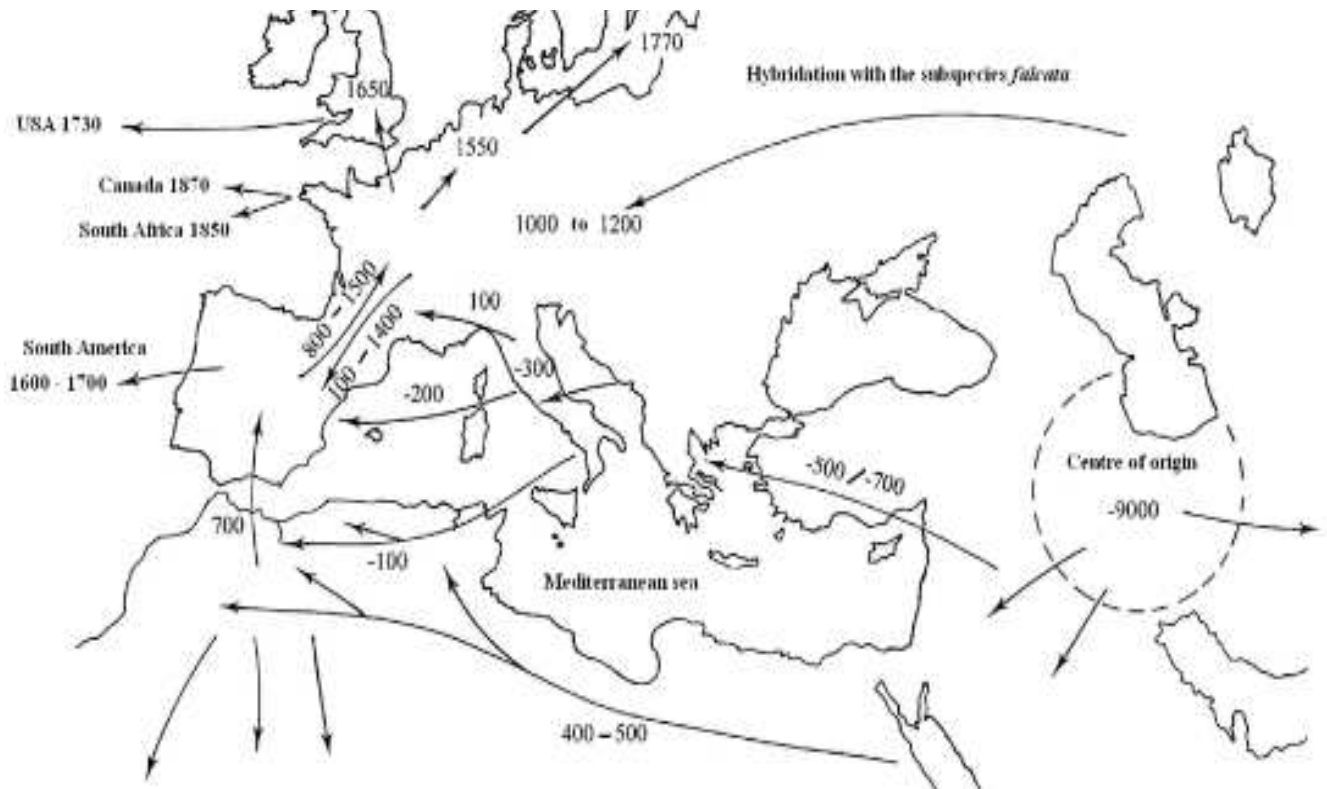


Figure 7 - Routes historiques Eurasiatiques de la luzerne depuis son centre d'origine (d'après [Prosperi et al., 2015](#)). Sa culture s'est progressivement étendue à toute la Méditerranée, l'Inde et la Chine, le long des routes historiques de commerce ([Bolton, 1962](#)), puis à d'autres continents via les échanges internationaux et coloniaux. De nouvelles populations de luzerne issues d'inter-croisements avec des sous-espèces plus résistantes au froid se sont répandues depuis la Sibérie.



Figure 8 - Comparaison morphologique entre *Medicago sativa* L. subsp. *sativa* à tiges dressées, à **fleurs bleues** et à gousses spiralées et *Medicago sativa* L. subsp. *falcata* à port prostré, à **fleurs jaunes** et à gousses en faucille (d'après [Hallier, 1885](#) et [Small, 2011](#)). Elle se distingue de *sativa* par des folioles allongées et un port rampant ([Small, 2011](#)).

3—Luzerne et fétuque élevée : deux espèces prairiales adaptées au changement climatique

A—La luzerne (*Medicago sativa* L.)

La luzerne est la légumineuse fourragère **la plus cultivée au monde**. Ses centres d'origine se situent sur les hauts plateaux du Caucase (Vavilov, 1951 ; Bolton, 1962) ainsi qu'en Asie Centrale (Sinskaya, 1961) (Figure 7 issue de Prosperi et al., 2015). **Deux principales sous-espèces** de *Medicago* sont impliquées dans le développement des cultivars de luzerne actuellement disponibles (Duc et al., 2010 ; Hanson et al., 1988 ; Small, 2011) :

- *Medicago sativa* L. subsp. *sativa* originaire du croissant fertile (Figure 8 - Gauche), résistante à la sécheresse, à faible dormance hivernale (Guy et al., 1971) et sensible au gel, ce qui limite son expansion géographique. Cette dormance est caractérisée par une échelle de 1 (très dormant) à 11 (non dormant) : 6-7 pour les variétés d'origines méditerranéennes voire 10-11 pour celles des oasis nord-africains.
- *Medicago sativa* L. subsp. *falcata*. originaire de Mongolie et Sibérie (Figure 8 - Droite). Du fait d'une résistance relative au froid, son expansion géographique est plus nordique. La levée de sa dormance est difficile à la sortie de l'hiver (dormance de 3 pour les variétés de Pologne et de Russie).

Depuis le 16^{ème} siècle en Allemagne et France, des hybridations entre ces deux sous-espèces -désignées par la sous-espèce *Medicago sativa* L. subsp. *xvaria* par Small (2011)- sont à l'origine des cultivars dits « **Provence** » (proche de la sous-espèce *sativa*) et « **Flamande** » ou « Flemish » (proche de la sous-espèce *falcata*) (Michaud et al., 1988). De cette hybridation résulte l'introduction de la résistance au froid, à la sécheresse et aux maladies depuis la sous-espèce *falcata* vers la sous-espèce *sativa*.

B - La fétuque élevée (*Festuca arundinacea* Schreb)

La fétuque élevée (*Festuca arundinacea* Schreb) est une espèce d'origine européenne, du nord de l'Afrique et du Proche-Orient (Gallais et Bannerot, 1992 ; Gibson et Newman, 2001). Elle est adaptée à de nombreux types de sols et de climats grâce à un système racinaire très profond ce qui explique son étendue géographique. De par leurs différences morphologiques, physiologiques et leur caractéristiques agronomiques, deux morphotypes majeurs sont reconnus (Hand et al., 2010). Tout comme la luzerne, des hybridations interspécifiques sont utilisées dans la sélection des fétuques élevées entre fétuques « continentales » et « méditerranéennes » (Malik, 1967). Une **évolution génétique indépendante** des fétuques élevées de type « méditerranéennes » et « continentales » a été montrée par Hand et al. (2010).

- les fétuques élevées « **continentales** », dominantes dans le nord de l'Europe, ont contribué à la majorité du matériel génétique de fétuque élevée d'origine tempérée. Certains écotypes sont dormants en basse saison.
- les « **méditerranéennes** » sont dominantes au nord de l'Afrique, en Italie et au Moyen-Orient. Leurs caractéristiques principales sont une **dormance partielle estivale même**

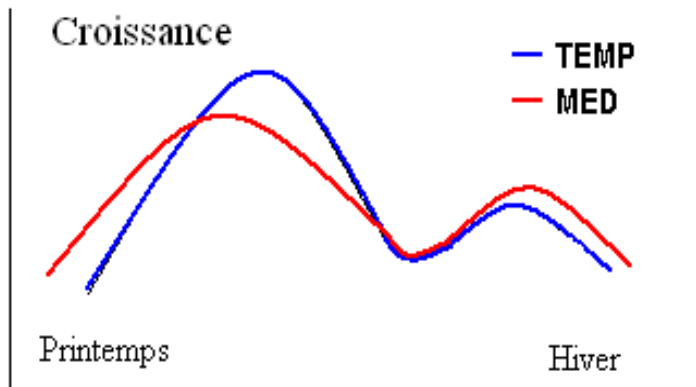


Figure 9—Schéma explicatif de la distribution annuelle de la vitesse de croissance de populations de luzerne ou de fétuque d'origines méditerranéennes (rouge) ou tempérées (bleu). Source : [Gastal et al., 2015](#).



Photographie 1— Photographie en début de printemps d'une expérimentation en champs à Lusignan montrant des rangs de fétuques élevées d'origines méditerranéennes (pointillés rouges) ou tempérées (pointillés bleus). Elle permet d'illustrer la différence de développement entre les deux écotypes.

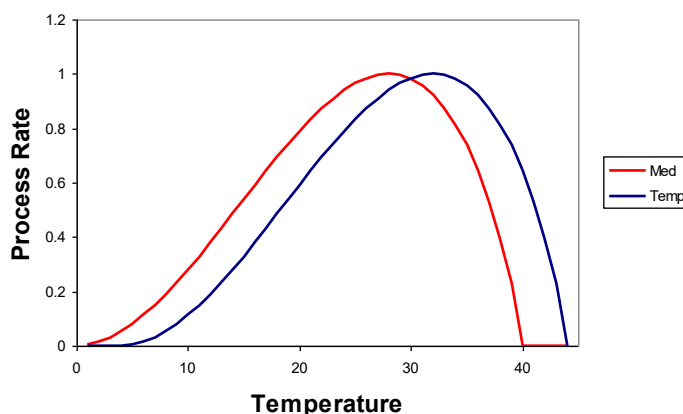


Figure 10— Schéma explicatif de l'hypothèse de [Cooper \(1964\)](#) sur les différences de réponses à la température entre écotypes d'origines méditerranéennes et tempérées.

en condition hydrique non limitante (Volaire and Lelievre, 1997; Norton et al., 2006 ; Volaire et Norton, 2006) et une sensibilité au gel plus importante que les fétuques élevées « continentale » (Robson, 1967 ; Reed et al., 2004).

C—Une large adaptation pédoclimatique, mais des différences saisonnières de production suivant les origines climatiques

Du fait d'une large distribution géographique, ces deux herbacées pérennes sont implantées dans une gamme très diversifiée de conditions climatiques et sont connues pour avoir développé des écotypes (i.e. des génotypes adaptés à leur environnement, Macel et al., 2007 ; Ofir et al., 2011 ; Kreyling et al., 2012). L'identification d'écotypes, adaptés à des climats futurs, est une stratégie pour faire face au changement climatique (Humphreys et al., 2006). Que ce soit pour la luzerne ou la fétuque, les **différences saisonnières de production** ont été observées en champs entre les cultivars d'origines climatiques différentes (Cooper, 1964 ; Robson, 1967 ; Gastal et al., 2015) (Figure 9, Photographie 1). Les populations d'origine méditerranéenne ont généralement une production hivernale supérieure aux populations d'origines tempérée ou continentale (Lehman et al., 1987 ; Lelièvre and Volaire, 1993 ; Gastal et al., 2015). Durant le printemps, la production de biomasse des méditerranéennes ralentit fortement tandis que celle des tempérées ou continentales devient prépondérante (Figure 9). Dans le cas des fétuques méditerranéennes, on observe une **dormance estivale** même en conditions hydriques non limitantes. Cette **stratégie d'évitement** des conditions estivales couplée à un système d'enracinement profond leur confère une forte résistance à la sécheresse et aux températures élevées, ce qui peut être un avantage dans le contexte du changement climatique en cours (Volaire and Lelièvre, 2001 ; Annichiarico et al., 2013). Au contraire, si les conditions hydriques le permettent, les populations d'origine tempérée ou continentale gardent une croissance estivale importante. C'est durant la saison froide qu'une **dormance hivernale** est observée pour le matériel génétique le plus continental (cas des fétuques et des luzernes). Ces différences saisonnières ont aussi été observées chez d'autres espèces pérennes prairiales comme le ray grass (Annichiarico et al., 2013) ou le dactyle (Volaire et Lelièvre, 2001). Une **différence de réponse à la température** entre les cultivars est une hypothèse qui a été avancée pour expliquer ces différences saisonnières de production (Robson and Lewis, 1968 ; Nelson et al., 1978 ; Cooper, 1964). Cette hypothèse suppose que les températures minimales et optimales de croissance et de développement seraient plus élevées chez les écotypes ou cultivars d'origine tempérée (Figure 10).

L'ESSENTIEL

Ayant une large répartition géographique, la luzerne et la fétuque élevée ont développé des écotypes afin de s'adapter à la diversité des climats européens. Ces écotypes sont notamment caractérisés par des différences de production saisonnière. Aucune étude n'a cependant encore réellement caractérisé l'origine physiologique de ces différences, ni évalué expérimentalement l'hypothèse d'un rôle de la réponse à la température prise indépendamment des autres variables du milieu. Dans un contexte de changement climatique, il est souhaitable de mieux comprendre le rôle de la température dans ces stratégies d'évitement (notamment à la sécheresse estivale).

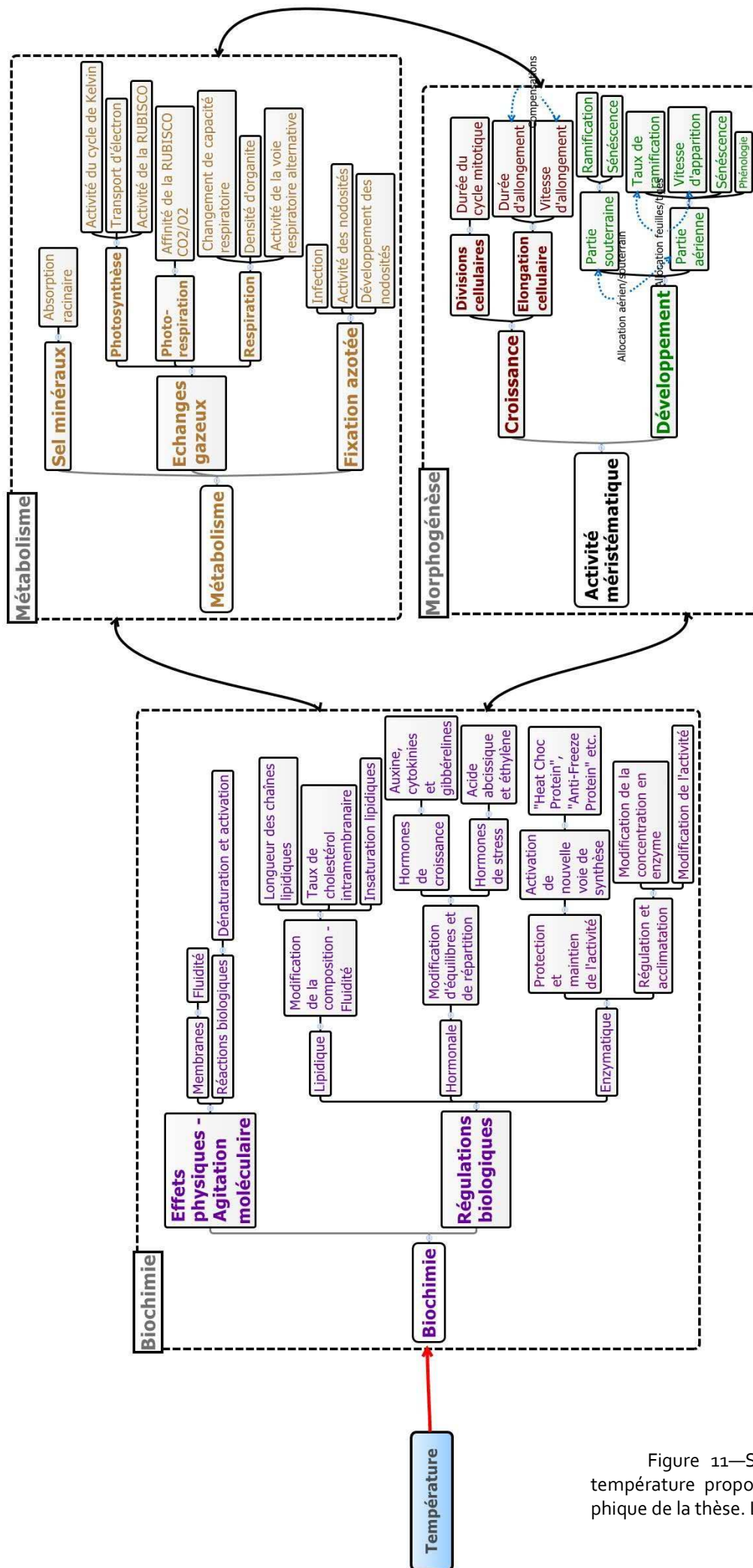


Figure 11—Schéma général de l'action de la température proposé à la suite de l'étude bibliographique de la thèse. Les encadrés sont détaillés ci-après.

II — Les effets de la température sur les végétaux

1—La température et le fonctionnement des végétaux

A—A l'échelle moléculaire

La compréhension des effets de la température à l'échelle moléculaire est fondamentale. Elle va déterminer l'ensemble des actions aux niveaux d'organisation plus intégrés (métabolisme, organe etc.). La gamme de température discutée concerne les températures non gélives ; le changement d'état de l'eau en dessous de 0°C induisant des dommages et des réponses spécifiques ne seront pas considérés dans le cadre de cette thèse (Avia, 2008). La Figure 11 donne une idée générale de l'action de la température sur les végétaux à l'issue de l'étude bibliographique de la thèse. Chaque encadré est décrit ci-dessous.

a—Action directe : principe physique

La température est une grandeur permettant de représenter l'énergie thermique d'un corps. Elle est liée à sa capacité à céder ou à recevoir de l'énergie des corps environnants. La température est donc un repère (Parcevaux et Huber, 2007) qui se définit comme une fonction croissante du **degré d'agitation des particules** d'un système (action directe sur les systèmes biologiques). Un accroissement de l'agitation moléculaire augmente la probabilité de rencontre des molécules qui réagissent entre elles et fournit l'énergie d'activation nécessaire aux réactions biochimiques jusqu'à une certaine limite biologique propre à chaque enzyme (Johnson et al, 1942). Au-delà, les faibles liaisons qui donnent la conformation spatiale à l'enzyme sont fragilisées : l'enzyme se dénature.

b—Action indirecte : régulation biologique et acclimatation

La température, en agissant sur un organisme biologique, modifie indirectement son fonctionnement biochimique. Dans des conditions thermiques stressantes, les plantes peuvent **activer des voies de synthèse de protéines dont le rôle est la protection, le maintien et la régulation des fonctions cellulaires.** Par exemple, la production de protéines chaperonnes « heat shock proteins HSPs » est induite aux fortes températures (Heckatorn et al., 1998 ; Queitsch et al., 2000). La cellule a également la faculté de faire évoluer sa composition membranaire afin d'adapter au mieux sa fluidité aux conditions thermiques : modification du niveau de saturation des lipides par l'action d'enzymes, de la longueur des chaînes hydrophobes du taux de stérol intra-membranaire (Quinn, 1981 ; Nishida et Murata, 1996). Une modification de la température peut également se traduire par un changement des rapports de concentrations ou de la répartition des signaux hormonaux (El Hassani et Persoons, 1994 ; Reymond, 2001). L'activation des voies de régulation biologique permet de maximiser l'efficacité des voies biochi-

miques dans les conditions environnementales fluctuantes (aussi bien transitoires que saisonnières) auxquelles la plante est soumise. On parle **d’acclimatation des voies métaboliques à la température** pour l’assimilation du carbone (Berry and Bjorkman, 1980; Hikosaka, 2006 ; Sage and Kubien, 2007; Way and Yamori, 2014; Yamori et al., 2014), pour la respiration (Noguchi et al., 2015) ou pour la transpiration (Yang et al., 2012). L’analyse de l’action de la température à l’échelle de l’organe est par conséquent très complexe de part l’ensemble des processus biochimiques impliqués et du fait des acclimations parfois observées. Les liens des processus à l’échelle moléculaire avec des processus plus intégrés à des niveaux d’organisation supérieurs ne sont aujourd’hui que très imparfaitement établis. L’étude de l’effet de la température au niveau biochimique ne sera pas abordée directement dans le cadre de la thèse. Le travail portera uniquement sur des niveaux d’organisation supérieurs auxquels ces effets se traduisent de façon indirecte.

c—Action indirecte via la demande évapo-transpiratoire

La température, via ses effets sur l’agitation moléculaire et la dilatation des gaz, affecte également le point de pression de vapeur saturante de l’air. Indirectement, à quantité de vapeur d’eau constante dans l’air, un accroissement de la température entraîne donc une augmentation du déficit de pression de vapeur (VPD). Ce dernier agit, via des effets hydrauliques, sur la conductance stomatique, les flux d’eau entre la plante et l’atmosphère ainsi que l’expansion des cellules et des tissus en croissance (e.g. Reymond, 2003 ; Rizhky et al., 2004). Bien qu’important, cet effet ne sera pas caractérisé dans la thèse (car nécessitant de croiser deux variables de l’environnement : température et humidité relative de l’air). Les réponses à la température étudiées le seront dans une gamme de VPD proche de la saturation de l’air en eau, n’induisant pas de réponse hydraulique (Hall et al., 1975 ; Hall et al., 1976).

B—Réponse des processus morphogénétiques

La morphogénèse est la mise en place de la structure et des surfaces d’échanges d’un végétal. Elle résulte d’une part du **développement** (ou organogénèse, qui représente une série d’événements discrets liés à la différenciation cellulaire, à l’initiation et à l’apparition de nouveaux organes au niveau des zones méristématiques) et d’autre part de la **croissance** (l’augmentation en taille, en volume et/ou en masse du végétal par divisions/croissances cellulaires). C’est la température des méristèmes (**température d’organe**) qui contrôle la morphogénèse (Allirand, 1998). La relation entre la température de la plante et celle de l’air résulte d’un **bilan d’énergie** à l’échelle de l’organe couplé au transfert de chaleur dans le sol (Guilioni et al., 2000). Pour une même température d’air, les températures perçues par les méristèmes apicaux de graminées (e.g. fétuque élevée) et de légumineuses (e.g. luzerne) sont différentes : elles sont principalement affectées par la **température de surface du sol chez les graminées (en phase végétative)** et par celle de l’air pour les légumineuses érigées comme la luzerne.

La température affecte le développement et la croissance des plantes de façon **continue non-linéaire, cumulative et irréversible** au travers du **fonctionnement des différents apex et méristèmes et de leurs coordinations** (Allirand, 1998). Concernant le développement, on peut noter que la phénologie des plantes est étroitement corrélée aux températures subies par la

culture, mais aussi par la photopériode (Ellis et al., 1986 ; Cookson et al., 2007). Les **rythmes d'initiation et d'apparition des feuilles** sont fortement liés à la température de l'apex (Blacklow, 1972 ; Tollenaar et al., 1979 ; Ong, 1983 ; Warrington et Kanemasu, 1983 ; Figure 11). L'**intensité de ramification aérienne** est également modulée par l'environnement thermique et lumineux. Chez la luzerne par exemple, elle augmente avec l'intensité de rayonnement et diminue avec la température (Sato, 1971). Son maximum n'est pas nécessairement atteint à l'optimum de température pour le développement de l'axe principal.

La croissance des organes résulte à la fois du **flux de cellules** produits par les méristèmes (lui-même dépendant de la durée du cycle mitotique et du nombre de cellule en prolifération) et de **leur croissance en dimension**. Ces deux processus sont affectés par la température (Delbos, 1983 ; Ben Haj Salah & Tardieu, 1995 ; Louarn et al. 2010) qui agit notamment sur la **durée du cycle mitotique** (Evans and Savage, 1959 ; Murin, 1966). La réponse à la température de la durée du cycle mitotique est minimale autour de la température optimale et augmente fortement aux températures extrêmes (Murin, 1966) tandis que la vitesse de croissance cellulaires suit une courbe en cloche asymétrique (Burholt & Van't Hof, 1971). La surface finale d'une feuille est fortement corrélée aux événements précoces de son développement à savoir, aux divisions cellulaires définissant son **nombre de cellules** et sa **vitesse maximale d'expansion** (taille de la zone de croissance, Atwell et al., 1999 ; Reymond, 2001 ; Cookson, 2005). Cookson (2005) a montré sur *Arabidopsis* que la surface foliaire finale reste peu ou pas corrélée aux événements plus tardifs tels que la **surface des cellules** ou la **durée d'expansion** de l'intégralité de la feuille. Il peut cependant exister des **compensations** entre ces processus précoces ou tardifs : un rallongement de la durée d'expansion peut, dans certains cas, permettre de compenser tout ou partie d'une réduction de vitesse d'expansion (Atwell et al., 1999 ; Cookson, 2005 ; Louarn et al. 2010). Ainsi, aux basses températures de croissance, une longue durée de croissance d'organes (telles que les feuilles, les tiges, les premiers organes issus de la graine etc.) permet de compenser la faible vitesse d'expansion si bien que la courbe d'impact de la température sur la surface foliaire est relativement lissée. Aux températures chaudes extrêmes, ces compensations ont néanmoins du mal à se réaliser : l'augmentation de la durée de croissance ne peut compenser la chute de la vitesse de croissance (Atwell et al., 1999).

C—Réponse des échanges gazeux : photosynthèse, respiration

a—L'assimilation du carbone

La température de feuille influe directement sur l'**activité de la Rubisco, des enzymes du cycle de Calvin** et de la chaîne de transport des électrons (Farquhar et al., 1980). Le modèle de Farquhar est un cadre d'analyse fréquemment utilisé pour intégrer et étudier les effets de ces voies biochimiques sur l'assimilation du carbone. Il permet, à partir de mesures d'échanges gazeux réalisées au niveau de la feuille, de caractériser des paramètres intégrateurs (vitesse maximale de carboxylation de la RUBISCO V_{cmx} , taux maximum de transport d'électrons J_{max} ou l'utilisation des trioses phosphates TPU, Farquhar et al., 1980). Une description complète des équations et paramètres est donnée en Annexe 1.1, Annexe 1.2 et Annexe 1.3 (Louarn et al. 2015). Le taux maximal du transport d'électrons (Yamasaki, et al., 2002; Raia-Silvia, et al., 2007)

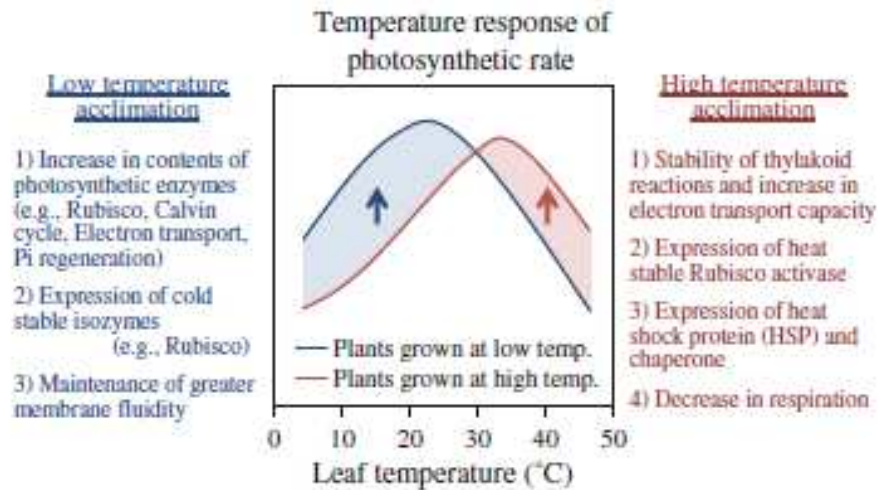


Figure 12—Schéma simplifié expliquant l'évolution de la courbe de réponse à la température (acclimatation) pour des végétaux s'étant développés à basses (bleu) ou hautes (rouge) températures de croissance. Des propositions des différents mécanismes impliqués dans l'acclimatation de l'assimilation du carbone sont proposées pour chaque niveau de température. Figure issue de [Yamori et al. \(2014\)](#).

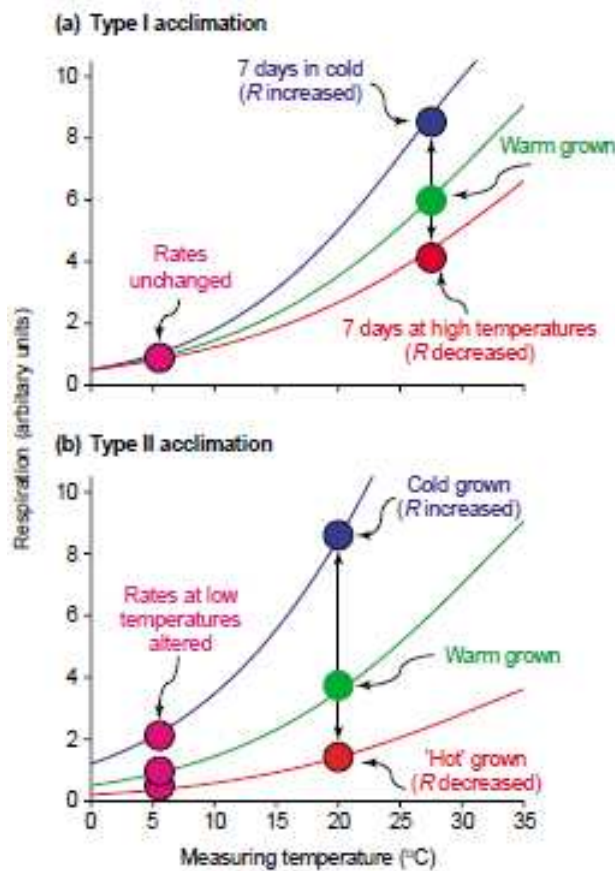


Figure 13—Illustration théorique des deux types d'acclimations de la respiration à la température de croissance foliaire proposées par [Atkin et Tjorlker \(2003\)](#) : a) le Type I avec une modification limitée de la réponse aux basses températures, b) le Type II avec un décalage de l'ensemble de la courbe de réponse.

est notamment sensible à la température à cause des changements de fluidité, de compositions et de structurations membranaires (Nishida et Murata, 1996 ; Stidham et al., 1982) et de l'activité du photosystème II (Yamasaki et al., 2002).

L'**acclimatation de la photosynthèse** à la température de croissance foliaire est notablement bien établie et rend l'étude de réponse sur des pas de temps courts plus complexe à intégrer à l'échelle d'un cycle de culture (Figure 12). Cette acclimatation se caractérise par une **évolution de la température optimale** de la photosynthèse en direction de la température de croissance de la feuille, d'une **relative homéostasie du taux maximum** de la photosynthèse (Cowling and Sage, 1998) et d'une **modification du ratio** entre $J_{\max}$ et $V_{\max}$ (Berry and Björkman, 1980; Leuning, 1997; Medlyn et al., 2002; Leuning, 2002). L'augmentation de la concentration enzymatique pour contrer la baisse de leur efficacité aux basses températures (Berry and Björkman, 1980; Antolin et al., 2005), la synthèse de protéines chaperonnes permettant de stabiliser la RUBISCO activase aux hautes températures (Salvucci and Crafts-Brandner, 2004; Hikosaka et al., 2006; Sage et al., 2008) ou la répartition de l'azote au sein de l'appareil photosynthétique (Onoda et al., 2005; Hikosaka et al., 2006; Yamori et al., 2010) sont trois moyens de réponse documentés contribuant à cette acclimatation.

b—La respiration

La respiration mitochondriale fait intervenir de nombreuses enzymes et membranes et est, tout comme la photosynthèse, soumise à des régulations biologiques à l'origine d'une **acclimatation** à la température de croissance (Atkin et al., 2000 ; Noguchi et al., 2015). Atkin et Tjoelker (2003) distinguent **deux types d'acclimations** (Figure 13) :

- le « Type I » (Figure 13a) : on observe une modification limitée de la courbe aux basses températures. La respiration est limitée par la disponibilité en substrat et en ADP lorsque la plante a poussé à de hautes températures (Covey-Crump, 2002).
- Le « Type 2 » (Figure 13b) : on observe un **décalage de l'ensemble de la courbe**. Les mécanismes d'acclimatation sont encore peu connus. Quelques hypothèses sont avancées comme un **changement dans la capacité respiratoire** au sein même d'une mitochondrie (Klikoff, 1966), par une densité plus importante de l'organite au sein de la cellule (Miroslavov et Kravkina, 1991) ou par une augmentation de l'activité de la voie respiratoire alternative due à une surexpression des Oxydase Alternative AOX (Vanlerberghe et McIntosh, 1992 ; Gonzalez-Meler et al., 1999).

Dans le contexte de changement climatique, l'acclimatation de la respiration à la température joue un important rôle de **rétroaction positive** (Atkin et Tjoelker, 2003) et doit être prise en compte dans l'**amélioration de la modélisation des flux de carbone** par les modèles cultureux.

D—Fixation symbiotique de l'azote chez les légumineuses

La fixation de l'azote atmosphérique est un processus essentiel aux légumineuses prairiales qui dépend de la température des nodules. Au travers de son contrôle sur l'**infection**, le **développement** et l'**activité des nodosités**, notamment l'activité de la **nitrogénase**, la tempé-

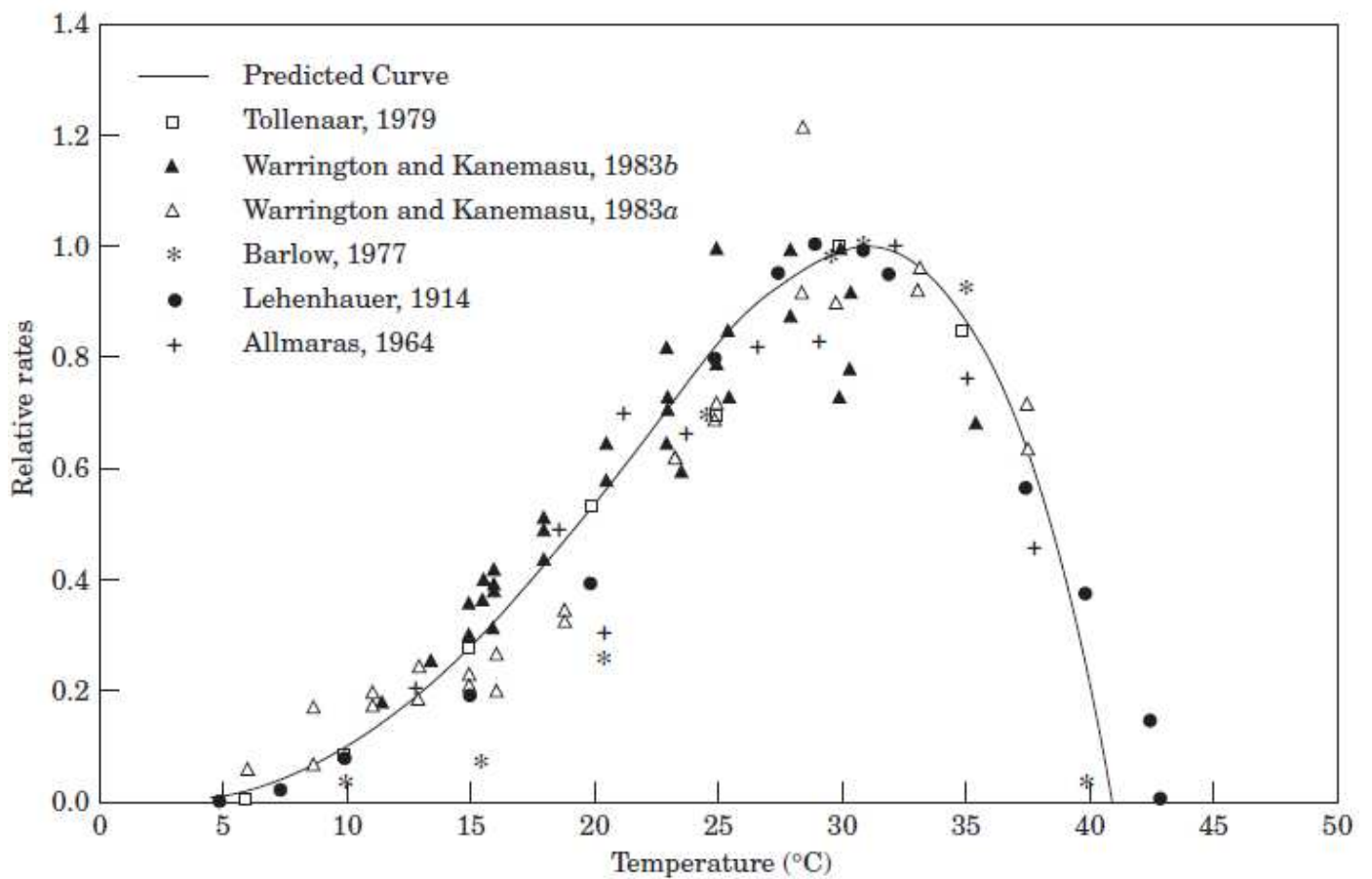


Figure 14—Réponse à la température de différents processus de croissance et de développement chez le maïs (*Zea Mays* L.) : vitesse d'apparition des feuilles (Tollenaar et al., 1979 ; Warrington et Kanemasu, 1983b), durée⁻¹ du développement entre le semis et la floraison (Warrington et Kanemasu, 1983a), vitesse d'élongation foliaire (Barlow, 1977), vitesse d'élongation du premier organe aérien issu du semis (Lehenbauer, 1914), production de matière sèche (Allmaras, 1964). Les processus sont normalisés. Ils suivent une unique courbe de réponse à la température (de type « bêta-dérivée ») matérialisée par le trait plein noir et caractérisée par trois températures cardinales : une température minimale (5°C), une température optimale (31.4°C) et une température maximale (41°C). Figure issue de Yan & Hunt (1999).

rature module fortement l'activité fixatrice (Roughley, 1970; Roughley & Dart, 1970 ; Waughman, 1977 ; Liu et al., 2011). La température minimale de fixation varie de 2 à 10°C suivant la provenance tropicale ou tempérée des espèces tandis que la température maximale se situe pour toutes les espèces entre 35 et 40°C. Une gamme de température optimale est également documentée chez certaines espèces (Liu et al., 2011 ; Dart and Day, 1971).

E—Forme générale des réponses

Chez l'ensemble des végétaux, et aussi bien pour les réactions biochimiques que pour des processus physiologiques intégrés, la réponse à la température est non-linéaire (Lehenbauer's, 1914 ; Yin et al., 1995). Elle est fréquemment caractérisée par **trois températures dites « cardinales »** : la température T_{min} en dessous de laquelle la vitesse du processus est nulle, la température T_{opt} pour laquelle le processus atteint sa vitesse maximale et la température T_{max} au-dessus de laquelle le processus s'arrête (Yin, et al., 1995; Yan & Hunt, 1999 ; Figure 14). Il existe une multitude de fonctions mathématiques permettant de représenter l'action de la température sur les différents processus biochimiques et physiologiques (Yan & Hunt, 1999 ; Chuine et al., 2013). Une étude bibliographique nous a permis de regrouper les principales fonctions utilisées en biologie végétale, entomologie (Kontodimas et al., 2004 ; Walgama & Zalucki, 2006) et microbiologie. L'ensemble des 23 courbes de réponses étudiées dans le cadre de la thèse sont détaillées en Annexe 2. Elles se distinguent par de nombreuses caractéristiques :

- de **natures mathématiques variées** : linéaires, polynomiales, exponentielles, sinusoïdales, dérivés de bêta entre autres.
- un **nombre de paramètres allant de 3 à 6** ayant une **signification biologique** ou étant simplement des paramètres de forme.
- pouvant prendre des **formes variées** afin de représenter une diversité importante de processus sur une large gamme de température.

L'ESSENTIEL

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) : sur l'assimilation, la respiration, la transpiration, la fixation azotée, la croissance et le développement. Dans un contexte d'évolution des conditions thermiques induite par le changement climatique, l'étude d'une large gamme de température sur les espèces prairiales (ayant reçues une moindre attention que les annuelles jusqu'à présent) apparaît comme cruciale pour comprendre et affiner les impacts du changement climatique.

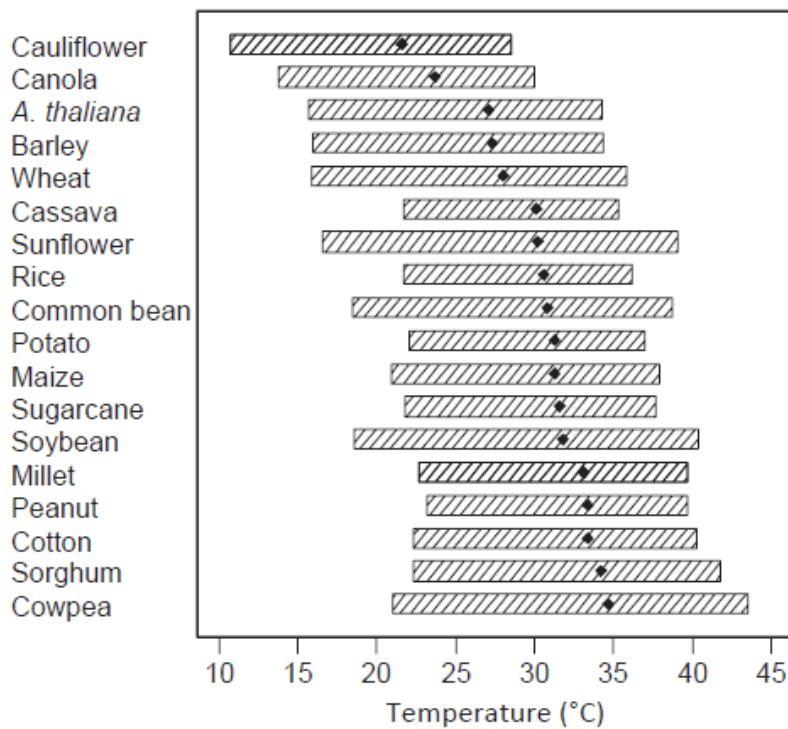


Figure 15—Illustration de la variabilité interspécifique observée à la suite de l'étude bibliographique de [Parent et Tardieu \(2012\)](#) pour 18 espèces d'origines climatiques contrastées. Les points noirs représentent la température optimale pour chaque espèce. La barre hachurée donne la gamme de température dans laquelle on observe au moins 50% de la vitesse de croissance/développement maximale.

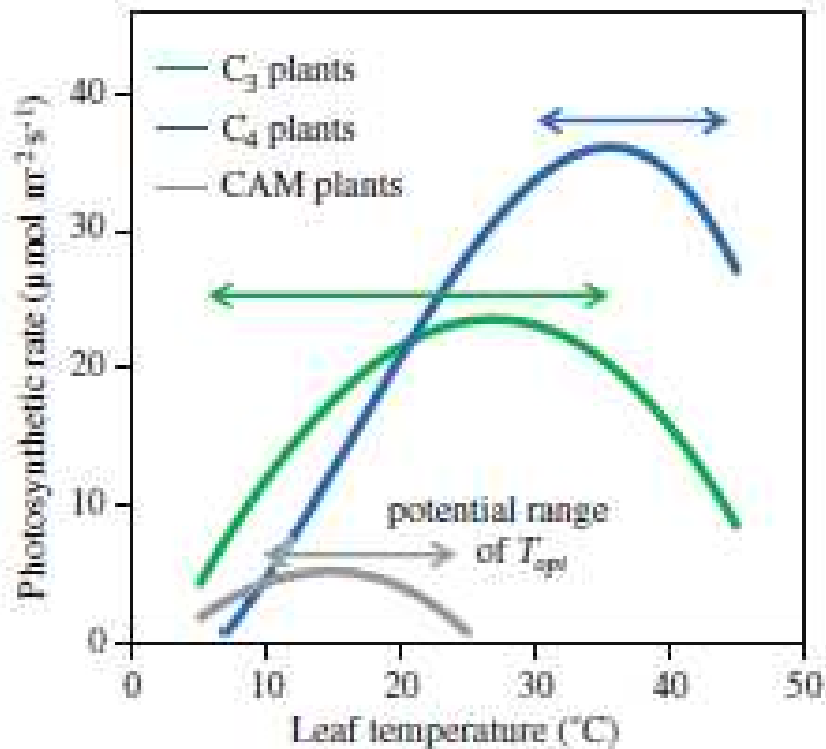


Figure 16—Illustration de la variabilité interspécifique de l'acclimation de l'assimilation du carbone observée entre les différents groupes C₃, C₄ et CAM suite à l'étude bibliographique de [Yamori et al. \(2014\)](#).

2—La variabilité intra- et interspécifique des réponses à la température

Une **forte variabilité interspécifique** de la réponse à la température est reportée aussi bien pour la croissance et le développement (Parent et Tardieu, 2012 ; Durr et al, 2015 ; Figure 15) que pour l'assimilation du carbone (Sage et Kubien, 2007 ; Yamori et al., 2014 ; Figure 16). Cette variabilité est généralement **corrélée au climat d'origine des espèces**. Les espèces provenant d'un climat froid, comme le colza (*Brassica napus* L.) et le chou-fleur (*Brassica oleracea*), ont par exemple des températures optimales de croissance et de développement relativement douces (23.1 ± 0.7 et $21.6 \pm 1.2^\circ\text{C}$). Celles adaptées à des climats plus chauds, comme le millet (*Pennisetum glaucum*), la cacahuète (*Arachis hypogaea*), le coton (*Gossypium*) ou le sorgho (*Sorghum bicolor*) ont des températures optimales plus élevées (de 32.4 ± 0.5 à $34.1 \pm 1.5^\circ\text{C}$) (Figure 15). Pour la luzerne et la fétuque élevée, les températures optimales reportées pour le développement sont respectivement d'environ 30°C (Moot et al., 2011) et $24-26^\circ\text{C}$ (Wolf et al., 1979). L'acclimatation de la photosynthèse est importante au sein des C_3 (Mooney, 1980; Bunce, 2000; Yamasaki et al., 2002; Hikosaka et al., 2006; Yamori et al., 2010; Yamori et al., 2014) et des différences ont été observées entre espèces d'origines climatiques différentes (Cunningham et Read, 2002 ; Yamori et al., 2010).

Les différences intra-spécifiques de réponse à la température sont moins renseignées, aussi bien pour la croissance ou le développement que pour les échanges gazeux. Quelques études ont montré des réponses similaires entre génotypes d'origines contrastées : la vitesse de germination chez le millet (Garcia-Huidobro et al., 1982), de divers légumineuses (Covell et al., 1985) et du pois chiche (Ellis et al., 1986), la durée de la germination à l'initiation florale chez *Vigna unguiculata* (Craufurd et al., 1996) et la vitesse d'apparition des feuilles chez le sorgho (Craufurd et al., 1998). Ces résultats sont cependant obtenus sur une étroite gamme de température, généralement sous-optimale, après ajustement de droites linéaires ou bilinéaires. Plus récemment, Parent et Tardieu (2012) ont généralisé ce résultat en montrant une faible variabilité génétique entre lignées pour trois cultures annuelles (maïs, blé et riz ; Figure 17) d'origines climatiques contrastées, ayant subi une forte pression sélective et sur une large gamme de température. Cette unicité de la réponse à la température pourrait être une des conséquences de l'**uniformisation due à la sélection variétale** (Parent et Tardieu, 2012). L'unicité de la courbe de réponse à la température entre génotypes ne confirme cependant pas l'hypothèse émise par Cooper (1964) pour les espèces fourragères, s'appuyant sur des différences de réponses à la température pour expliquer les **différences en terme de production saisonnières** de génotypes d'origine méditerranéenne et tempérée (Cooper, 1964; Robson and Jewis, 1968; Nelson et al., 1978; Volaire and Norton, 2006; Norton et al., 2006 ; Gastal et al., 2015 ; Figure 10). Concernant la photosynthèse, quelques études ont corrélié le potentiel d'acclimatation de la photosynthèse de divers écotypes d'origines climatiques ou à l'altitude d'origines variés (Bjorkman et al., 1975 ; Percy, 1977 ; Mooney, 1980 ; Ishikawa et al., 2007). Cependant, ces résultats ne sont pas généralisés à l'ensemble des espèces (Gunderson et al., 2010).

Aucune étude n'a d'ailleurs encore réellement caractérisé la réponse à la température de la croissance, du développement et de la photosynthèse de la fétuque élevée ou de la luzerne, es-

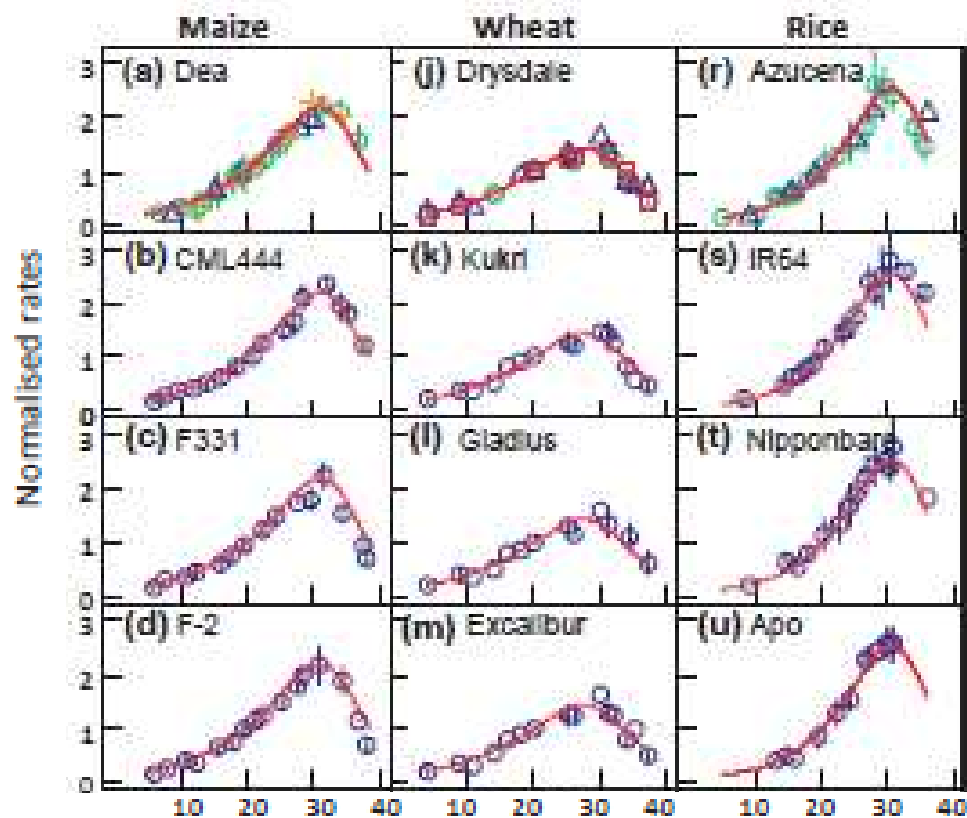


Figure 17—Illustration de la faible variabilité intra-spécifique observée par [Parent et Tardieu \(2012\)](#) à l'issue de travaux menés sur le maïs (a, b, c et d), le blé (j, k, l et m) et le riz (r, s, t et u) sur une large gamme de température. Les processus sont normalisés par leur valeur respective à 20°C. Chaque couleur est représentative d'un processus étudié (a, j et r). Le cercle bleu représente une moyenne de l'ensemble des processus étudiés (b, c, d, k, l, m, s, t et u). Un modèle de type « exponentiel » dérivé de l'équation d'Arrhenius en commun à tous les processus est représenté pour chaque lignée par une ligne rouge.

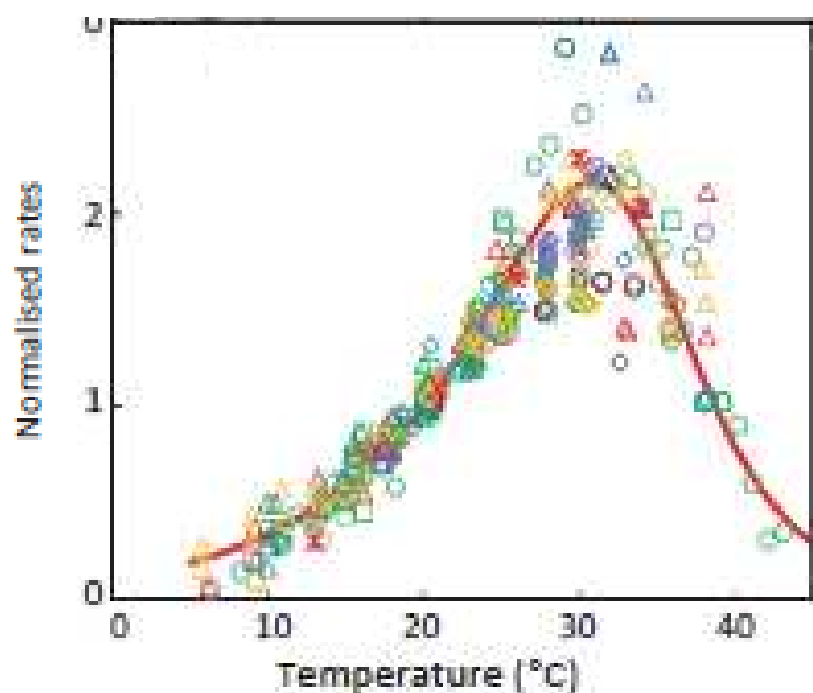


Figure 18—Illustration de la faible variabilité de la réponse à la température entre processus observée par [Parent et Tardieu \(2012\)](#) à l'issue d'une étude bibliographique sur des travaux menés sur le maïs (*Zea mays*). Les cercles représentent les processus de croissance ; les triangles le développement foliaire ; les losanges les durées entre les différents stades ; les carrés les processus de germination et d'émergence, les étoiles les divisions cellulaires. Chaque couleur caractérise une étude. Un modèle de type « exponentiel » dérivé de l'équation d'Arrhenius en commun à tous les processus est représenté par une ligne rouge. Les processus sont normalisés par leur valeur respective à 20°C.

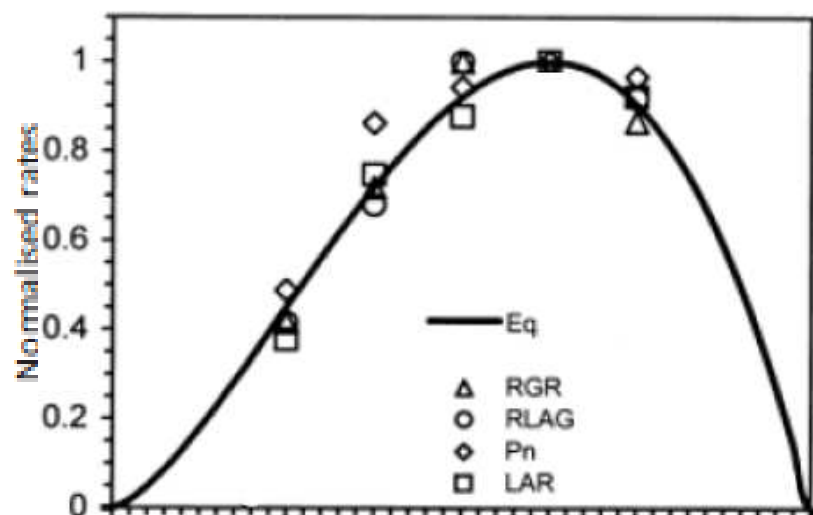


Figure 19—Illustration de la faible variabilité de la réponse à la température entre processus observée par [Streck \(2003\)](#) à l'issue de travaux expérimentaux en chambre de culture menés sur le kiwi (*Actinidia deliciosa*). RGR = Vitesse relative de croissance foliaire en dimension ; RLAG = Vitesse relative de croissance foliaire en surface ; Pn = Assimilation nette ; LAR = développement foliaire. Les processus sont normalisés par leur valeur respective à 25°C. Une fonction unique de type « beta » a été ajustée à l'ensemble des données (trait noir plein).

pèces ayant subies une moindre pression sélective, sur une large gamme de température en conditions hydriques non limitantes pour des génotypes d'origines contrastées. Dans un contexte de changement climatique, il est souhaitable de mieux caractériser le rôle de la température dans les stratégies d'évitement aux conditions estivales mises en place par certaines herbacées pérennes d'origines méditerranéennes.

3—Une coordination apparente des réponses à la température aux niveaux d'organisation plus intégrés ?

A la suite d'une étude bibliographique sur l'impact de la température sur le maïs impliquant le développement foliaire, la phénologie, la croissance foliaire, la germination et la production de matière sèche, Yan et Hunt (1999) remarquent que les températures optimales et maximales des différents processus sont relativement proches (Figure 14). Ils proposent ainsi **une unique courbe de réponse à la température** pour l'ensemble de ces processus. Parent et Tardieu (2012) généralisent ce résultat en représentant l'effet de la température sur un grand nombre des **processus élémentaires** de croissance et de développement en utilisant une fonction unique pour chacune des 18 espèces étudiées (exemple du blé, du riz et du maïs ; Figure 17 et Figure 18). Ils suggèrent une coordination de la réponse des différents processus. Cette **coordination de la réponse à la température** est une hypothèse récurrente (Warrington and Kanemasu, 1983a,b ; Hay et Kirby, 1991 ; Ben Haj Salah, 1995 ; Streck 2003 ; Padilla, 2005 ; Penfield, 2008 ; Parent et al., 2010 ; Parent and Tardieu, 2012 ; Figure 19) et qui suggère un **possible contrôle génétique en commun** entre processus élémentaires de croissance et de développement (Cookson, 2005 ; Penfield, 2008 ; Parent et Tardieu, 2010). Cependant, cette réponse unique entre processus n'est pas toujours confirmée expérimentalement. Des différences de sensibilité à la température ont été soulignées par plusieurs études :

- entre **différents processus pour un même, ou pour divers, stade(s) de développement**. Yin and Kropff (1995) montrent que, pour 12 cultivars de riz, l'optimum de température du développement foliaire est systématiquement supérieur à celui du développement des fleurs. De même chez le blé, Porter and Gawith (1999) reportent des températures sensiblement différentes pour les minimums et optimums de différents processus végétatifs, dont l'allongement des tiges. Chez de nombreuses annuelles, durant la phase reproductive, la mise en place des organes reproducteurs et le remplissage des grains sont plus sensibles aux hautes températures que les processus du stade végétatif (Teixeira et al., 2013 ; Challinor et al., 2005 ; Deryng et al. 2014 ; Rezaei et al., 2015 ; Webber et al., 2015).
- pour **un même processus à divers stades de développement**. Des différences saisonnières de réponse à la température ont été reportées pour la croissance foliaire chez *Lolium perenne* cv. (Peacock, 1975 ; Parsons and Robson, 1980) et chez la fétuque élevée (Gastal et al., 1992 ; Figure 20). Deux relations distinctes entre la croissance foliaire et la température ont été obtenues ; l'une pour la croissance végétative et l'autre pour la croissance en période reproductive. La transition a été corrélée à **une modification du statut morphogénétique de l'apex** durant les stades précoces de l'induction florale (Parsons and Robson, 1980 ; Wang and Engel, 1998).

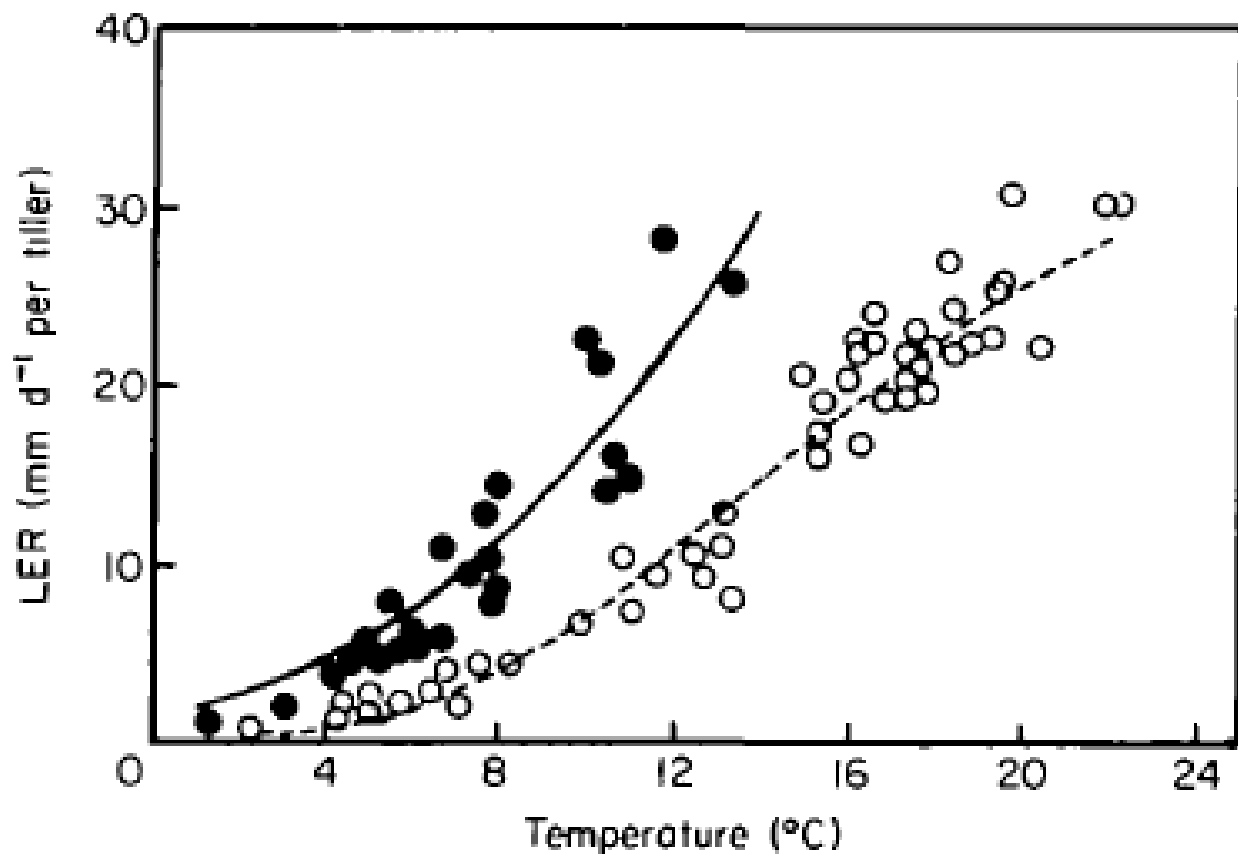


Figure 20—Vitesse de croissance foliaire de fétuque élevée (*LER* pour leaf expansion rate, mm.j⁻¹ par talle) suivant la température moyenne journalière à fertilisation optimale pour des expérimentations en champs à Lusignan. Les cercles noirs renseignent les données obtenues entre le 1^{er} février et fin avril. Les cercles blancs renseignent les données obtenues entre juin et janvier (année $n+1$). Deux modèles distincts sont ajustés suivant les périodes de mesure. Figure issue de [Gastal et al. \(1992\)](#).

L'ESSENTIEL

L'existence d'une variabilité intra-spécifique limitée de la réponse à la température pour les variétés d'espèces cultivées annuelles ayant subi une forte pression sélective est largement partagée. Ces résultats sont-ils **extrapolables aux espèces herbacées pérennes**, ayant une aire de répartition géographique souvent plus vaste, et devant s'adapter localement à des variations de températures tout au long de l'année ? L'hypothèse d'une différence de réponse à la température intra-spécifique pour expliquer les variations saisonnières de production entre cultivars reste à vérifier. De même, l'hypothèse d'une réponse coordonnée des différents processus est contre intuitive (étant donné la diversité des réponses reportées au niveau moléculaire) et débattue. Pour quels processus (partageant un déterminisme commun ?) et pour quelle gamme de température cela est-il valable ?

III — Introduction de la réponse à la température dans les modèles

1—Démarche de modélisation en agronomie

A—Les définitions, le concept, la nécessité et l'utilisation des modèles de simulation

Les cultures et les prairies sont des écosystèmes cultivés, lieu de nombreux **éléments en interactions** (pédo-climat, composantes biologiques, interventions culturales). Il est difficile de les appréhender uniquement par le biais de l'expérimentation. La modélisation représente un moyen d'intégrer à la fois les interactions entre l'environnement de la culture, les techniques agricoles (irrigation, fertilisation etc.), le cycle de développement de chaque espèce et leurs interactions en culture associée. Les différentes définitions d'un modèle ont en commun l'idée de **représentations simplifiées de la réalité** utilisées pour répondre à une ou des question(s) sur le réel : « *Un modèle peut se définir comme une représentation simplifiée et idéaliste de la réalité, construite sur la base d'un ensemble ordonné d'hypothèse relatives à un phénomène observable et mesurable, et ayant pour but de reproduire au mieux le comportement du système réel étudié, en fonction de la problématique posée et des objectifs des modélisateurs* » - définition adaptée de [Coquillard et Hill \(1997\)](#). Un modèle de simulation de culture résulte de l'intégration d'un ensemble de modèles mathématiques et conceptuels. Ils ont généralement un but utilitariste de **prédiction** (e.g. prédiction du rendement, évolution d'une maladie etc.) ou de **compréhension** du fonctionnement du système.

B—Un complément à l'expérimentation, et non une alternative

Un modèle de simulation de culture offre plusieurs avantages vis-à-vis de l'expérimentation : il est possible de modifier ses variables d'entrées (e.g. climat) et son paramétrage (espèce, conduite) et ainsi de contrôler l'environnement de simulation. De fait, **la simulation peut souvent fournir une information que l'expérimentation seule n'aurait pas pu offrir, parce que contrainte par le temps et les ressources nécessaires et des variables non-contrôlées du système** (e.g. climat). Par conséquent, la modélisation est une alternative indispensable dans l'étude des impacts du changement climatique. Cependant, l'élaboration d'un modèle dépend de la connaissance du système étudié et des données expérimentales à disposition. Son utilisation ne peut dépasser le cadre qui a permis son élaboration, sa calibration et sa validation. La majorité des expérimentations qui ont permis de renseigner les modèles de culture ont été effectuées sous une gamme restreinte de condition thermique, correspondant aux conditions climatiques actuelles (5-30°C de température moyenne journalière). Les études d'impacts du changement climatique simulent de nouvelles conditions qui **sortent généralement du domaine d'élaboration des modèles**, amenant à se questionner de nouveau sur les formalismes choisis pour rendre compte des effets du milieu en général, et de la température en particulier.

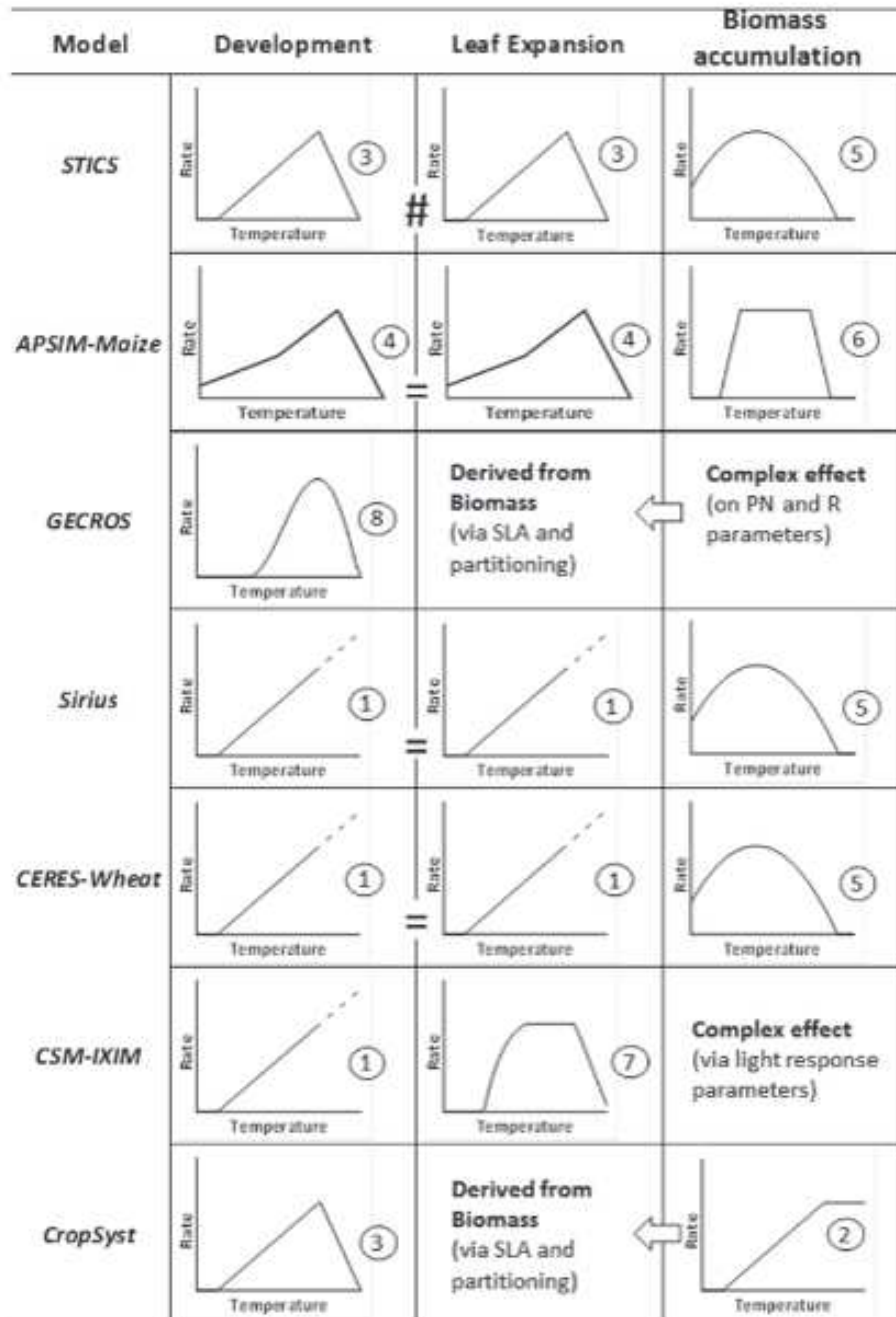


Figure 21—Formalismes de réponse à la température du développement, de la croissance foliaire et de l'accumulation de biomasse pour différents modèles du culture à la suite de l'étude bibliographique de [Parent et Tardieu \(2014\)](#). Différents formalismes mathématiques simplifiés sont représentés : 1) des fonctions linéaires simples, 2) des fonctions bilinéaires à plateau, 3) des fonctions bilinéaires, 4) des fonctions tri-linéaires, 5) des fonctions hyperboliques, 6) des fonctions trapézoïdes, 7) des fonctions de type « bêta dérivées ».

2—Représentation des effets de la température dans les modèles de culture

La température est une variable d'entrée majeure pour la modélisation des cultures. Son rôle dans les modèles est double : elle prend le rôle d'une **variable « pilote » au travers du concept de « températures efficaces »** ou d'une **variable de « stress » venant moduler une fonction potentielle indépendante de la température** (Brisson et Levrault, 2010 ; Parent et Tardieu, 2014). Certains modèles intègrent également des formalismes pour tenir compte de l'acclimatation des réponses à la température de certains processus à la température de croissance (GEMINI, Maire, 2009).

A—Principales réponses considérées

a—Généralités

Lors de son implantation dans les modèles, l'action de la température sur les différents processus est représentée par des formalismes mathématiques généralement **simplifiés** (Parent et Tardieu, 2014 ; Figure 21). Les modèles **linéaires ou bilinéaires** sont les plus répandus (STICS, APSIM, Sirius, CERES, CSM-IXIM, CropSyst etc.). Ils représentent bien l'action de la température dans la gamme de température représentative des températures moyennes journalières observées en climat actuel et sur laquelle les efforts expérimentaux se sont concentrés (Garcia-Huidobro et al., 1982; Covell et al., 1986; Ellis et al., 1986; Gastal et al., 1992 ; Luo, 2011). En dehors de cette gamme, **l'action de la température est souvent extrapolée**.

Une grande diversité dans les types de réponses associées à chaque processus, et dans la prise en compte de l'interdépendance des réponses entre processus, existe entre les modèles. De manière générale, des réponses à la température sont associées au développement, à la croissance et au processus régissant l'assimilation du carbone. La fixation symbiotique est également sensible à la température chez les légumineuses.

b—La température comme variable pilote : le concept de « temps température efficace »

Les « températures efficaces » (ou « temps thermique », températures pour lesquelles la vitesse d'un processus considéré est non nulle ; introduit par Réaumur en 1735 ; Wang, 1960 ; Gallagher, 1979) permettent de rendre compte des effets instantanés horaires ou journaliers (croissance d'un organe, etc.) sur l'avancée des stades phénologique et le développement (mise en place de nouveaux organes etc.) des cultures. La température de « base » est un paramètre caractérisant la température minimale de développement fréquemment utilisé. Les **effets cumulatifs sont déterminés par intégration des effets instantanés/journaliers**. Cependant, la précision de la représentation de l'effet cumulatif dépend de la précision des effets instantanés de la température. En introduisant un effet de cumul, le concept de « temps thermique » donne d'autant plus de poids au choix de la fonction de réponse à la température, particulièrement dans les zones non linéaires de réponse.

La température de base est par exemple déterminée par **extrapolation linéaire** (Bonhomme, 2000). La valeur de ce paramètre est cependant dépendante **de la gamme de température couverte par les expérimentations** (Ritchie et Nesmith, 1991 ; Parent et Tardieu, 2014). Cela lui confère une certaine variabilité (Craufurd et al., 1998) qui peut être considérée comme une **source d'incertitude pour les études d'impacts** (Ritchie et Nesmith, 1991).

Par extension, les effets non stressants de la température sur la vitesse de croissance et l'expansion en dimension des tissus sont souvent représentés par des formalismes de réponse très similaires à ceux du développement. Dans certains cas, des paramétrages identiques valident implicitement l'hypothèse de coordination des réponses à la température évoquée en section II-3 (Brisson et al., 2008).

c—Effets de la température sur l'acquisition du carbone

Les modèles existants se distinguent grandement dans leur façon de rendre compte de la photosynthèse et la respiration. A une approche intégrée, considérant l'acquisition du carbone globalement (bilan net) et directement à l'échelle du couvert au travers d'une efficacité de conversion du rayonnement intercepté (concept de RUE, dans STICS, APSIM ou CropSyst) s'oppose une vision plus mécaniste basée sur le modèle biochimique de Farquhar et intégrant dans l'espace et dans le temps d'un modèle de photosynthèse foliaire instantané (PaSim, Riedo et al. 1998). Les deux approches considèrent les effets de la température de façon drastiquement différentes : dans le premier cas, une **large indépendance vis-à-vis des effets de la température** est supposée, donnant lieu à un plateau de « non réponse » sur une gamme de température significative. A l'inverse, pour les modèles foliaires, les réponses considérées sont fortement non-linéaires et particulièrement importantes à paramétrer correctement (Bernacchi et al., 2001).

d—Prises en compte des stress thermiques

La température peut aussi intervenir, au même titre que les stress hydrique ou azoté, au travers de **fonction normalisées de stress (effets normés entre 0 et 1)** agissant à partir de températures seuils. Le stress thermique modifie ainsi la vitesse potentielle d'un processus physiologique prise comme indépendante de la température. C'est le cas dans de nombreux modèles (STICS, APSIM, Sirius, CERES etc.) pour la réponse de la R.U.E. (Parent et Tardieu, 2014 ; Figure 21).

Lorsque la température est utilisée comme une variable de stress, se pose le problème des interactions avec les autres indices de stress, et en particulier le stress hydrique. Dans certains cas, l'interaction de stress thermique est prise en compte au travers du principe des facteurs limitants (c'est le plus sévère des stress qui joue) tandis que dans d'autres elles sont ignorées, les stress agissant indépendamment les uns des autres (les indices de stress sont dans ce cas multipliés). Ce dernier cas de figure est le plus général dans les modèles de culture (Atkinson et Urwin, 2012). Cependant, de plus en plus d'auteurs suggèrent que **l'effet d'une combinaison de stress peut être non-additive** (Rizhsky et al., 2004 ; Mittler et Blumwald, 2010) notamment dans un contexte de changement climatique où de nouvelles combinaisons de stress biotiques

ou abiotiques sont susceptibles de se produire.

B—Intégration spatiale et temporelle des effets de la température

a—Intégration spatiale

Les extremums journaliers (température minimale et maximale de l'air) sont les variables d'entrée les plus communément renseignées dans les modèles de simulation de culture. Une grande diversité d'approches existe en revanche pour traduire leur action sur la croissance, le développement et l'assimilation du carbone ou de l'azote (Webber et al., 2015). Au plus simple, la température de l'air peut être supposée égale à la température d'apex, de feuille voire de racine. De façon plus réaliste, les températures de surface (feuille, sol) peuvent être recalculées au moyen de bilans d'énergie empiriques ou plus mécanistes intégrant le rayonnement incident, le vent (effet advection au niveau de la feuille) ou l'état hydrique de la plante (Monteith and Unsworth, 1990 ; Webber et al., 2015). Selon les conditions microclimatiques de la culture, la température d'organe peut en effet être très différente de la température de l'air. Lorsque le sol est humide, la température de culture peut être inférieure de plusieurs degrés à celle de l'air. Au contraire, lorsque le sol est sec, la température de la canopée peut être supérieure de plusieurs degrés à celle de l'air du fait d'une baisse de la transpiration associée à la fermeture des stomates (Clawson et al., 1989 and Wall et al., 2006). L'utilisation de températures d'organe s'est avérée plus efficace pour simuler le rendement de culture annuelles, notamment lors de la période de floraison sensible au stress thermique (Siebert et al., 2014 ; Rezaei et al., 2015). Dans le sol, des modèles de transfert de chaleur peuvent aussi permettre de simuler la variation de température avec la profondeur (Luo et al., 1992 ; Sandor et Fodor, 2012).

b — Intégration temporelle

La température moyenne journalière, en tant que moyenne arithmétique de la température minimale et maximale journalière, est la variable la plus communément utilisée afin de calculer un indice de développement et de croissance journalier. Cette intégration sur l'ensemble de la journée suppose cependant que i) l'effet de la température est linéaire sur la gamme de température balayée entre la température minimale et la température maximale de la journée et ii) qu'aucune température horaire n'est inférieure à la température minimale ou n'excède l'optimum de la culture (Ritchie et Nesmith, 1991). Dès lors que la température maximale journalière dépasse l'optimum, cette approximation masque l'effet non linéaire de la température, notamment marqué par une chute du cumul des degrés-jours efficaces aux températures supra-optimales (Porter et Semenov, 2005 ; Southworth et al., 2000). Pour certains modèles, la température moyenne journalière peut être décomposée en température horaire (e.g. pour certains modules de photosynthèse et transpiration etc.). Dans le modèle STICS, l'interpolation linéaire des températures horaires à partir des extremums du jour j et $j-1$ est uniquement utilisée pour la détermination du « débourrement » des espèces pérennes ligneuses (Brisson et al., 1998).

Outre l'intégration « court terme » des effets journaliers, l'intégration d'une acclimatation « long terme » de la température de croissance fait parfois l'objet de choix de formalismes parti-

culiers, ou se trouve implicitement considérée dans les hypothèses faites par le modèle. Le cas de l'acclimation de la photosynthèse en est une illustration. Les modèles « couvert » basés sur une RUE indépendante de la température, **font implicitement l'hypothèse d'une forte acclimation de la photosynthèse à la température de croissance** (i.e. la photosynthèse nette du couvert est supposée toujours proche de son optimum sur le plateau de non-réponse, s'acclimatant aux conditions moyennes de croissance indépendamment des fluctuations court terme de température). À l'inverse, les modèles foliaires renseignent des réponses « court-termes » non linéaires de façon précises, mais **supposent des acclimations faibles** (e.g. [Bernacchi et al. 2001](#) propose une calibration générique des réponses à la température du modèle de Farquhar). Les effets d'acclimation, lorsqu'ils sont pris en compte dans ces modèles, doivent l'être au moyen de réponses supplémentaires quantifiant les effets de la température de croissance (moyennée sur plusieurs jours) sur les modifications de réponse instantanée de la photosynthèse (e.g. GEMINI ; [Maire, 2009](#)).

3—STICS comme un modèle générique de prairie temporaire

Le modèle STICS (Simulateur mulTIdisciplinaire pour les Cultures Standard, [Brisson et al. 1998](#)) est un modèle de culture simulant le fonctionnement du système sol-plante-atmosphère à **pas de temps journalier**. En considérant des processus en commun à de nombreuses cultures, le modèle STICS est **générique**. Il offre notamment vis-à-vis des espèces prairiales :

- Un paramétrage pour différentes espèces prairiales, graminées (fétuque élevée, ray-grass) et légumineuses (luzerne), en culture pure.
- La possibilité de simuler des couverts multi-espèces, associant dynamiquement graminées et légumineuses (module de culture associées généralement non disponible dans les modèles de prairie)
- La possibilité d'insérer les prairies temporaires dans des rotations et d'analyser leur impact sur le système de culture
- Une expérience déjà éprouvée pour les études d'impact du changement climatique, notamment dans le cadre du projet CLIMATOR ([Brisson et Levrault, 2010](#)).
- Des formalismes de réponses à la température globalement représentatifs de ceux les plus fréquemment rencontrés dans les modèles de culture

Pour l'ensemble de ces raisons, et au regard de l'expérience de l'URP3F dans l'utilisation de ce modèle, le modèle STICS a donc été utilisé dans le cadre de cette thèse comme un outil adapté à nos questions de recherche.

L'ESSENTIEL

Les modèles de culture sont de plus en plus utilisés en tant qu'outils d'évaluation et de prédiction de l'impact du changement climatique. Telle que représentée dans les modèles, une diversité de formalismes existe pour en rendre compte, présentant un domaine de validité plus ou moins large et distinguant plus ou moins finement les processus physiologiques, les zones et pas de temps des effets de la température selon les modèles. Les études d'impact du changement climatique simulent de nouvelles conditions qui sortent généralement du domaine d'élaboration des modèles, remettant ainsi en question les formalismes choisis pour rendre compte des effets de la température. L'augmentation progressive de l'occurrence des températures caniculaires et les changements de phénologie engendrés par le changement climatique nous amènent donc à devoir préciser la façon de considérer la température dans les modèles existants, et notamment : i) les effets de la non-linéarité de la réponse à la température sur les événements cumulatifs et les effets de seuils en réponse aux stress thermiques, ii) l'importance ou non de considérer la possibilité d'acclimatation de certaines voies métaboliques, iii) la prise en compte d'éventuelles différences de paramétrage entre génotypes/processus. L'impact d'une modification de ces formalismes sur les projections de rendement prairiaux en climat futurs reste à quantifier.



Multiplcs coups de foudre sous cellule jeune.

Mansle, Charente, 22 août 2015

O

bjectifs & démarches



I — Objectifs de la thèse

A la suite du chapitre 1, un état de l'art a été dressé. Plusieurs questions restent cependant à approfondir. Dans ce contexte, les objectifs de la thèse sont doubles. Il s'agit :

1) D'approfondir la compréhension de la réponse de deux herbacées pérennes (luzerne et fétuque élevée) à une large gamme de température de croissance, notamment en ce qui concerne :

- La réponse des processus de croissance et de développement à la température en phase végétative : Dans quelles mesures différents processus partagent-ils une même réponse pour un géotype donné (réponses coordonnées) ? Quelles en sont les conséquences en termes de phénotypage (utilisation des phases précoces de croissance), de paramétrage des modèles et de leurs projections ?
- L'acclimation des réponses de la photosynthèse à la température de croissance : Quelle importance revêt cette acclimation pour ces espèces herbacées dont la croissance s'étale sur toute l'année et qui sont cultivées sur de larges zones géographiques ? L'acclimation des réponses est-elle totale (i.e. optimum de température systématiquement proche de la température de croissance) ou partielle (limitée à certaine gamme de température et/ou associée à des réductions de photosynthèse maximale) ?
- La variabilité inter- et intra-spécifique des réponses à la température : En quoi diffèrent les réponses des deux groupes fonctionnels principaux des prairies semées : graminées et légumineuses (représentés respectivement par la fétuque élevée et la luzerne) ? Existe-t-il au sein de chacune de ces espèces une variabilité génétique associées au processus de croissance et à l'acclimation qui puisse être exploitée par la sélection pour adapter les variétés à des climats futurs ?

2) D'évaluer l'importance de la modification des formalismes de réponse à la température du modèle STICS sur la prédiction de production prairiale suivant un gradient de conditions caractéristiques de scénarios climatiques actuels et futurs. Ceci s'est fait au travers de :

- L'évaluation de la sensibilité du modèle STICS au paramétrage des fonctions de réponse à la température dans le but d'une hiérarchisation des réponses et des paramètres pour leur impact sur les prédictions du modèle : Quel hiérarchie donner aux paramètres de réponse à la température ? Comment la sensibilité de ces paramètres évolue face à un changement des conditions thermiques ?
- La quantification de l'impact d'une modification des formalismes de réponse à la température sensibles dans le modèle STICS : Quel(s) impact(s) ont des modifications de formalisme des réponses (non linéaires versus linéaires) et/ou du pas de temps d'intégrations des effets (journaliers versus horaires) sur les prédictions de rendement de monocultures de luzerne et de fétuques en climat actuel ou futur ?

II — Démarche

Chapitres 1 et 2 : Dans un premier volet, reposant sur des expérimentations en conditions contrôlées à 8 niveaux de température (5 à 40°C, température stabilisée, VPD non limitant pour la croissance), j'ai cherché à répondre à la première série d'objectifs portant sur la compréhension des réponses. Cela a permis d'investiguer les effets de la température de croissance sur le développement (vitesse d'apparition des feuilles), la croissance (allongement de feuille, de tige et des entre-nœuds) et la photosynthèse des deux espèces étudiées pour des plantes mûres en phase végétative. Pour chaque espèce, 6 génotypes/cultivars d'origines géographiques contrastées (tempéré/méditerranéen) étaient suivis. Ces réponses de plantes mûres ont été confrontées aux résultats en phase précoce de croissance (croissance racine et coléoptile) issus de la thèse antérieure de [Ahmed \(2015\)](#).

Chapitres 3 et 4 : Dans un second volet, l'utilisation du modèle de culture générique STICS a permis, en partant des paramétrages existants pour la luzerne et à la fétuque élevée, d'évaluer l'impact de modification de formalismes de réponse à la température. Un premier travail (chapitre 3) a consisté à conduire une étude de sensibilité du modèle en son état actuel (V 8.41) au paramétrage des fonctions de réponse à la température (développement, croissance en surface, croissance en biomasse, fixation) pour différents scénarios climatiques (zone tempérée/méditerranéennes ; climat actuel/futur 1970-2000/2070-2100). A la suite de cette analyse, et sur la base des résultats du volet expérimental, la modification de formalismes de réponse à la température du modèle a été évaluée (chapitre 4).



Multiples coups de foudre ramifiés au soleil couchant sous cellule isolée

I.N.R.A. , Lusignan, Vienne, 17 septembre 2014

C

hapitre 2

Relationship between seedling and mature plant developmental responses to temperature in contrasting genotypes from two perennial forage species





Arcus naissant éclairé par une décharge inter-nuageuse
I.N.R.A., Lusignan, Vienne, 17 septembre 2014

Sommaire

I—Abstract	25
II—Introduction	26
III—Materials and methods	28
1—Plant material	28
2—Seedling growth experiments	28
3—Mature plant experiments	29
4—Determination of growth and leaf appearance rates	29
5—Determination of temperature dependencies	30
6—Model fitting	30
7—Comparison of temperature dependencies	31
8—Impact of model selection on the calculation of temperature-compensated time	31
IV—Results	32
1—Effect of organ temperature on the kinetics of shoot development and organ growth	32
2—Effects of temperature and genotype on the rates of shoot development and organ growth	32
3—Effects of temperature and genotype on normalized temperature dependencies	33
4—Comparison of normalized temperature dependencies during early growth and during the vegetative phase in mature plants	33
V—Discussion	34
1—Evidence for an intra-specific variability of temperature dependencies is limited	34
2—Some developmental processes display singular temperature dependencies	35
3—Consequences for meta-analyses and modelling	36

I — Abstract

Developmental responses to temperature are critical to yield formation in crops and perennial grassland species. However, their characterisation over a broad range of temperatures relevant to climate change studies has been limited in this latter group of species. The present study sought to determine the non-linear developmental responses of two major grassland species, tall fescue and alfalfa, and to assess i) whether a coordinated response occurred between different developmental processes, and ii) if significant variations existed between the responses of contrasting genotypes. Two series of experiments were carried out under controlled conditions (stabilized temperatures between 5°C and 40°C) using seedlings and mature plants. Different growth and developmental processes were characterized, including shoot development and the growth of radicle, leaf and stem. Once normalized, the temperature dependencies of the different processes displayed no significant variability between temperate and Mediterranean materials. On the other hand, not all developmental processes within a genotype presented a coordinated response to temperature. Significant departures from the response of shoot development in mature plants were observed regarding several processes. Differences were particularly marked relative to hypocotyl, node and stem elongation responses. Seedling growth response, on the other hand, proved to be a good proxy for mature shoot development. Overall, when using the different temperature dependencies to estimate cumulative temperature-compensated time, significant bias was observed when considering stem elongation by comparison with other processes. The consequences to improve forage crop models, and for meta-analyses often used to calibrate them, are discussed.

Key words: development, growth, genetic variability, temperature, alfalfa (*Medicago sativa* L.), tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.), phenotyping.

II — Introduction

Temperature is one of the most important environmental factors involved in the control of plant growth and development (Ritchie and NeSmith, 1991). It plays a major role in dynamic crop models, acting both as a variable driving phenological development and as an abiotic stress impeding specific physiological functions beyond determined thresholds (Brisson et al., 1998; Parent and Tardieu, 2014). Due to climate change, the global average temperature is expected to rise by between 1.5°C and 4.5°C during the next century (IPCC, 2013 ; Figure 4 ; Figure 5), with marked impacts worldwide on the yields of crops (Tubiello et al., 2007; Challinor et al., 2009; Schlenker and Roberts, 2009) and grasslands (Soussana and Lüscher, 2007; Brisson & Levrault, 2010; Ruget, et al., 2013). However, considerable uncertainties remain concerning these projected impacts, in part due to how the temperature sensitivity of crop species and genotypes is represented and parameterized in current models (Zhang et al., 2008; Lobell and Burke, 2008; Parent and Tardieu, 2014).

Developmental responses to temperature (i.e. which defines the rate at which the plant cycle progresses and plant tissues expand) are critical to yield formation because they affect the duration of the crop cycle, the expansion of leaf area and roots, and the overall fit between crop development and resource availability. All crop and grassland models consider temperature-compensated time (i.e. thermal time or normalized days; Bonhomme, 2000; Parent et al., 2010) as driving the progression of the plant cycle and controlling organ expansion directly or indirectly (through photosynthesis and carbon allocation) (Parent and Tardieu, 2014). These models differ however in the degree of simplification used to account for temperature dependency (ranging from linear to multi-linear or curvilinear relationships), and in the distinction made between processes with respect to a coordinated response to temperature (Figure 21). Curvilinear models show the best fit to actual physiological rates over a broad range of temperatures (Yin et al., 1995; Yan and Hunt, 1999 ; Figure 14 ; Figure 17 ; Figure 18 ; Figure 19). Historically however, most models were originally implemented using simpler linear functions (Jamieson et al., 1998; Brisson et al., 1998) and parametrized over a narrow range of temperatures typical of present-day temperate areas. Parameters determining non-linear transitions, such as the optimum and maximum developmental rates, have been shown to exert a strong influence under future climate projections (Challinor et al., 2005; Zhang et al., 2008; Ceglar et al., 2011). A series of studies sought to determine the relevant parameters required to calibrate improved non-linear responses in several annual crops (Porter and Gawith, 1999; Parent et. al., 2010; Parent and Tardieu, 2012). Despite their agronomic and environmental importance, the responses of perennial grassland species have received much less attention to date (Brown et al., 2005).

Determining temperature dependency over the whole temperature range supported by a species is detailed and costly work. For this reason, many characterizations have focused on either limited temperature ranges (Garcia-Huidobro et al., 1982; Covell et al., 1986; Ellis et al., 1986; Gastal et al., 1992), short-term growth responses (seedling growth; leaf elongation; Mañunas and Carpenter, 1984; Sadok et al., 2007) or short duration phases (e.g. germination; Sa-

kanoue et al., 2010; Dürr et al., 2015). Specific response curves have often been derived by means of meta-analysis, gathering normalized data from different experiments and genotypes (Dell et al., 2011; Parent et al., 2012). In particular, it has been argued that different genotypes within a species generally have a common temperature dependency and that several physiological processes present similar, seemingly coordinated, responses (Yan and Hunt, 1999; Strech, 2003 ; Parent et al., 2012 ; Figure 17 ; Figure 18 ; Figure 19). These propositions are strikingly different from the common assumptions made in perennial grassland species in order to explain varietal differences in the seasonality of production (Cooper, 1964; Robson and Jewis, 1968; Nelson et al., 1978 ; Figure 10) or in the germination rate of natural populations (Ahmed, 2015). In particular, intra-specific differences in the temperature response were hypothesized by Cooper (1964) to explain the genotype by season interaction usually observed in growth rates when comparing temperate and Mediterranean varieties (i.e. Mediterranean cultivars grow more rapidly during spring and autumn but more slowly during summer; Cooper, 1964; Robson, 1967; McLaughlin and Christie, 1980; Lelièvre and Volaire, 1993; Volaire and Lelièvre, 2001; Volaire et al., 2009; Annichiarico et al., 2013 ; Figure 9 ; Figure 10 ; Photographie 1). However, detailed developmental responses have never been compared in such plant materials. Furthermore, it is still unclear which developmental processes actually share a common temperature response, and if so which biological mechanisms might be involved. Contradictory results have been reported in the literature, indicating that there may be significant differences in the cardinal temperatures (i.e. minimum, maximum and optimum temperatures at which a process occurs) of different developmental processes (Craufurd et al., 1998; Porter and Gawith, 1999). For instance, germination and early seedling growth rates displayed very different temperature responses in several perennial species (Ahmed, 2015).

In the present study, our aim was to characterise the non-linear developmental responses of two major perennial forage species with a broad geographic distribution, namely tall fescue and alfalfa. Our aim was to determine: i) if early growth processes, which are commonly characterized on seedlings (Masiunas and Carpenter, 1984; Sakanoue et al. 2010), could be used as a proxy for developmental processes in mature perennial plants, ii) if temperate and Mediterranean populations actually differ in terms of their developmental responses to temperature, and iii) the quantified effects of these two sources of variations (process selection and genotype) on predictions of temperature-compensated time under contrasting climatic scenarios and re-growth periods.

Specie	Cultivar/clone	Breeder	Origins	Beginning of vegetative growth**
Alfalfa	Harpe cv.	Verneuil recherche SA (1996)	Temperate	-
Alfalfa	Barmed cv.	Barenbrug Holland B.V. (2002)	Mediterranean	-
Alfalfa	Clone G3 from Orca*	Carneau Frères (1966)	Temperate	-
Alfalfa	Clone 7_7 from Demnate*	Moroccan landrace	Mediterranean	-
Alfalfa	Clone 6_10 from Lodi*	Istituto Sperimentale Colture Foraggere, Lody, Italy	Mediterranean	-
Alfalfa	Clone 8_2 from Krasnokutskaya*	Wild genotype	Continental	-
Tall fescue	Soni cv.	Jouffray-Drillaud Semences INRA, France (2000)	Temperate	23/03
Tall fescue	Centurion cv.	Verneuil Holding et Semunion (1997)	Mediterranean (Morocco)	01/03
Tall fescue	Clone 31_10 from Soni	Jouffray-Drillaud Semences INRA, France (2000)	Temperate	23/03
Tall fescue	Clone 26_10 from Dauphine	Semences de France, France (2005)	Temperate	22/03
Tall fescue	Clone 25_10 from Centurion	Verneuil Holding et Semunion (1997)	Mediterranean (Morocco)	01/03
Tall fescue	Clone 24_10 from Flexy	RAGT (2002)	Temperate	22/03

Tableau 2—Origins and characteristics of the alfalfa and tall fescue cultivars and clones used.

* selected from a collection of clones described in [Maamouri et al. \(2015\)](#)

** <http://www.herbe-book.org>, consulted on 23th November, 2015

III —Materials and methods

1—Plant material

Two series of experiments were carried out using tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.) and alfalfa (*Medicago sativa* L.), two of the most cultivated species among perennial grasses and legumes. One series was conducted on seedlings and the other on mature plants. In both cases, two cultivars (i.e. synthetic varieties containing a significant genetic diversity, [Julier et al. 2000](#)) from contrasting thermal origins were studied in each species ([Tableau 2](#)). Four additional clones selected along a north-south gradient of origin were characterized in the mature plant experiment in order to replicate identical genotypes at different temperatures. For alfalfa, clones were propagated from stem cuttings and grown in a greenhouse for about three months before the experiment. For tall fescue, clones were produced from individual tillers selected on a mother plant at the start of the experiment. Tall fescue mother plants were grown in a greenhouse with a 16h photoperiod in order to ensure that floral induction did not occur and that selected tillers were at the vegetative stage during the experiments.

2—Seedling growth experiments

A series of eight independent experiments was carried out under controlled growing conditions at INRA Lusignan (France). Seedling preparation was identical for all temperature treatments and included a wet-stratification (7 days at 5°C for tall fescue and alfalfa) and scarification (alfalfa) of seeds. A germination period was assured for 48 hours at 25°C in the dark. When the radicle or coleoptile/hypocotyl length was >2mm, seeds were considered to have germinated and the seedlings were placed in germination boxes over sheets of blue blotting-paper (Anchor Paper, St Paul, Minn). For each cultivar, three boxes containing ten seedlings were then grown in the dark at temperatures ranging from 5°C to 40°C. The temperature in the growth chamber was maintained constant (5°C, 10°C, 15°C, 20°C, 25°C, 30°C, 35°C and 40°C temperature treatments) with a high humidity (VPD<1.5 kPa). The germination boxes were arranged according to a completely randomized design and placed with 60° angle to the horizontal. Seedlings were irrigated regularly with sterile deionized water.

The heterotrophic growth of the radicle was characterized for each cultivar at each temperature using image analysis. A Nikon D70 digital camera (60 mm lens, aperture f/2.8, Nikon, Tokyo, Japan) was used to take pictures with a resolution set to 3008 x 2000 pixels (200 ISO). About 15 pictures of each box were taken at intervals adapted to the growth temperature. Images were analysed using the ImageJ software (version 1.47, <http://imagej.nih.gov/ij/>). Radicle lengths were determined using a combination of automated and manual methods, using an internal standard to convert pixels in mm.

Day/Night air temperature (°C)	5/3	10/8	15/13	20/18	25/23	30/28	35/33	40/38
Humidity	-	-	>23%	>44%	>58%	>69%	>77%	>82%
Daily mean temperature of alfalfa meristem (°C)	5	10	15	20	25	30	35	40
Daily mean temperature of tall fescue meristem (°C)	6.5*	12.5	17.5	22.5	27.5	32.5	37.5	42.5

Tableau 3—Temperature (night/day) and relative humidity in the growth chamber for the different temperature treatments

*Pots covered with aluminium foil

Processes	Plant material	Replicates
Radicle elongation rate (<i>RER</i>)	Harpe, Barmed, Soni, Centurion	3 replicates of 10 seeds
Coleoptile elongation rate (<i>CER</i>)	Soni, Centurion	3 replicates of 10 seeds
Leaf elongation rate (<i>LER</i>)	All	Pop. : 4 replicates of 4 (alfalfa) or 8 (tall fescue) plants Clones : 4 replicates of 1 plant
Leaf apparition rate (<i>LAR</i>)	Harpe, Barmed, G3, 7_7, 6_10, 8_2 Soni, Centurion	Pop. : 4 replicates of 8 plants Clones : 4 replicates of 1 plant
Stem elongation rate (<i>SER</i>)	Harpe, Barmed	4 replicates of 8 plants
Internode elongation rate (<i>IER</i>)	Harpe, Barmed	4 replicates of 4 plants

Tableau 4—Physiological processes characterized depending on the cultivar/clone



Photographie 2—Tablard de la chambre de culture après transfert à la température de consigne.

3—Mature plant experiments

A second series of independent experiments was performed under controlled environment using mature heterotrophic plants at the vegetative stage (Photographie 2). The plants were grown in an 8.1 m² growth chamber (model 97132/7NU, Froids et Mesures, Beaucouzé, France) at eight air temperatures ranging from 5°C to 40°C with 5°C increments. Seedlings and clone cuttings were transplanted individually into 1.5L pots (10 x 30 cm cylindrical pots) filled with fine quartz (0.8-1.4 mm mesh). After transplantation, pots (16 for each cultivar and four for each clone) were arranged in a randomized block design. Lights (POWERSTAR, HQI-BT 400WD lamps, OSRAM, Munich, Germany) provided a photosynthetic photon flux density (PPFD) of 400 to 450 $\mu\text{mol photon m}^{-2}\text{s}^{-1}$ at the pot level throughout a 14 hour photoperiod. The pots were ferti-irrigated with a complete nutrient solution at intervals ranging from three times (5°C) to eight times a day (35-40°C). Two growth phases were distinguished. First, a 3-week conditioning period at 25°C and 70% relative humidity was applied. At the five-leaf stage for alfalfa, and the three-leaf stage for tall fescue, plants were transferred to the studied growth temperature for a period corresponding to five phyllochrones for alfalfa and three phyllochrones for tall fescue. Daily average air temperatures (T_{growth}) were adjusted so that daily average apex temperatures (T_{apex}) were equal to 5°C, 10°C, 15°C, 20°C, 25°C, 30°C, 35°C or 40°C in alfalfa (Tableau 3). Soil and apex temperatures were recorded every minute with thermocouples and stored in a data-logger. The apex temperature in tall fescue was measured with a thermocouple fixed in the last sheath of the main tiller. It was 2.5°C higher than alfalfa apexes, except at the 5°C treatment when the pots were covered with aluminium foil to lower the soil temperature. The vapour pressure deficit (VPD) was kept below 1.5 kPa at all T_{growth} by adjusting the relative humidity.

At each temperature, measurements were performed at regular intervals with a ruler (every 24 to 72 hours depending on the growth temperature) in order to determine leaf, node and stem lengths on a sample of shoots/tillers (Tableau 4). For alfalfa, the primary shoots were monitored. The leaves of phytomers ranked eight to ten, and the internodes of phytomers ranked five to six, were measured. For tall fescue, measurements were performed on leaves of the main tiller on ranks four to six. In addition, the number of visible leaves was counted on each of the monitored shoots/tillers. A total of 16 (internode elongation) to 32 (leaf elongation, shoot elongation and leaf appearance rates) shoot/tillers was measured for each cultivar, and a total of four shoot/tillers was followed for each clone (Tableau 4).

4—Determination of growth and leaf appearance rates

Leaf appearance (LER) and stem elongation rates (SER) were calculated for each shoot by fitting a linear model to the time series measurements of primary leaf number counts and primary stem lengths. The slope of the relationship over the whole period at T_{growth} determined the rate. For leaf (LER), internode (IER) and radicle (RER) expansion rates, maximum rates were determined by fitting a logistic function to the time series measurements of each organ:

$$L = \frac{L_{\text{max}}}{1 + e^{\lambda \cdot (\tau - t)}}$$

Eq 1

where L represents the organ length at time t , L_{max} the final organ length, and λ and τ are two parameters accounting for maximum rates and delayed growth, respectively. The maximum growth rate was determined as the first derivative at the 50% growth inflexion point. All fits were performed using the non-linear regression function *nls* of R language (R development Core Team, 2005).

5—Determination of temperature dependencies

The three-parameter beta function described by Graux (2011) was used to fit the non-linear relationship between growth rates (f) and temperature (T) for the different processes and genotypes studied:

$$\begin{aligned} \text{if } T_{min} < T < T_{max} : f(T) &= R_{T_{ref}} \cdot \left(\frac{T - T_{min}}{T_{ref} - T_{min}} \right)^q \cdot \left(\frac{T_{max} - T}{T_{max} - T_{ref}} \right) \\ \text{if } T \leq T_{min} \text{ or } T \geq T_{max} : f(T) &= 0 \end{aligned} \quad \text{Eq. 2}$$

This equation has three parameters: the minimum (T_{min}) and maximum (T_{max}) temperature at which a process occurs and q , a shape parameter. In the equation, T_{ref} accounts for a fixed reference temperature (20°C) and $R_{T_{ref}}$, the rate at the reference temperature (equal to 1 for normalized responses). The optimum temperature (T_{opt}) and the maximum rate (R_{max}) were calculated as follows:

$$T_{opt} = \frac{1}{1+q} (T_{min} + q * T_{max}) \quad \text{Eq. 3}$$

$$R_{max} = f(T_{opt}) \quad \text{Eq. 4}$$

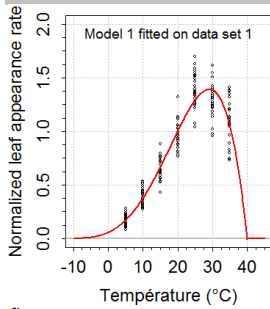
This model was chosen following a preliminary model selection study during which twenty three temperature response models were compared for the most contrasted dependencies observed in our dataset (Annexe 2 et Etude complémentaire 1). Low Bayesian Information Criterion values indicated a good ability of this model to define a trade-off between the number of parameters used and the quality of the fits (Schwarz, 1978).

6—Model fitting

Model fittings were performed using R software (<https://www.r-project.org/>). The *nls* procedure was used to determine parameters from Eq. 1 and Eq. 2. Regarding temperature responses (Eq. 2), no constraints on the range of parameter values were imposed to ensure fitting convergence. In order to allow the joint analysis of different processes regardless of dimensions, units or absolute rate values, each process rate was normalized by the value of the absolute rate at a reference temperature of 20°C. The rate of all normalized curves was thus 1 at 20°C ($R_{T_{ref}}$ set to 1).

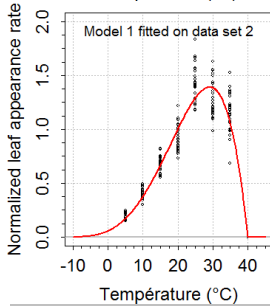
MÉTHODE : COMPARISON OF TEMPERATURE DEPENDENCIES

PRELIMINARY : MODEL FITTING



Model 1 fitted on data set 1

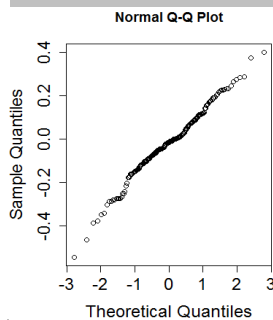
- Using the *nls()* procedure (R software) with no constraints on the range of parameter values.
- Using a three-parameter beta function (Equation 2—Graux, 2011).



Model 1 overlayed on data set 2

- Calculation of the residuals between the value estimated by the model 1 and each measurement of the data set 2.

FIRST STEP : NORMAL DISTRIBUTION OF RESIDUALS



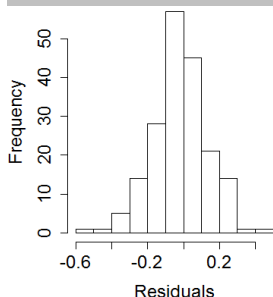
If less than 30 measurements in the data set

- Using the Shapiro *shapiro.test()* procedure (R software) on the residuals.

If more than 30 measurements in the data set

- Using the Kolmogorov-Smirnov *ks.test()* procedure (R software) on the residuals.

SECOND STEP : MEAN OF THE RESIDUALS EQUAL TO 0



- Using the Student test *t.test()* procedure (R software) to test for biais of mean of the residuals to 0.

THIRD STEP : LACK OF FIT TEST

Principle :

$$\sum (\text{observed value} - \text{fitted value})^2 = \sum (\text{observed value} - \text{local average})^2 + \sum (\text{local average} - \text{fitted value})^2$$

Error
Pure error
Lack of fit

$$F = \frac{\text{lack of fit} / (n - p)}{\text{pure error} / (N - n)}$$

F has an F-distribution with the corresponding number of degrees of freedom in the numerator ($n-p$) and the denominator ($N-n$) (*pdf*)

- Observed value = Observed values of data set 2
- Fitted value = Fitted values of model 1 per level of temperature
- Local average = Average of observed values of data set 2 per level of temperature
- N , the total number of observation

Figure 22—Illustration of the method of comparison of temperature dependencies

7—Comparison of temperature dependencies

Sequential pair-wise model comparisons were performed between the fits of absolute (comparison of different genotypes for a given process) or normalised (comparison of different processes) temperature-responses. For each couple of models to compare, a two-sided Kolmogorov-Smirnov test (*ks.test* procedure) was first realised to test for the normal distribution of residuals when switching datasets. A Student test (*t.test* procedure) was then applied to test for bias of mean between the two models (mean difference assumed equal to 0). Finally, when the two previous tests were successful, a lack-of-fit test (*pf* procedure) was performed to test for significant difference between model fits. The probability of a calculated F-value to be greater than that of a tabular F ($\text{Pr}>F$) was calculated and comparison matrixes were constructed ($P<0.01$). An illustration of the method is given in [Figure 22](#).

8—Impact of model selection on the calculation of temperature-compensated time

For each temperature dependency, temperature-compensated times $D20$ were computed annually as the sum of equivalent days at 20°C.

$$D20 = \sum_{i=1}^{365} f(T)i$$

Eq. 5

With $f(T)_i$ the normalized growth rate for the day i given by [Eq. 2](#) and T the arithmetic mean between the daily minimum and maximum temperatures. Series of daily weather data from two contrasting temperate (Lusignan, 46.43°N, 0.12°W) and Mediterranean (Avignon, 49.91°N, 4.90°W) locations were used for two periods (actual 1980-2010 and future 2070-2100). The generation of meteorological data series was described in [Brisson and Levrault \(2010\)](#).

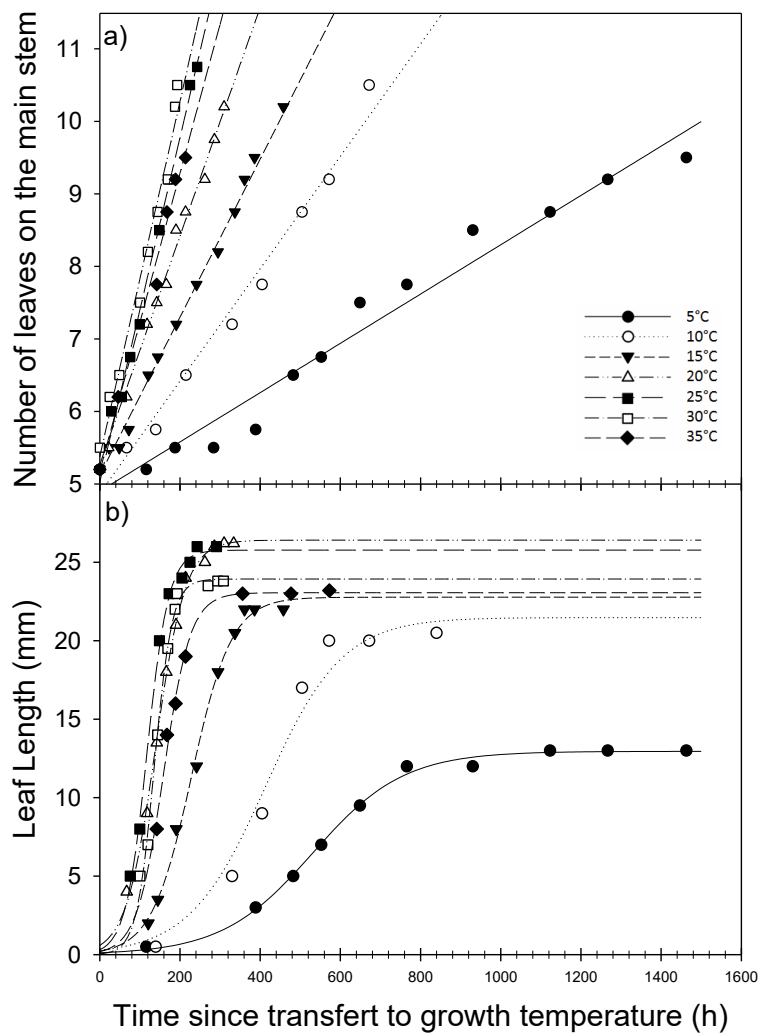


Figure 23—Examples of time dynamics of leaf appearance on the main stem (a) and leaf length (b) under the different temperature treatments studied. Data are for alfalfa cv. Harpe, and concerned leaves on the phytomer #9. Lines correspond to model fits used to derive maximal LAR and LER.

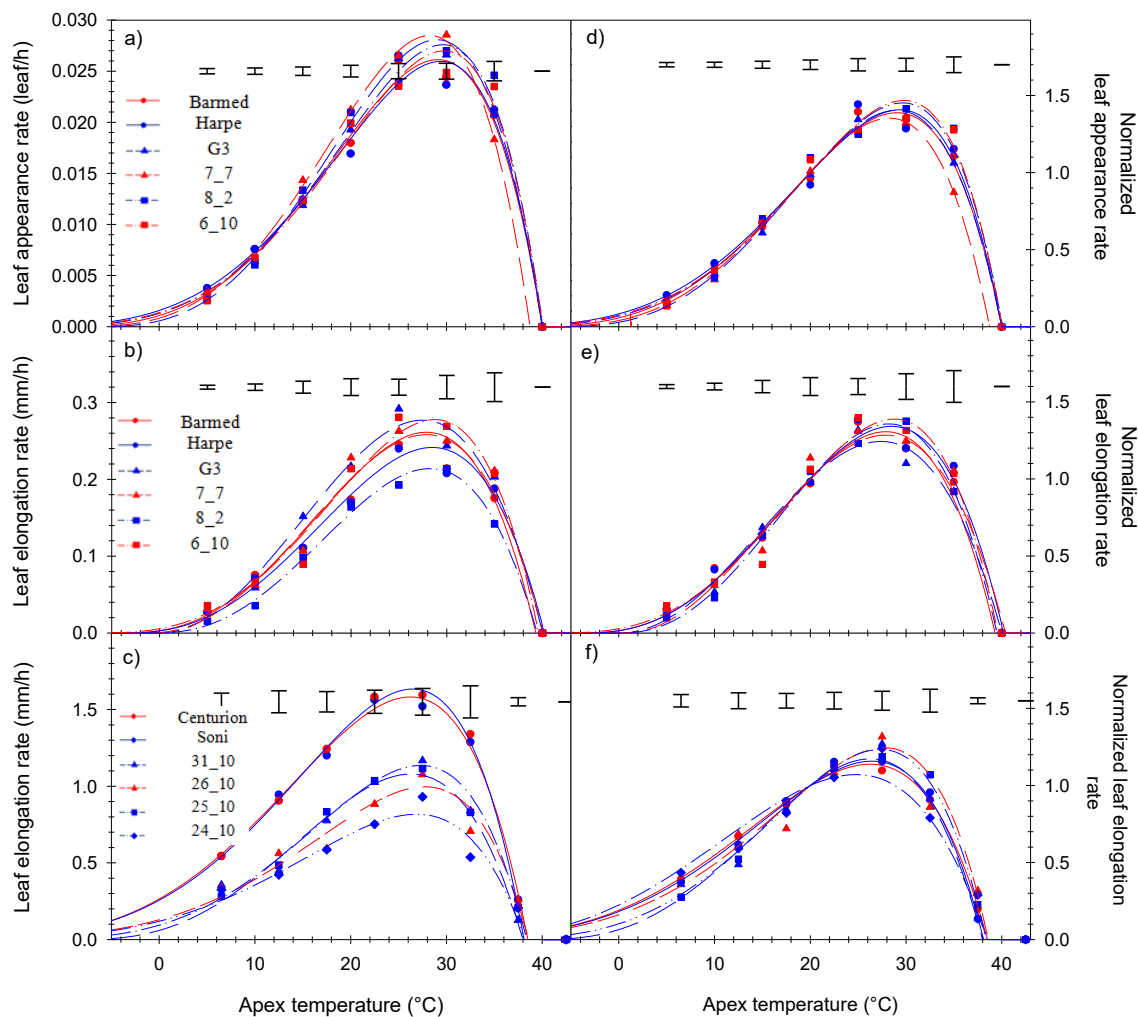


Figure 24—Comparison of the responses of absolute (a, b, c) and normalised rates (d, e, f) to temperature between different genotypes for leaf appearance in alfalfa (a, d), leaf elongation in alfalfa (b, e) and leaf elongation in tall fescue (c, f). Vertical bars indicate 95% confidence intervals. Lines correspond to model fits for Eq. 2. Blue and red colours refer to temperate and Mediterranean materials, respectively. Value of parameters of the beta function used (Eq. 2) are given in [Annexe 3](#).

IV —Results

1—Effect of organ temperature on the kinetics of shoot development and organ growth

Figure 23 presents examples of the time series measurements used to determine shoot development and organ growth rates in the different temperature treatments. Irrespective of the temperature and genotype, shoot development appeared to be indeterminate and related linearly to time under constant apex temperatures (Figure 23a). Leaf appearance rate was calculated as the slope of the relationship. By contrast, organ growth (leaf, node and ridicule at obscurity) all appeared to be determinate, ultimately reaching a maximum organ size. Temperature affected the rate and duration of organ expansion (Figure 23b). At intermediate temperatures, both effects compensated for each other and resulted in unchanged final organ dimensions (i.e. plateau values). However, at extreme organ temperatures (below 10°C and above 30°C), final organ size was significantly reduced in all genotypes (ANOVA, $P < 10^{-3}$). For alfalfa, the size reduction was on average of 73% at 5°C and 58% at 35°C as compared to the maximum organ size recorded for a particular genotype. Maximal organ expansion rates were calculated by fitting a sigmoid model (Eq. 1) as the derivative at 50% of maximum organ size. No growth or development was observed under the 40°C treatment. At this temperature, all plants died within a week.

2—Effects of temperature and genotype on the rates of shoot development and organ growth

Value of parameters of the beta function used (Eq. 2) are given in Annexe 3. Shoot development and organ growth rates all displayed a typical bell-shape response to organ temperature (Figure 24). In the two species, absolute leaf appearance rates (LAR) and leaf elongation rates (LER) were severely reduced under high and low temperatures (e.g. almost 6-fold decrease at 5°C as compared to 25°C, Figure 24a-c). Within each species, comparisons of model fits indicated that the responses of absolute rates to temperature differed significantly between genotypes irrespective of the process studied (Student and lack of fit test with P -values $< 10^{-3}$, Annexe 4). A significant intra-specific genetic diversity was thus observed for all processes. Figure 25 shows the rankings of the genotypes for the maximum LAR and LER recorded in each species (i.e. at 27.5°C in tall fescue and 30°C in alfalfa). Clearly, the genotypic differences in absolute developmental rates were significant (ANOVA, $P < 10^{-2}$), but unrelated to the temperate or Mediterranean origin of the genotype. Much smaller differences were observed for cardinal temperatures (T_{min} , T_{opt} and T_{max}) than for absolute rates (Figure 24a-c). In alfalfa, the optimum temperature for LER ranged from 27.5°C (Orca cv.) to 28.7°C (Lodi cv.) with an average of 28°C. In tall fescue, the optimum LER temperature ranged from 26.2°C (Centurion cv.) to 27.7 (Dauphine cv.) with an average of 26.8°C. The T_{max} parameter had the smallest range of variation in the two species (e.g. from 39.3°C to 40.2°C with an average of 39.8°C for leaf expansion in alfalfa) whereas T_{min} had the largest (e.g. from -21.0°C to -7.7°C with an average value of -16.1°C for leaf appearance in

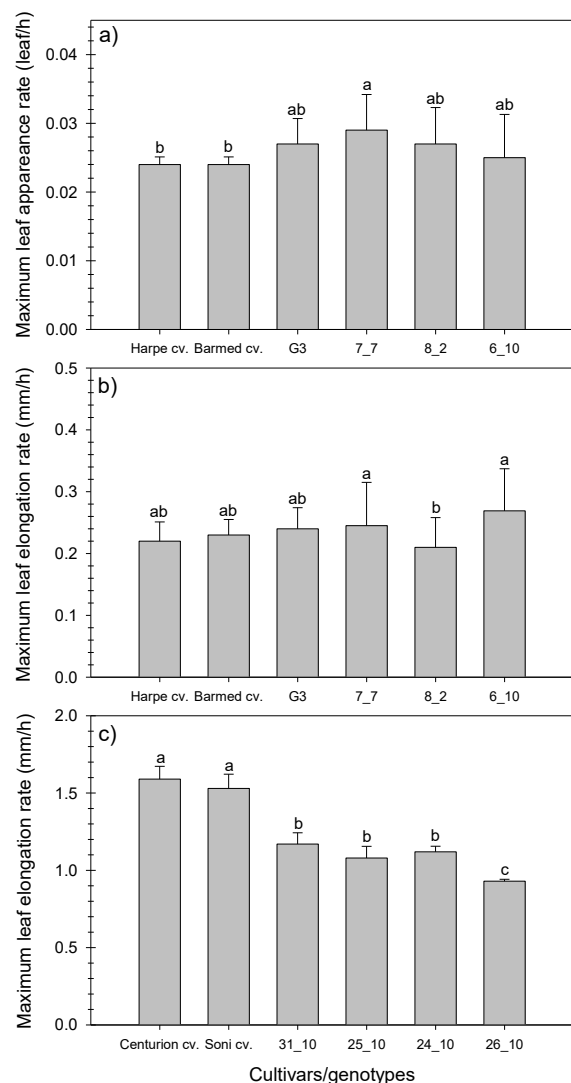


Figure 25—Comparison of maximum rates between genotypes for leaf appearance in alfalfa (a), leaf elongation in alfalfa (b) and leaf elongation in tall fescue (c). Values correspond to an apex temperature of 30°C in alfalfa and 27.5°C in tall fescue. Vertical bars indicate standard deviation and letters indicate homogeneous groups of means.

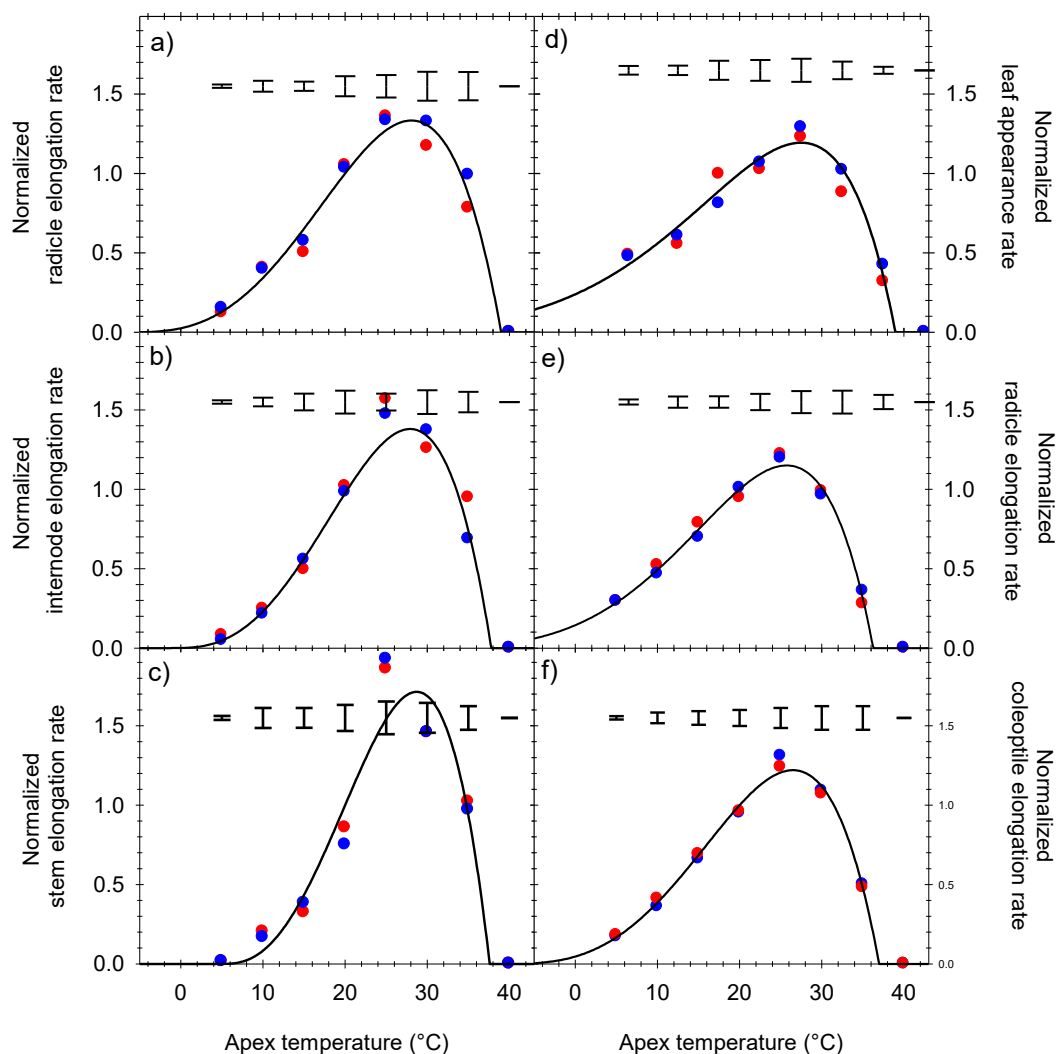


Figure 26—Normalised temperature dependencies for leaf appearance rate (a, d), radicle elongation rate (b, e) and stem (c) or coleoptile (f) elongation rates in alfalfa (a, b, c) and tall fescue (d, e, f). Blue and red points indicate temperate and Mediterranean cultivars, respectively. Vertical bars indicate 95% confidence intervals. Value of parameters of the beta function used (Eq. 2) are given in [Annexe 3](#).

alfalfa). Standard errors were larger on this latter parameter as they were systematically located outside the range of temperatures characterized and deduced from extrapolations below the last measurement point at around 5°C.

3—Effects of temperature and genotype on normalized temperature dependencies

In order to facilitate a comparison of the temperature responses of genotypes with different maximum growth rates, and enable comparisons between different physiological processes, all rates were expressed relative to their absolute rate at 20°C (Figure 24d-f). Within each species, comparisons of model fits indicated that, contrary to absolute rates, the responses of normalized *LER* and *LAR* did not differ between the six contrasting genotypes studied (all three tests with P -values > 0.05, except for the distribution of *LER* residues in the 8_2 genotype ; Annexe 5). Normalized stem (*SER*), radicle (*RER*) and coleoptile elongation rates are further presented in Figure 26 for the two temperate and Mediterranean cultivars studied in each species. Similarly, no significant differences were reported between alfalfa genotypes for *IER* and *SER*, and between tall fescue genotypes for *LAR*, *RER* and *CER* (Annexe 6). A single within-species difference between genotypes was observed, and related to *RER* in alfalfa (ks and Student tests with P -values < 10⁻²). The Mediterranean cultivar displayed a slightly more reduced radicle elongation rate at 30-35°C in this species. By contrast, inter-species differences between alfalfa and tall fescue were always significant regarding all developmental processes (lack-of-fit test, P -values < 10⁻³). This resulted in lower cardinal temperatures in tall fescue. For instance, calculated T_{opt} values for tall fescue were 27.5 and 26.4°C for *LAR* and *LER*, respectively, as compared to 29.2 and 28.4°C in alfalfa. Hence, tall fescue displayed normalized rates higher than alfalfa at low temperatures, but lower at optimum and supra-optimum temperatures.

4—Comparison of normalized temperature dependencies during early growth and during the vegetative phase in mature plants

Comparisons of the normalized temperature dependencies of the different developmental processes are presented in Figure 27. Due to the absence of significant differences, data of temperate and Mediterranean cultivars were pooled together for each species. Comparisons of model fits indicated that the responses to temperature of normalised rates differed significantly between most of the developmental processes studied (Annexe 7). These differences were significant in both species between *LAR*, *LER*, *RER* and *CER* when compared pairwise (except between *LER* and *RER* in alfalfa). However, differences in terms of cardinal temperatures were relatively limited for these processes (e.g. $\pm 2^\circ\text{C}$ and $\pm 2.5^\circ\text{C}$ for T_{opt} ; $\pm 1^\circ\text{C}$ and $\pm 2^\circ\text{C}$ for T_{max} for alfalfa and tall fescue respectively). By contrast, normalized internode and stem elongation rates presented markedly different response patterns in alfalfa. These two related processes displayed sharper curves with a narrower range of temperature than the three other processes (Figure 27a). For *SER*, T_{min} and T_{max} were respectively 5.0°C and 37.6°C, versus averages of -3.7°C and 39.7°C for *LAR*. Overall, the temperature responses were thus more different between processes (e.g. leaf expansion and stem elongation during the vegetative phase of mature plants) than between developmental stages (e.g. seedling and mature plant organ growth as represented by *RER* and *LER*).

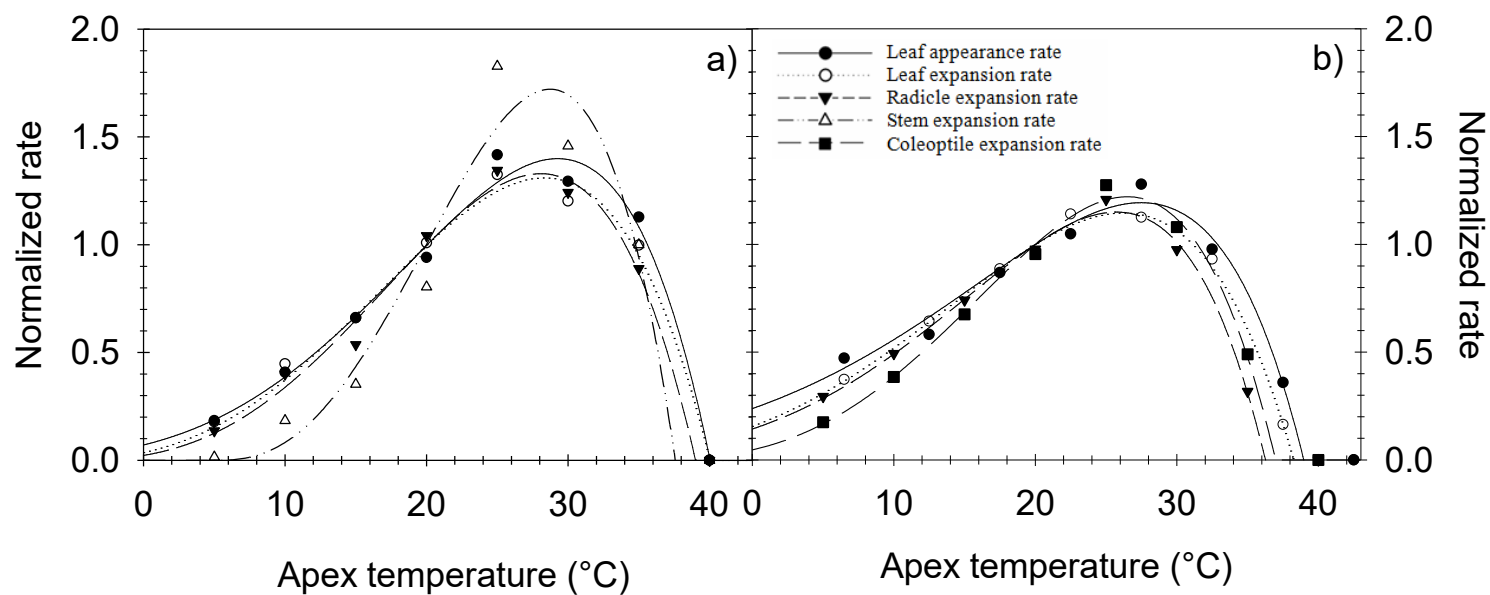


Figure 27—Comparison of normalised temperature dependencies between developmental processes in alfalfa (a) and tall fescue (b). Data are for temperate and Mediterranean cultivars pooled together. Lines correspond to model fits for [Eq. 2](#). Value of parameters of the beta function used (Eq. 2) are given in [Annexe 3](#).

V—Discussion

1—Evidence for an intra-specific variability of temperature dependencies is limited

Numerous reports on perennial species have indicated that Mediterranean and temperate cultivars differ in terms of their seasonality of production (Cooper, 1964; Robson and Jewis, 1968; Nelson et al., 1978; Volaire and Norton, 2006; Norton et al., 2006). This was also the case in field studies on the two alfalfa (Barmed cv. versus Harpe cv.) and tall fescue (Centurion cv. versus Soni cv.) cultivars we used (Gastal et al., 2015). This originally led Cooper (1964) to hypothesize that cultivars from grassland species should differ in their responses to temperature (Figure 10). However, our results did not support this hypothesis. The response of absolute developmental rates to temperature differed between genotypes for *LAR* and *LER* in alfalfa and tall fescue. But these differences could be totally explained by differences in the maximum rates of the different genotypes. For a given developmental process, no genotypic difference persisted between normalised temperature dependencies, indicating no differences in their cardinal temperatures. Although surprising, this finding was consistent with reports on annual crops. Genotypic differences in absolute rates are well established for leaf elongation (e.g. Nelson et al., 1977; Sadok et al., 2007), but no differences were found in the temperature response of *LER* between temperate and tropical lines (Parent et al., 2010 ; Figure 17). Similarly, no QTLs associated with temperature response were found in mapping populations, indicating an absence of structured genetic variability for this trait in maize (Sadok et al., 2007; Welcker et al., 2007).

This was also consistent with the variability of germination rates in response to temperature recently reported in grassland species (Ahmed, 2015). A significant genetic variability was found in the temperature dependency of germination among natural populations of perennial ryegrass and tall fescue, but not within selected varieties. All the genotypes chosen for our study were commercial varieties, suggesting an a priori narrowed genetic variability available for this trait. This common feature with many annual crops (Parent and Tardieu, 2012) may result from the exclusion by breeders of plants with atypical phenotypes under the conditions applied during the selection process. By focusing on a limited number of traits related to agronomic performance or market needs (e.g. high germination rates), traits of importance under particular thermal conditions may have been filtered out, even in species with a recent history of selection such as grassland species.

The reason for a discrepancy in the growth patterns of Mediterranean and temperate cultivars between field and greenhouse conditions could be related to the reproductive status of the plants. In our study, all plants were maintained and studied at the vegetative stage. In the field however, successive phases of vegetative growth and reproduction alternate or occur concomitantly, depending on the species (Lafarge and Durand, 2011). The response of leaf extension rate to air temperature was shown to change during the reproductive phase in perennial ryegrass (Peacock, 1975; Parsons and Robson, 1980) and in tall fescue (Gastal et al., 1992 ; Fig-

ure 20). The shift of the response was related to modifications in the morphogenetic status of the apex during the earliest stages of reproductive development (Parsons and Robson, 1980; Wang and Engel, 1998). Genotypic differences in the duration of phenological phases (Cooper et McWilliam, 1966 ; Groves, 1975 ; Aronson et al., 1992), rather than in the temperature dependence of developmental processes, may therefore explain the difference between Northern and Southern cultivars.

2—Some developmental processes display singular temperature dependencies

It has been argued that within a species certain integrated physiological processes may display a common short term response to temperature, independent of the temperature history of the plant (Parent et al., 2010). This is obviously not the case for physiological processes that can develop thermal acclimation, such as photosynthesis (Hikosaka et al., 2006 ; Yamori et al., 2014; Zaka et al., 2016) or respiration (Way et Yamori, 2014). But several developmental processes, such as expansive growth, shoot organogenesis or germination, have been shown to share a fairly common temperature dependency in several species (Warrington and Kanemasu, 1983; Hammer et al., 1993; Ben Haj Salah, 1995; Penfield, 2008; Parent et al., 2010; Parent and Tardieu, 2012 ; Figure 18). This assumption was not confirmed regarding all the processes that we characterized in alfalfa and tall fescue. Several presented very similar patterns of response, although there were some significant differences between normalized curves (namely *LER*, *LAR*, *RER* and *CER* in the two species), while others displayed clear departures with very distinct cardinal temperatures (*IER* and *SER* in alfalfa). Such differences in sensitivity to temperature have also been highlighted in other crops (sorghum - Craufurd et al., 1998; alfalfa – Allirand, 1998; wheat - Porter and Gawith, 1999). There may be several reasons for this difference in conclusions between studies, including the statistical method used, how the short-term responses were established or the greater range of processes characterized.

As for the statistical method, the lack of fit test used to compare the temperature dependencies was probably a stricter criterion than those employed previously. Parent and Tardieu (2012) based their conclusions on an approach involving model comparison, using the Bayesian Information Criterion as a way to choose between models varying in terms of their number of free parameters, with some of them making it possible to consider different responses between genotypes or processes. The main problem when applying this approach is that BIC values are highly sensitive to the number of experimental points, and using it would have required an additional standardization (e.g. data aggregation by temperature class) for which we did not have sufficient data on each of the studied processes. Furthermore the threshold for a BIC deviation to declare that a difference is significant is somehow arbitrary. The lack of fit test allowed us to overcome these two limitations (Hart, 1997). It proved to be more sensitive in differentiating a subset of processes for which the comparison of methods was feasible (*LER*/*RER* in tall fescue or *LER*/*LAR* in alfalfa, not shown), explaining at least partially the discrepancy. A second explanation may result from the experimental conditions under which developmental responses were established. The time step of measurements only allowed the determination of integrated values for developmental rates under stabilized thermal conditions. The duration of exposure of

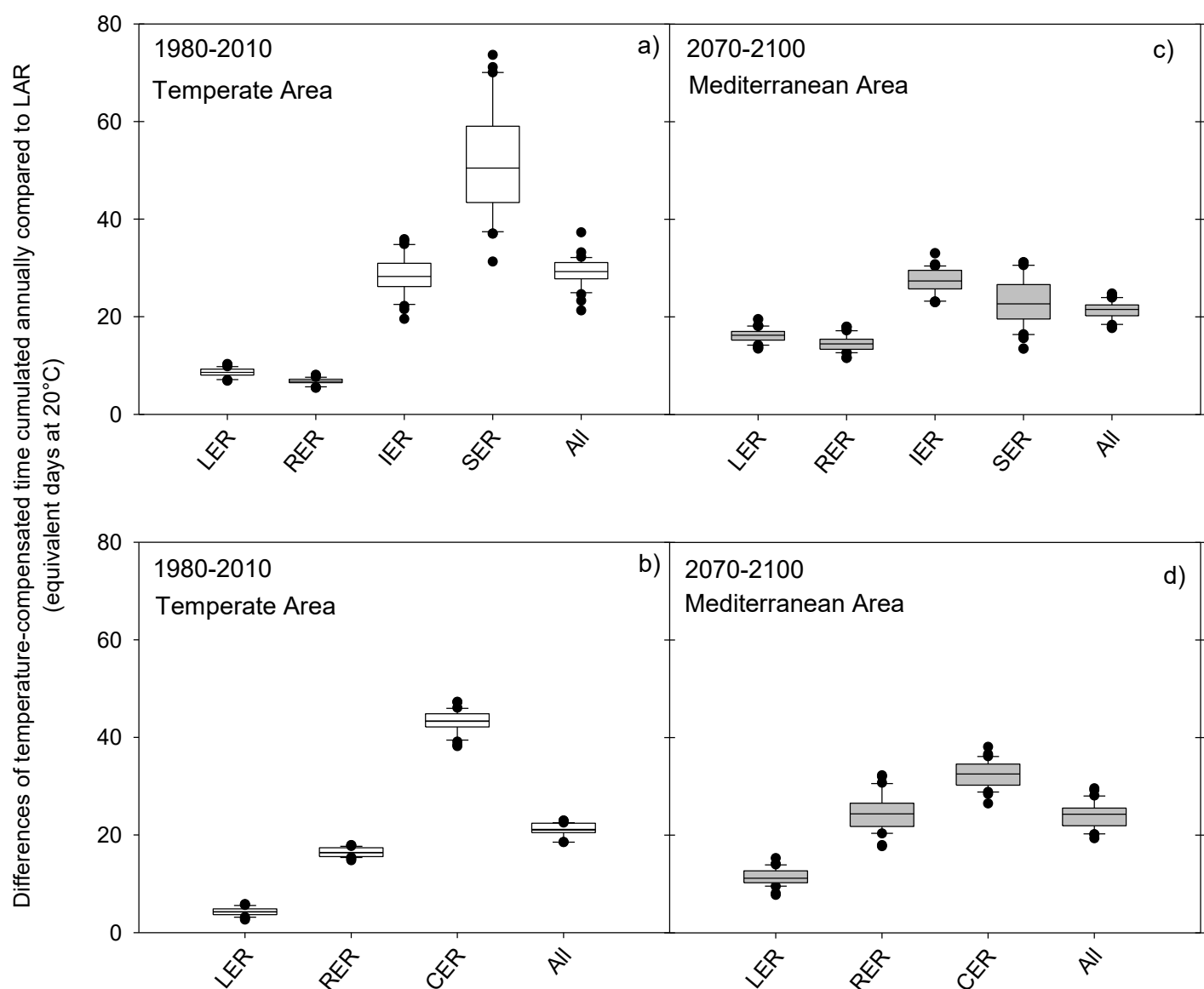


Figure 28—Difference in temperature-compensated time cumulated annually calculated when using either of the individual response curves from Figure 5 or a common response derived from normalised data from all processes aggregated together (All). Comparisons are made for alfalfa (a, c) and tall fescue (b, d) using climatic scenarios for present temperate conditions (a, b, Lusignan site) and projected Mediterranean conditions (c, d, Avignon site). Values are expressed relative to cumulated time, obtained from the leaf appearance rate response of each species.

plants to a given temperature thus lasted for long periods (several days to weeks), possibly inducing a degree of acclimation or feedback from integrated plant responses to developmental processes (Atkin et al., 2006; Louarn et al., 2008; Louarn et al. 2010). This may have caused departures from a true short-term response in some processes. However, several of these responses require time to be properly determined (e.g. *LAR* require several phyllochrons, *IER* require a delay before node expands, Baldissera et al., 2014) and are generally established under comparable conditions (Craufurd et al., 1998; Yin and Kropff, 1996). The experimental design constituted a trade-off to allow these different characterizations on mature plants from the two species.

Overall, the consequences of these differences regarding the computation of temperature-compensated time are limited for all the processes except coleoptile, shoot and internode elongation (Figure 28). Under a broad range of climates (typical Mediterranean and temperate areas in the present and in projections for a near future), differences in the annual number of equivalent days at 20°C computed for the two species were low using either of the responses. However, *SER* and *IER* and *CER* induced marked differences (up to the equivalent of two months at 20°C in the colder temperature scenarios), eventually altering the cumulated-time estimated with a curve common to all processes. This highlights the importance of considering processes separately when their T_{min} values differ significantly.

3—Consequences for meta-analyses and modelling

Interestingly, our results confirmed the possibility to aggregate data from different genotypes in order to derive the developmental temperature dependency of a given species. Furthermore, a common temperature dependency derived from several processes, including early radicle growth, yielded temperature-compensated time predictions similar to those of the shoot development rate considered alone. Both aspects suggest that a meta-analytical approach, gathering normalized data from different experiments and genotypes in the literature (Parent et al., 2012), might be meaningful to determine such temperature dependency. In many species, it could be used to complete the response on a broader range of temperatures than originally characterized by a single study and help to determine appropriate cardinal temperatures without running new and costly experiments. Complementary experiments based on the early seedling growth response may constitute a cost-effective option to increase the density of datasets in the extreme ranges of temperature where data are often scarcer.

However, our results also suggest that one should proceed with caution regarding the procedure to select datasets for a meta-analysis. Not all processes displayed similar temperature responses, and some (e.g. *SER* in alfalfa) resulted in an important bias that affected the prediction of temperature-compensated time when compared to the shoot development. This selection should not be driven by data availability alone (shoot growth is a process much more commonly characterized in alfalfa than leaf growth or the leaf appearance rate, Volenec et al., 1987) and should consider a priori knowledge on the temperature-dependency of each process. To date, *LAR*, *LER* or the seedling radicle elongation rates have proved fairly similar in their response to temperature in several annual and perennial species, and should be favoured to phenotype developmental rates driving vegetative development. As for shoot elongation (Porter

and Gawith, 1999), the germination rates were shown to be dissimilar, particularly in natural populations where the proportion of germinating seeds was dependent on temperature (Ahmed, 2015). Although widely available (Black et al., 2006; Sakanoue et al., 2010), this data should therefore be avoided unless the proportions of germinating seeds are reported and unchanged by temperature.

In terms of modelling, most crop models use a single response to temperature to drive growth and developmental processes (Ritchie and Otter, 1985; Brown et al., 2005; Hammer et al., 2010). Two are used in the STICS crop model, and make a distinction between phenological development and leaf area expansion (Brisson et al., 2008). Our results suggest that it would be worth differentiating several developmental responses to temperature (at least two), and that it would be efficient to distinguish stem growth from other processes (Allirand, 1998; Porter and Gawith, 1999). This is of particular interest when predicting forage production, because the leaf to stem ratio of the harvested biomass is a primary factor to determine forage quality (Lemaire and Allirand, 1993; Buxton 1996), and improving the prediction of this ratio could help to refine model outputs in terms of the use-value of the biomass produced.

Acknowledgements

This study received support from the CLIMAGIE project, part of INRA's ACCAF metaprogramme, the REFORMA project funded by the ARIMNet call under the ERA-CAPS 7th EU Framework Programme and the MODEXTREME project funded by the FP7. Serge Zaka's PhD grant was financed by the Poitou-Charentes Regional Council (CPER). We would like to thank M. Baumont, A. Eprinchard, M. Jubert, M. Langot, N. Moynet and A. Philipponneau for their assistance with the experiments.



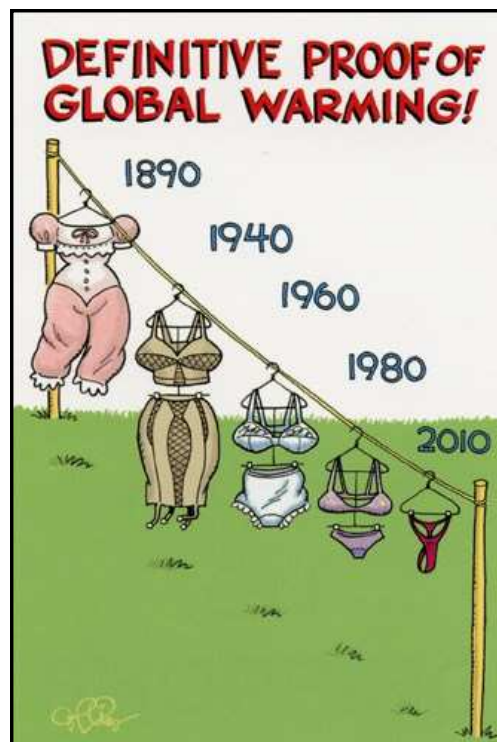
Décharge inter-nuageuse sous cellule isolée

Chouppes, Vienne, 05 mai 2015

C

hapitre 3

The thermal acclimation of photosynthesis only presents limited intraspecific variations in a perennial crop selected over a broad climatic range





Coup de foudre sous complexe multicellulaire désorganisé

Clermont-Ferrand, Puy-De-Dôme, 18 juillet 2015

S

ommaire

I—Abstract 38

II—Introduction 39

III—Materials and methodes 41

1—Plant materials and growing conditions 41

2—Gas exchange measurements and determination of photosynthetic parameters 42

3—Leaf traits 42

4—Thermal optimum and determination of the temperature dependencies of photosynthetic parameters 42

5—Determination of the limiting steps of photosynthesis 43

6—Statistical analyses 43

IV—Results 44

1—Impact of growth temperature on leaf growth and leaf nitrogen content 44

2—Impact of growth temperature on the net assimilation rate at 25°C 44

3—Acclimation of net assimilation to growth temperature 44

4—Impact of growth temperature on photosynthesis parameters and their responses to leaf temperature 45

5—Impact of growth temperature on the limiting step of photosynthesis 45

V—Discussion 47

1—Acclimation of the thermal optimum of net photosynthesis occurred over a broad range of growing temperature irrespective of temperate and Mediterranean origins 47

2—Homeostasis of light-saturated photosynthesis occurred within a narrower range of growing temperatures 48

3—Temperate and Mediterranean genotypes differed in their tolerance to high temperatures 49

I — Abstract

The cause of thermal acclimation of photosynthesis was analysed in alfalfa (*Medicago sativa* L.) cultivars originating from temperate and Mediterranean areas. Experiments were carried out at seven growth temperatures between 5°C and 35°C. Irrespective of cultivar origin, a clear shift in the temperature responses of photosynthesis was observed as a function of growth temperature, affecting thermal optimum of photosynthesis (T_{opt}), maximum net assimilation rate ($A_{400^{opt}}$) and net assimilation rate at 25°C ($A_{400^{25}}$). For both cultivars, T_{opt} values increased linearly in leaves grown between 5°C and 35°C ($T_{opt}=0.48*T_{growth}+17.39$, $R^2 = 0.85$). Relative homeostasis of $A_{400^{25}}$ and $A_{400^{opt}}$ was found between 10°C and 30°C growth temperatures, but sharp declines were recorded at 5°C and 35°C. Homeostasis was achieved in part through modifications to leaf nitrogen content, which increased at extreme temperatures. Significant changes were also recorded regarding nitrogen partitioning in the photosynthetic apparatus and in the temperature dependence of photosynthetic parameters. The cultivars differed only in terms of the temperature response of photosynthetic parameters, with Mediterranean genotypes displaying a greater sensitivity of the maximum rate of Rubisco carboxylation to elevated temperatures. It was concluded that intra-specific variations in the temperature acclimation of photosynthesis exist among alfalfa cultivars, but that Mediterranean genotypes are unlikely candidates to improve thermo-tolerance to high temperatures.

Key words: Temperature acclimation – Intra-specific variability – Farquhar model – *Medicago sativa* L. – Homeostasis – Leaf traits

II — Introduction

Because plants cannot move, adaptation of their photosynthetic characteristics is essential to maximize performance at their growth temperature (T_{growth}) (Berry and Bjorkman, 1980; Sage and Kubien, 2007; Way and Yamori, 2014; Yamori *et al.*, 2014). In addition to short-term responses of photosynthesis, the thermal acclimation of the photosynthetic system has long been acknowledged as a phenomenon (Mooney *et al.*, 1978; Berry and Bjorkman, 1980). It is now seen as a critical process to predict impacts of climate change (IPCC, 2014) and infer species adaptation (Kattge and Knorr, 2007; Gunderson *et al.*, 2010).

Berry and Bjorkman (1980) defined photosynthetic acclimation as “environmentally induced changes in photosynthetic characteristics that result in an improved performance under the new growth regime”. The thermal acclimation of photosynthesis has been associated with modifications to several photosynthetic variables (Way and Yamori, 2014) which include: (i) shifts in the thermal optimum (T_{opt}) of photosynthesis toward a new T_{growth} , (ii) a relative homeostasis of the maximum photosynthetic rate between T_{growth} (Cowling and Sage, 1998; Gunderson *et al.*, 2010), and (iii) altered photosynthetic characteristics measured at 25°C, such as the ratio between the maximum electron transport rate (J_{max}) and the maximum rate of Rubisco carboxylation (V_{cmax}) (Berry and Bjorkman, 1980; Leuning, 1997; Medlyn *et al.*, 2002; Leuning, 2002). Growth temperature is also known to affect leaf expansion (Louarn *et al.*, 2010) and the structure of mature leaves (Bula, 1972; Ku and Hunt, 1973; Hanson *et al.*, 1988). Ultimately, growth effects alter leaf traits, such as the final leaf area (L_{area}), the specific leaf area (SLA) and the amount of nitrogen per unit area (N_a) (Field and Mooney, 1986; Reich *et al.*, 1998; Garnier *et al.*, 1999; Hikosaka, 2004), which are tightly related to photosynthetic capacity (Evans, 1989; Yamori *et al.*, 2005). These growth responses may in part be adaptive, and contribute to the thermal acclimation of photosynthesis (Onoda *et al.*, 2004; Sage and Kubien, 2007).

Inter-specific differences in the thermal acclimation of photosynthesis have been studied extensively within each of the different photosynthetic pathways (Sage and Kubien, 2007; Yamori *et al.*, 2014). Among C_3 species, significant inter-specific differences have been reported relative to the magnitude of responses (Mooney, 1980; Bunce, 2000; Yamasaki *et al.*, 2002; Hikosaka *et al.*, 2006; Yamori *et al.*, 2010; Yamori *et al.*, 2014). These differences were to some extent linked to the ecological thermal niches of species. For instance, cold-tolerant herbaceous species displayed a more marked degree of maximal temperature homeostasis and a greater ability to shift T_{opt} than cold-sensitive ones (Yamori *et al.*, 2010). Among trees, species adapted to habitats with broader seasonal or diel temperature variations have also been reported to have greater capacities for acclimation (Cunningham and Read, 2002). The mechanisms underpinning these inter-specific differences have not been fully elucidated. However, differences in the capacity to balance nitrogen partitioning in the photosynthetic apparatus with growth temperature were associated with differences in thermal acclimation among herbaceous species (Onoda *et al.*, 2005; Hikosaka *et al.*, 2006; Yamori *et al.*, 2010). Differences in the ability to adjust the temperature dependencies of photosynthetic reactions limiting CO_2 assimilation, namely the

rates of ribulose-1,5-biphospate (*RuBP*) carboxylation and regeneration, were also identified (Bunce, 2000). Finally, differences have been reported in the heat stability of Rubisco activase, resulting in the de-activation of Rubisco (ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase) at lower temperatures in species adapted to cold environments (Salvucci and Crafts-Brandner, 2004; Hikosaka *et al.*, 2006; Sage *et al.*, 2008).

By comparison, the study of intra-specific variations in thermal acclimation has received far less attention. A couple of studies showed that differences exist among ecotypes (Bjorkman *et al.*, 1975; Pearcy, 1977; Mooney, 1980; Ishikawa *et al.*, 2007). However, little is known about the range of plasticity existing within a species compared to the inter-specific range, in part because most previous studies were limited to comparing two T_{growth} only. Furthermore, positive relationships were found between the acclimation potential and the altitude or thermal regime of ecotypes in some (Ishikawa *et al.*, 2007), but not all species (Teskey and Will, 1999; Gunderson *et al.*, 2000). Nevertheless, it is still necessary to determine how intra-specific diversity in terms of photosynthesis acclimation might be related to the ability of a species to occupy a broad range of habitats and achieve this acclimation.

The objectives of the present study were to characterize the differences in thermal acclimation between alfalfa (*Medicago sativa* L.) cultivars originating from contrasting temperate and Mediterranean areas, and to analyse the mechanisms in play. Alfalfa is a temperate perennial forage legume with a broad geographic distribution that ranges from Northern Europe and Canada to North Africa and Florida (Michaud *et al.*, 1988). It can generally cope with cold winters, as well as hot dry summers, and could potentially express a broad thermal acclimation of photosynthesis (Yamori *et al.*, 2014). The species has been shown to present significant genetic diversity for heat and cold tolerance (McKenzie *et al.*, 1988) as well as maximal photosynthesis at 25°C (Delaney and Dobrenz, 1974; Heichel *et al.*, 1988). We compared the thermal acclimation of two cultivars and two clones propagated from cuttings at seven growth temperatures between 5°C and 35°C. Thermal acclimation was analysed in terms of leaf traits, thermal optimum, maximum photosynthesis and photosynthetic parameters (V_{max} , J_{max} and their temperature dependencies) at each T_{growth} . The Farquhar model (Farquhar *et al.*, 1980) was used to infer the relative importance of the different photosynthetic parameters to the thermal acclimation observed.

Plant material	Breeder	Origins
Harpe cv.	Jouffray-Drillaud (1996)	Temperate
Barmed cv.	Barenbrug France (2002)	Mediterranean
Clone G3 from Orca cv.*	Carneau Frères (1966)	Temperate
Clone 7_7 from Demnate cv.*	Moroccan landrace	Mediterranean

Tableau 5—Description of the alfalfa cultivars and clones used

* selected from a collection of clones described in [Maamouri et al. \(2015\)](#).

III —Materials and methods

1—Plant materials and growing conditions

A series of experiments was performed in a 8.1 m² growth chamber (model 97132/7NU, Froids et Mesures, Beaucouzé, France) at the INRA Lusignan research station, France. Independent experiments were carried out successively at seven growth temperatures (T_{growth}), ranging from 5°C to 35°C with 5°C increments. During each experiment, two alfalfa (*Medicago sativa* L.) commercial cultivars and two clones propagated from stem cuttings were used, selected on the basis of their contrasting Mediterranean and temperate origins (Tableau 5). Because alfalfa cultivars are synthetic varieties (i.e. populations of half-sibs containing significant genetic diversity; Julier *et al.*, 2000), clones were used in order to replicate identical genotypes in the different experiments. One clone and eight seedlings of each cultivar were replicated 4 times in a random block design.

The cuttings were produced in a greenhouse about three months before each experiment. Seeds of the synthetic varieties were pre-germinated in the dark at 25°C for 96 hours before each experiment. Seedlings and clone cuttings were transplanted individually into 1.5L pots (10 x 20 cm cylindrical pots) filled with fine quartz (0.8-1.4 mm mesh). The pots were ferti-irrigated with a complete nutrient solution at intervals ranging from three times (5°C) to eight times a day (35°C). At the 15°C T_{growth} , a problem encountered during the propagation of the cuttings prevented their study.

Two phases were distinguished during each experiment. First, a conditioning period at 25°C and 70% relative humidity was applied for three weeks. At the end of this period, plant development had achieved five leaves on the main stems of seedlings, and 8-11 leaves on cuttings. The plants were then placed at the studied T_{growth} for a period corresponding to five phyllochrons. The air temperature was adjusted to ensure a daily average leaf temperature of T_{growth} . Day/night temperatures were thus 5/3, 10/8, 15/13, 20/18, 25/23, 30/28 and 35/33°C at T_{growth} of 5, 10, 15, 20, 25, 30 and 35°C, respectively. The vapour pressure deficit (VPD) was maintained below 1.5 kPa at all T_{growth} by adjusting the relative humidity. Lights were set on a 14-h/10-h (light/dark) photoperiod (POWERSTAR, HQI-BT 400WD lamps, OSRAM, Munich, Germany). The photosynthetic photon flux density ($PPFD$) measured at the pot level ranged from 400 to 450 $\mu\text{mol photon m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

2—Gas exchange measurements and determination of photosynthetic parameters

At the end of each experiment, gas exchange measurements were performed using a portable photosynthesis system (LI-6400, Li-Cor, Lincoln, NE, USA). The youngest mature leaf on the main stem (i.e. node ranks 8-9 for seedlings and 12-16 for cuttings) were used for each plant

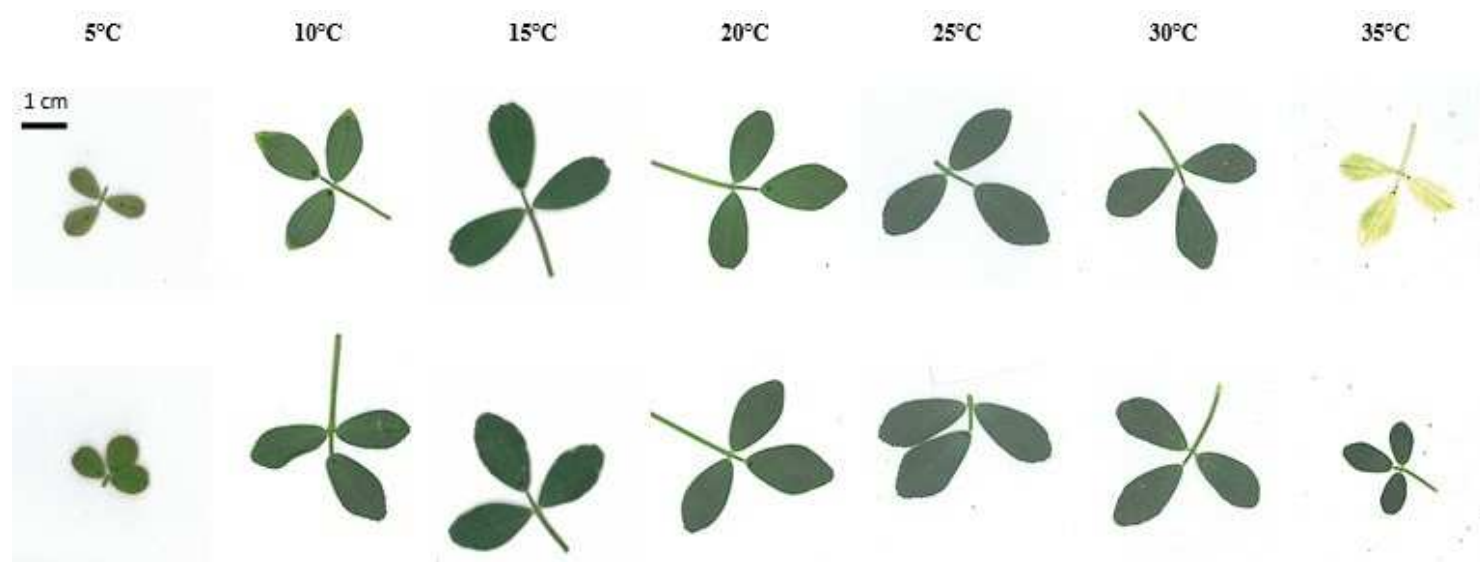


Figure 29—Alfalfa leaves of Mediterranean (Barmed cv) and temperate (Harpe cv) cultivars grown at different temperatures. Measurements were performed on the youngest mature leaf of the main stem at the end of the experiment (i.e. node ranks 8-9). The horizontal bar represents 1 cm.

(Figure 29). Light saturated net photosynthesis at ambient CO₂ (400 ppm, PPFD of 1500 μmol photon m⁻².s⁻¹) and dark respiration were measured at 25°C ($A_{400^{25}}$) and T_{growth} ($A_{400^{growth}}$) on four (clones) or eight (seedlings) plants per cultivar. In addition, the responses of A to internal CO₂ concentration (C_i) at the substomatal level (A - C_i curves) were determined on the cuttings leaves. Different levels of C_i were obtained by modifying the ambient CO₂ concentration (C_a) in the leaf measurement chamber. The A - C_i curves were compiled as proposed by Long and Bernacchi (2003). First, the value of A at the actual C_a level was recorded, and then C_a was gradually reduced to five different levels below the ambient concentration. Thereafter, C_a was returned to the initial value and increased to seven different levels up to 1500 μmol.mol⁻¹. Each C_a step was maintained for 5 minutes in order to record stable values. All curves were compiled at 1500 μmol.m⁻².s⁻¹ PPFD, the leaf temperature was controlled at 25°C and the VPD between the leaf and the air was kept at 1 ± 0.5 kPa. The photosynthetic parameters (V_{max} and J_{max}) were estimated simultaneously by fitting the biochemical model developed by Farquhar *et al.*, (1980) to the whole A - C_i curve, according to the procedure proposed by Sharkey *et al.* (2007). A - C_i curves and photosynthetic parameters were determined at five different leaf temperatures (T_{growth} , 10, 25, 35 and 42°C) for each cutting.

3—Leaf traits

Immediately after the gas exchange measurements, the leaves were scanned (Konica Minolta C352/C300, Konica Minolta Sensing, Osaka, Japan). The leaf area (L_{area}) was determined by image analysis (ImageJ software, <http://rsbweb.nih.gov/ij/>). The leaves were then dried at 60°C for 2 days, weighed to determine their dry mass and ground in a vibrating ball mill (MM400, Retsch GmbH and Co, Haan, Germany). Leaf samples were analysed with an elemental analyser (model EA 1108, Carlo Erba Instruments, Milan, Italy) to determine their N concentration. The Specific Leaf Area (SLA , m².g⁻¹) and leaf nitrogen content per unit of area (N_a , g N.m⁻²) were then calculated.

4—Thermal optimum and determination of the temperature dependencies of photosynthetic parameters

The response curves were fitted to temperature using the *nls* procedure under R software (R Development Core Team, 2005). The thermal optimum and response to temperature of light saturated net photosynthesis at 400 ppm CO₂ were determined using a beta function (Eqn. 6, Yan and Hunt, 1999):

$$A_{400} = A_{400}^{opt} \cdot \left[\left(\frac{T - T_{min}}{T_{opt} - T_{min}} \right) \cdot \left(\frac{T_{max} - T}{T_{max} - T_{opt}} \right)^{\frac{T_{max} - T_{opt}}{T_{opt} - T_{min}}} \right] \quad \text{Eqn (6)}$$

The temperature dependencies of V_{max} and J_{max} were fitted using the Arrhenius model if there was an exponential increase with temperature (Eqn 27), or using a modified Arrhenius function if a significant decline was measured at high leaf temperatures (Eqn 8.):

$$r = \frac{\exp \left[C - \left(\frac{\Delta H_a}{R \cdot T_1} \right) \right]}{P^{25}} \quad \text{Eqn (7)}$$

$$r = \frac{\frac{\exp \left[C - \left(\frac{\Delta H_a}{R \cdot T_1} \right) \right]}{1 + \exp \left[\left(\frac{\Delta S}{R} \right) - \left(\frac{\Delta H_d}{R \cdot T_1} \right) \right]}}{P^{25}} \quad \text{Eqn (8)}$$

where r is the rate normalized by the parameter value at 25°C, C is equal to $1 + \exp[(\Delta S \cdot T_0 - \Delta H_d) / (R \cdot T_0)]$ (no dimension), T_1 is the leaf temperature.

5—Determination of the limiting steps of photosynthesis

The model developed by [Farquhar *et al.* \(1980\)](#) was used to infer the limiting steps of photosynthesis in the response of $\mathcal{A}$ to temperature under the different combinations of genotypes and growth temperatures studied. The version implemented on the OpenAlea Modelling Platform was used ([Prieto *et al.*, 2012](#)) with the default parameters for alfalfa ([Louarn *et al.*, 2015](#)). All the variables, parameters and symbols used are detailed in [Abbreviation](#). The Farquhar model assumes that the net photosynthetic rate is limited by either the activation state, quantity and kinetic properties of Rubisco ($\mathcal{A}_c$) or $RuBP$ regeneration in the Calvin cycle ($\mathcal{A}_r$):

$$\mathcal{A}_c = \frac{V_{c \max} \cdot C_i}{C_i + K_c \cdot \left(1 + O/K_o \right)} \left(1 - \frac{\Gamma^*}{C_i} \right) - R_d \quad \text{Eqn (9)}$$

$$\mathcal{A}_r = \frac{J \cdot C_i}{4 \cdot C_i + 8 \cdot \Gamma^*} \left(1 - \frac{\Gamma^*}{C_i} \right) - R_d \quad \text{Eqn (10)}$$

It was assumed that the kinetic properties of Rubisco (K_c , K_o , and Γ^* which depend on the specificity factor of the Rubisco for CO_2 and O_2) were constant between genotypes and growth temperatures ([Harley *et al.*, 1992](#); [Bernacchi *et al.*, 2001](#); [Sharkey *et al.*, 2007](#)). Les descriptions des équations utilisées pour le modèle de photosynthèse sont données en [Annexe 1.1](#), [1.2](#) et [1.3](#).

For each genotype and T_{growth} , the photosynthetic parameters and their temperature dependencies were used to examine the relationship between changes in the $\mathcal{A}_{400}$ response to temperature and changes in parameter values. First of all, simulations were performed using the parameters actually measured in each situation. Then, three series of simulations were conducted to assess the sensitivity of T_{opt} and the overall temperature response shape to photosynthetic parameters: i) assuming a constant ratio between J_{max}^{25} and V_{cmax}^{25} , ii) assuming unchanged temperature dependencies for V_{cmax} and J_{max} and iii) assuming both a constant ratio and unchanged temperature dependencies.

6—Statistical analyses

Statistical analyses were performed using R software ([R Development Core Team, 2005](#)). Analyses of variance (ANOVA, *aov* procedure) were used to test for significant differences between means. Linear regression lines were fitted to the data using the *lm* procedure.

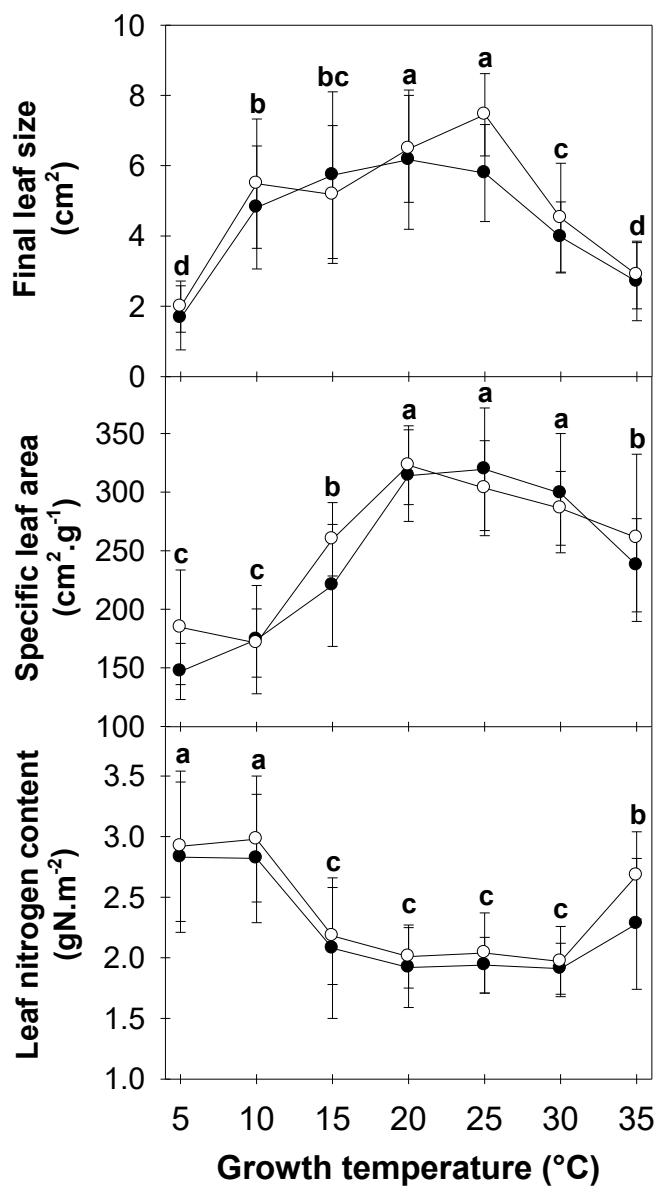


Figure 29 – Impact of growth temperature on the final leaf size, specific leaf area and leaf nitrogen concentration of two alfalfa cultivars of temperate (open circles, Harpe cv) and Mediterranean (filled circles, Barmed cv) origins. Leaves were all sampled on the main stem between node ranks 8 and 9. The letters indicate homogeneous groups of means between the different growth temperatures (Fisher's LSD test). No significant cultivar effect was found.

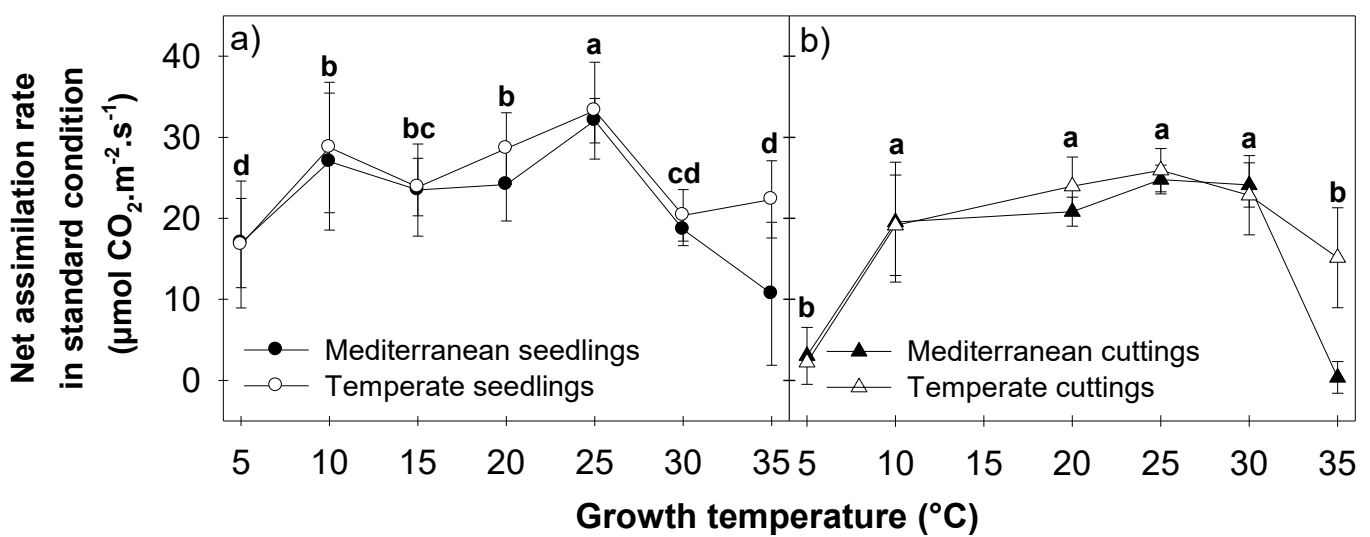


Figure 30 – Impact of growth temperature on the net rate of light-saturated photosynthesis measured at 25°C and 400 ppm CO₂ (A₄₀₀²⁵) on seedlings (a) and cuttings (b) of alfalfa of Mediterranean (filled symbols) and temperate (open symbols) origins. Measurements were performed on the youngest mature leaf of the main stem at the end of the experiment (i.e. node ranks 8-9 for seedlings and 12-16 for clones). The letters indicate homogeneous groups of means between the different growth temperatures (Fisher's LSD test).

IV —Results

1—Impact of growth temperature on leaf growth and leaf nitrogen content

The impacts of growth temperature (T_{growth}) on final leaf size (L_{area}), specific leaf area (SLA) and leaf nitrogen content (N_a) are presented in [Figure 29](#). Growth temperature significantly affected the three leaf traits studied (ANOVA, $P < 10^{-11}$) in both seedling ([Figure 29](#)) and cutting (not shown) plants. The final leaf size was highest at intermediate T_{growth} (20°C and 25°C) and was smaller at both ends of the temperature range tested (5°C and 35°C). SLA was also maximum at a moderate T_{growth} (20°C to 30°C). The reduction in SLA due to low T_{growth} (5°C and 10°C) appeared to be greater than that observed at high temperatures (35°C) within the range tested. Concerning the nitrogen content, N_a patterns mirrored the pattern observed for SLA . N_a was lowest at a moderate T_{growth} (15°C to 30°C) and maximum at extreme T_{growth} values (5°C, 10°C and 35°C). ANOVA analyses did not demonstrate any significant differences regarding the origins of the plants in terms of L_{area} and SLA (ANOVA, $P > 0.2$), but were significant for N_a ($P < 0.05$).

At a T_{growth} of 35°C, symptoms of thermal stress became apparent in the form of heat-bleached leaves on some plants from the Mediterranean cultivars, but never on plants from temperate cultivars ([Figure 29](#)). These symptoms occurred at a frequency of about 30% in the Barmed cv. and were observed on the 7_7 clone.

2—Impact of growth temperature on the net assimilation rate at 25°C

The impact of growth temperature on the net rate of light saturated photosynthesis measured under standard conditions (i.e. at a leaf temperature of 25°C, $A_{400^{25}}$) is presented in [Figure 30](#). A significant effect of T_{growth} on $A_{400^{25}}$ was observed in both seedlings and cuttings from temperate and Mediterranean origins (ANOVA, $P < 10^{-9}$). $A_{400^{25}}$ remained relatively constant over a broad range of T_{growth} between 10°C and 30°C. However, a drop at extreme T_{growth} values (5°C and 35°C) was observed for both alfalfa cultivars and cuttings. The different plant materials displayed similar response patterns, but with slight differences between seedlings and cuttings (ANOVA, $P = 0.2$). In either plant materials, Mediterranean and temperate origins did not affect $A_{400^{25}}$, except at the 35°C growth temperature when Mediterranean plants displayed a decreased photosynthetic capacity.

3—Acclimation of net assimilation to growth temperature

The responses of A_{400} to leaf temperature are presented at the different growth temperatures in [Figure 31](#). A clear shift in the temperature responses of photosynthesis was observed as a function of T_{growth} , affecting both the optimal temperature (T_{opt}) and the net assimilation rate at T_{opt} ($A_{400^{opt}}$). Over the whole range of growth temperatures, T_{opt} (as determined by fitting a beta

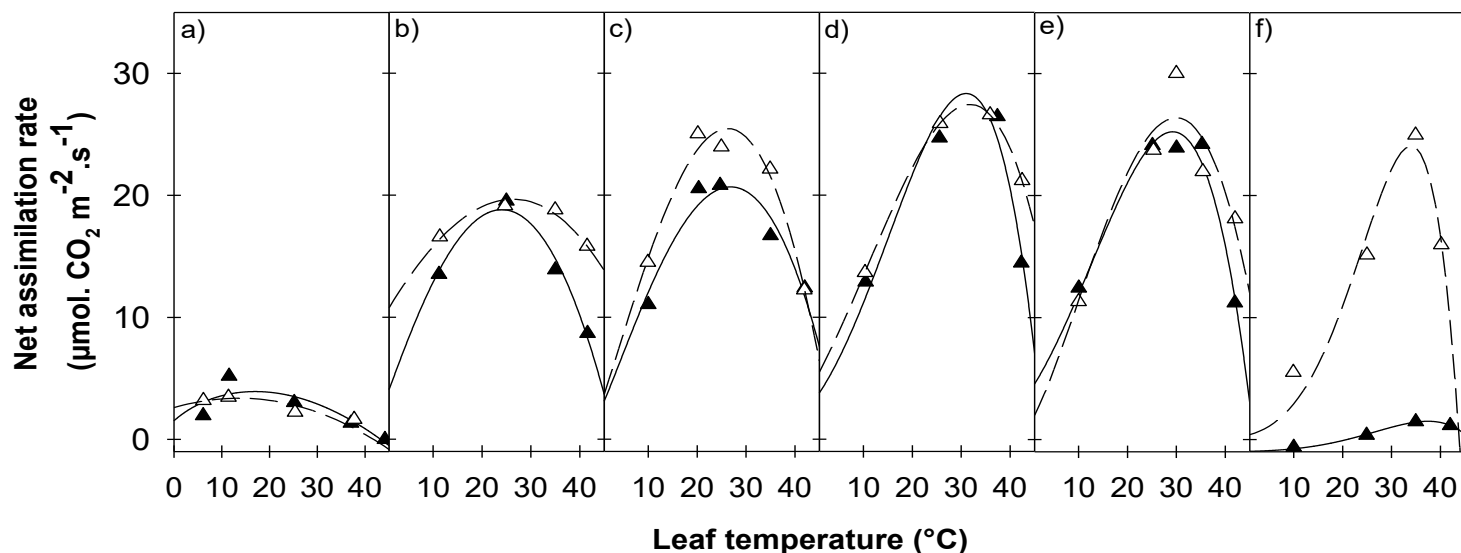


Figure 31—Temperature responses of the net assimilation rate at ambient CO₂ (A_{400}) for growth temperatures of 5°C (a), 10°C (b), 20°C (c), 25°C (d), 30°C (e) and 35°C (f). Data are presented for two alfalfa cuttings of Mediterranean (filled triangles, 7_7 cutting) and temperate (open triangles, G3 cutting) origins. Lines represent fits of Eqn 6. Each point is the average of measurements on three to four mature leaves (node ranks 12-16).

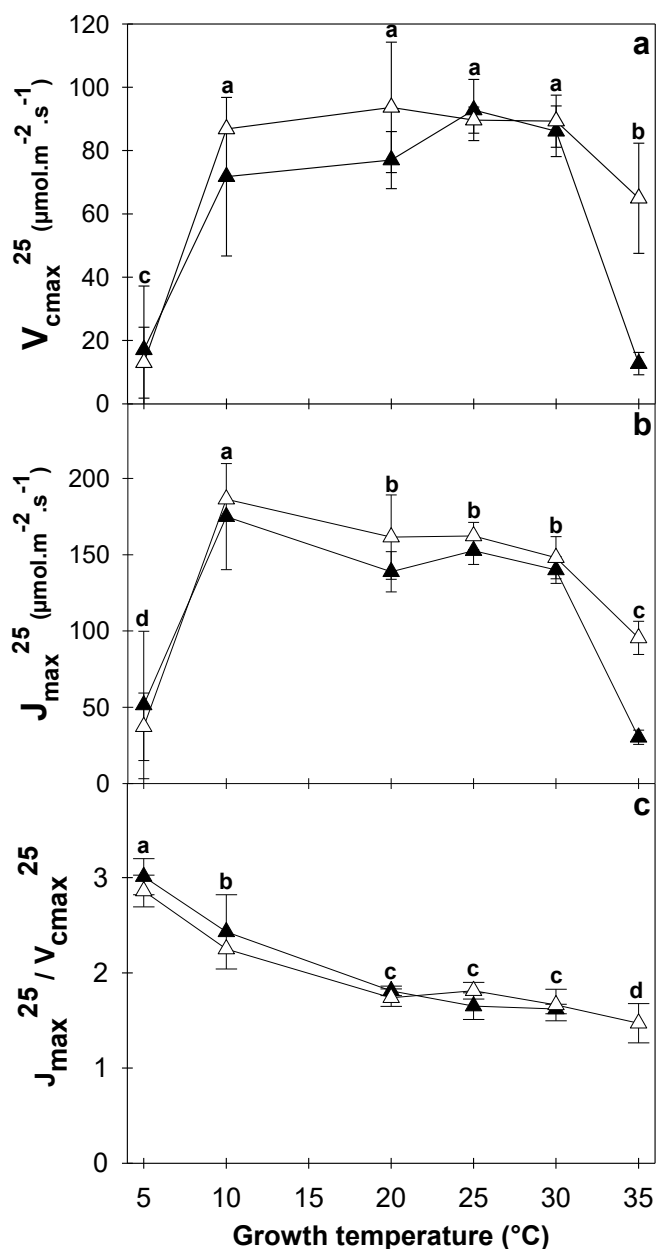


Figure 32—Impact of growth temperature on the maximum catalytic rate of Rubisco (V_{cmax}^{25} , a), the maximum electron transport rate (J_{max}^{25} , b) and their ratio (c, $J_{max}^{25}/V_{cmax}^{25}$) for two alfalfa genotypes of Mediterranean (filled triangles, 7_7) and temperate (open triangles, G3) origins. The letters indicate homogeneous groups of means between the different growth temperatures (Fisher's LSD test).

function, Eqn 6) rose regularly from about 18°C (for leaves grown at 5°C) to 35°C (for leaves grown at 35°C). An acclimation of the response curve thus occurred in the two genotypes studied, which tended to maximize photosynthetic rates within a temperature range close to the growth temperature. However, at the same time, A_{400}^{opt} did not remain constant (ANOVA, $P=0.2$). The maximum rate peaked for leaves grown at 25°C and was significantly reduced with T_{growth} below 15°C and above 30°C. A marked difference in the maximum rates of the two genotypes was observed at a T_{growth} of 35°C, but not with the other T_{growth} . Significant differences were also observed between the two genotypes relative to photosynthetic rates at high T_{leaf} (42°C), the Mediterranean genotype displaying an accentuated decrease at 10°C, 25°C and 30°C T_{growth} (ANOVA, $P>0.2$). This resulted in slightly altered shapes of the response curves.

4—Impact of growth temperature on photosynthetic parameters and their responses to leaf temperature

The photosynthetic parameters determined under standard conditions are presented in Figure 32 at the different growth temperatures. The V_{cmax}^{25} and J_{max}^{25} parameters were significantly affected by T_{growth} (ANOVA, respectively $P < 10^{-6}$). V_{cmax}^{25} values remained constant between 10°C and 30°C, but were lower at 5°C and 35°C. The values of J_{max}^{25} , on the other hand, decreased between 10°C and 30°C and presented a relatively more limited drop at 5°C. Overall, the $J_{max}^{25} / V_{cmax}^{25}$ ratio fell regularly for leaves grown at between 5°C and 35°C (Figure 32c). No significant differences between genotypes from temperate and Mediterranean origins were observed, except at 35°C where the declines in both V_{cmax}^{25} and J_{max}^{25} were more pronounced in the Mediterranean genotype.

At each T_{growth} , the dependencies of photosynthetic parameters on leaf temperature were also determined. The parameters of these response curves are summarized in Annexe 8. Figure 33 presents three examples of these curves at contrasting growth temperatures for the two cuttings studied. The responses of V_{cmax} and J_{max} to leaf temperature were modified by growth temperature in both genotypes. The magnitude of the normalized responses increased with the rise in growth temperature for both V_{cmax} and J_{max} . In addition, changes to the response curves differed between the temperate and Mediterranean genotypes. V_{cmax} displayed a typical increasing Arrhenius response curve (Eqn 7) irrespective of T_{growth} in the temperate genotype, whereas a shift toward an optimum curve (best fitted by a Johnson function, Eqn 8) was observed in the Mediterranean genotype grown at 25°C and 30°C. Similarly, J_{max} responses to leaf temperature appeared to be flatter in the Mediterranean genotype at the highest T_{growth} (25°C and 30°C). The rates did not exceed 1.7 at these temperatures, while they reached 2 in the temperate genotype.

5—Impact of growth temperature on the limiting step of photosynthesis

The photosynthetic parameters and their responses to leaf temperature (Annexe 8) were used as inputs for the Farquhar model in order to investigate their respective roles in the acclimation of photosynthesis to T_{growth} (Annexe 1). When the whole set of measured parameters was

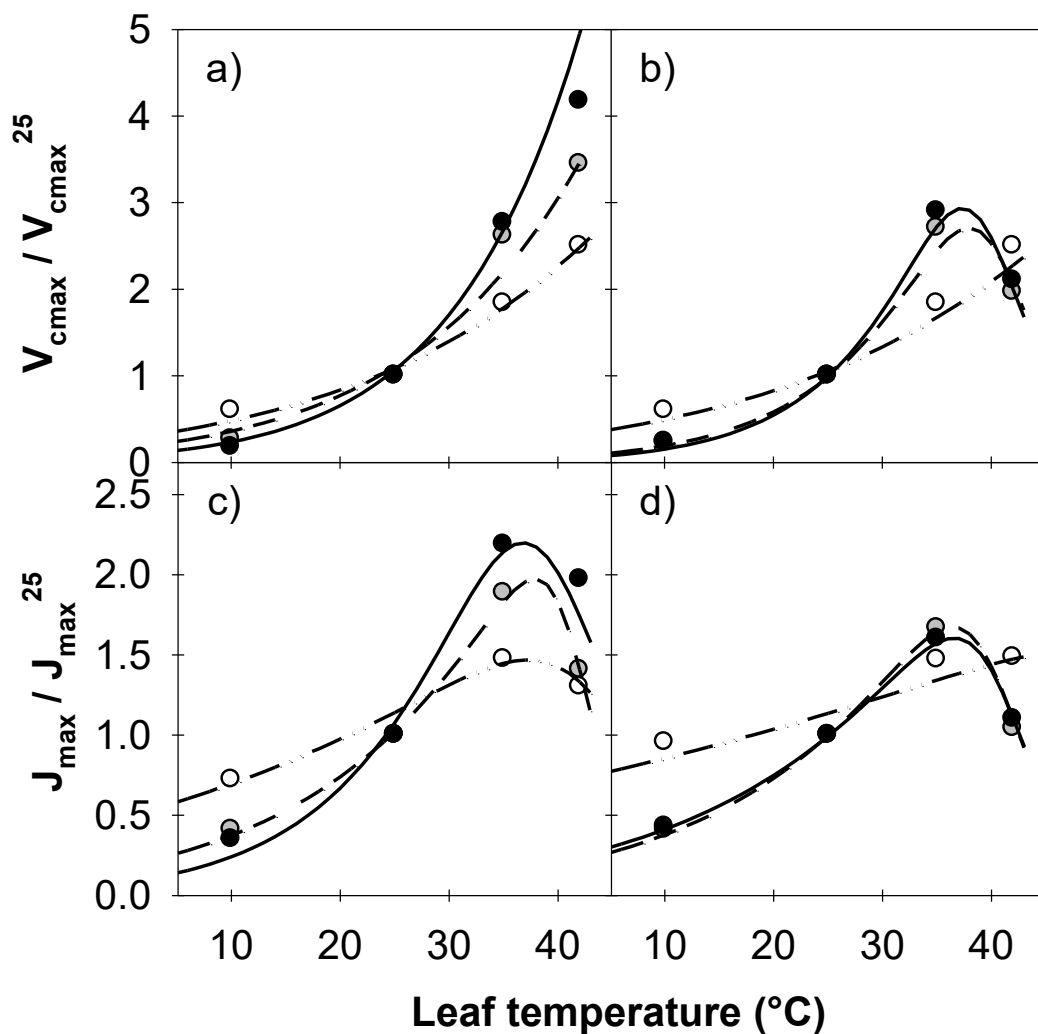


Figure 33—Temperature dependencies of the maximum rate of Rubisco carboxylation (V_{cmax} , a-b) and maximum electron transport rate (J_{max} , c-d) of alfalfa leaves grown at different temperatures. Data are given for two genotypes of Mediterranean (b-d, 7_7) and temperate (a-c, G3) origins at growth temperatures of 5°C (open circles), 25°C (grey circles) and 30°C (filled circles). Normalizations by the rates at 25°C were performed. The lines represent fits of either Eqn 7 or Eqn 8, the parameters of which are given in Annex 8

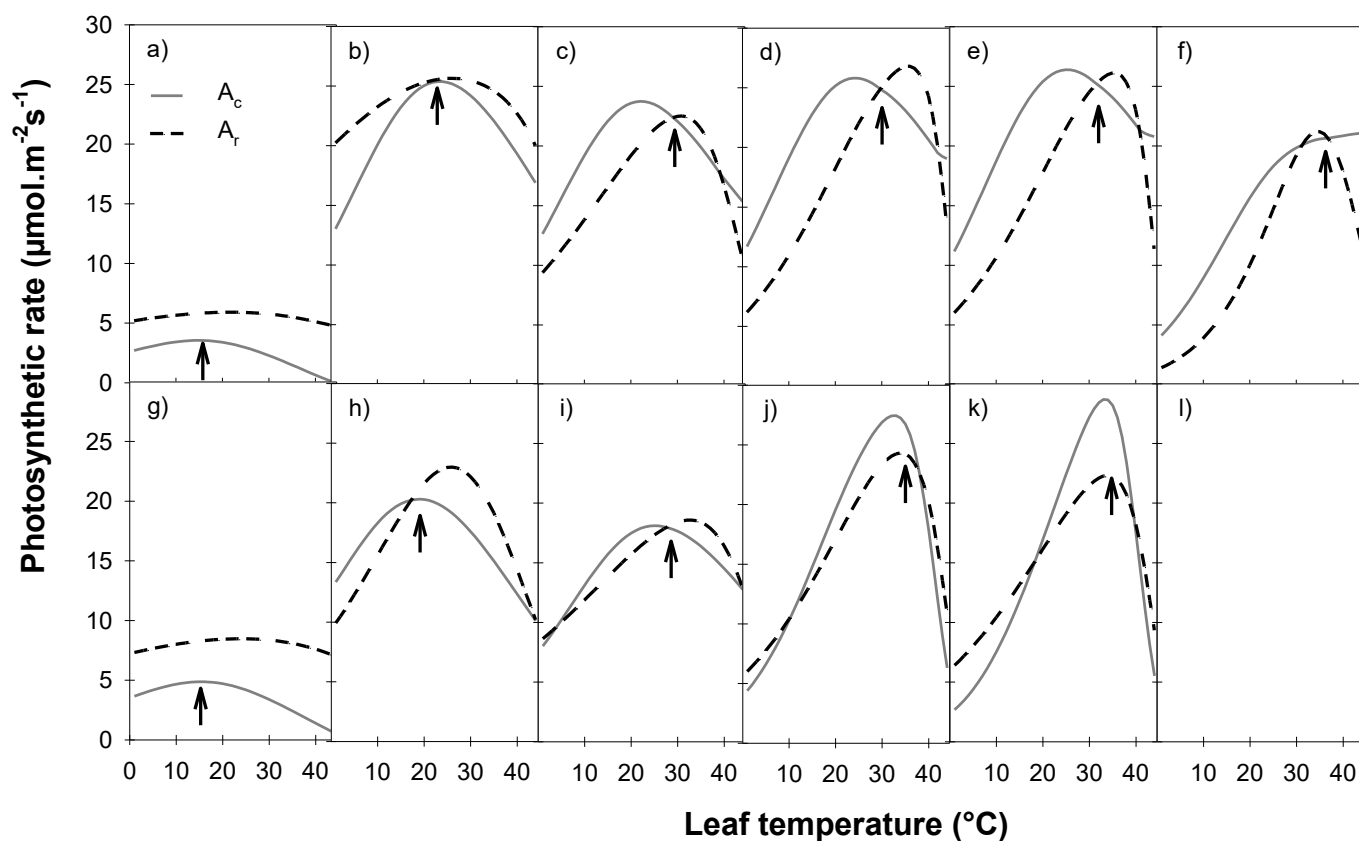


Figure 34—Predicted responses to leaf temperature of the RuBP carboxylation limited (full line, A_c) and the RuBP regeneration limited (dotted line, A_r) assimilation rates at 400 ppm CO_2 and growth temperatures of 5°C (a-g), 10°C (b-h), 20°C (c-i), 25°C (d-j), 30°C (e-k) and 35°C (f-l). Data are for two alfalfa genotypes of temperate (a-l, G3) and Mediterranean (g-l, 7_7) origins. Arrows indicate the predicted thermal optimum.

applied, the model proved able to account for the changes in A_{400} observed both within (i.e. different T_{leaf}) and between T_{growth} (RMSE $< 2 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, no significant bias; [Annexe 9](#)). In the two genotypes, the relationship between observed and simulated A_{400} values did not differ from the 1:1 line ($P < 0.01$). The limiting steps of photosynthesis associated with these simulations are presented in Figure 6. As expected from the response curves of the V_{cmax} and J_{max} parameters, the temperature dependencies of the assimilation rates limited by RuBP carboxylation (A_c) and RuBP regeneration (A_r) differed at all growth temperatures. In both temperate and Mediterranean genotypes, the optimal temperature predicted by the model (arrows, Figure 6) increased with rising T_{growth} . Except at 5°C, T_{opt} was determined by the intersection of $A_{400,c}$ and $A_{400,r}$ in all the situations studied. At T_{opt} , photosynthesis was thus generally co-limited by RuBP carboxylation and RuBP regeneration. At 5°C however, $A_{400,r}$ was higher than $A_{400,c}$ irrespective of leaf temperature (about 1.5-fold), and RuBP carboxylation systematically appeared as the limiting step. Outside the optimal temperature range, the limiting step of photosynthesis also changed as a function of T_{growth} . Under cold growing conditions (i.e. below 10°C), $A_{400,c}$ fully explained the temperature dependency. By contrast, at warmer T_{growth} , $A_{400,c}$ generally appeared to be the limiting step above T_{opt} , whereas $A_{400,r}$ limited assimilation below T_{opt} .

Furthermore, a sensitivity analysis was carried out to assess the role of different parameters in acclimation of the A_{400} response to temperature. The respective impacts of the plasticity of the $J_{max}^{25}/V_{cmax}^{25}$ ratio and of changes to the temperature dependencies of J_{max} and V_{cmax} were examined ([Annexe 10](#)). Simulations which did not account for modulation of the $J_{max}^{25}/V_{cmax}^{25}$ ratio (only considering the acclimation of temperature dependencies) showed a much narrower variation in T_{opt} between growth temperatures (ranging from 25°C to 32°C) than that actually observed. By contrast, considering changes in the $J_{max}^{25}/V_{cmax}^{25}$ ratio only (unchanged temperature dependencies) led to an accurate prediction of the acclimation of T_{opt} (ranging from 20°C to 32°C), but to more inaccurate simulations of the photosynthetic rates at extreme temperatures (as reflected by the significant increase in RMSE). Under these assumptions, photosynthesis did not decrease as much as expected above 35°C leaf temperatures for T_{growth} such as 25°C or 30°C. Accounting for both processes was necessary to minimize model errors over the broad range of situations studied.

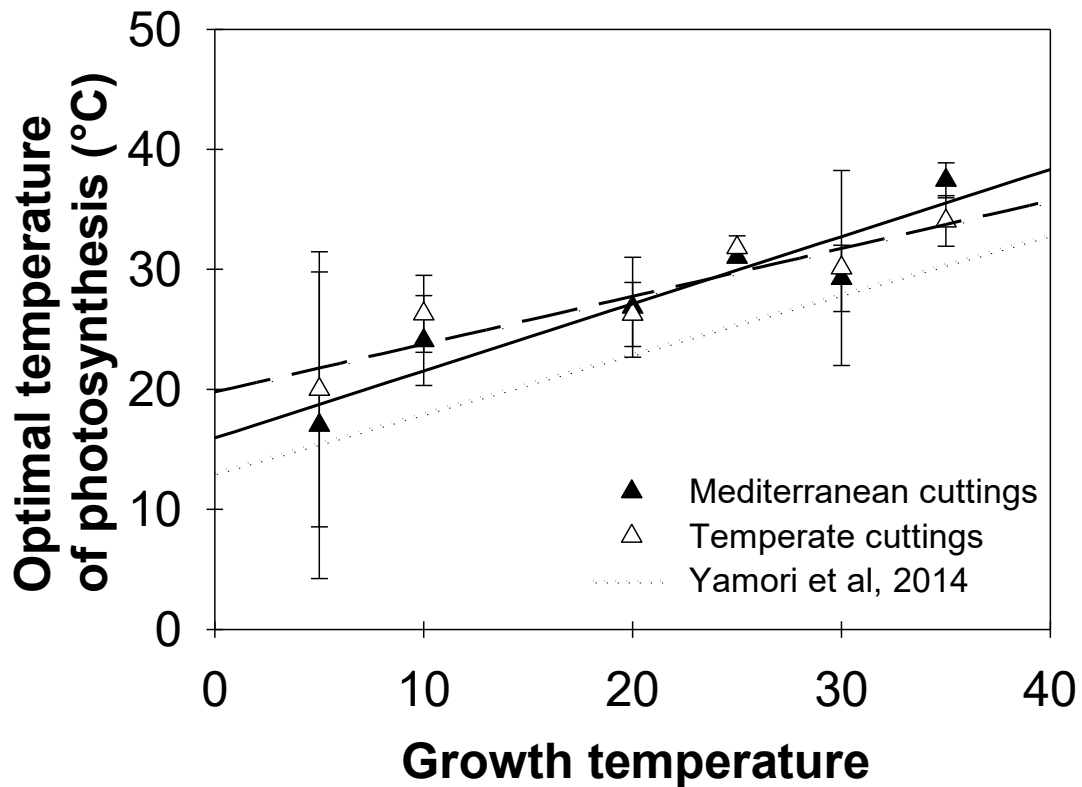


Figure 35—Impact of growth temperature on the optimal temperature of net assimilation rate measured at 400 ppm for two alfalfa genotypes of Mediterranean (filled triangles, 7_7 cutting) and temperate (open triangles, G3 cutting) origins. A linear relationship was fitted for each clone and is represented by a dashed line for Mediterranean ($y = 0.5595x + 15.943$, $R^2 = 0.77$) and a full line for temperate ($y = 0.3985x + 19.779$, $R^2 = 0.78$) materials. No significant difference was observed between clones. The common regression line was $y = 0.48x + 17.39$ ($R^2 = 0.85$). The regression line found across C_3 species by Yamori et al. (2014) is also represented (dotted line, $y = 0.4964x + 13.066$, $R^2 = 0.48$).

V — Discussion

1—Acclimation of the thermal optimum of net photosynthesis occurred over a broad range of growing temperatures irrespective of temperate and Mediterranean origins

Shifts in the optimal temperature of light saturated photosynthesis (T_{opt}) as a function of growth temperature have been reported in a number of C_3 species (e.g. [Mooney, 1980](#); [Bunce, 2000](#); [Yamasaki et al., 2002](#); [Yamori et al., 2005](#)) and are central to the thermal acclimation of CO_2 assimilation ([Yamori et al., 2014](#)). A significant plasticity of T_{opt} was also characterized for alfalfa during our experiments, increasing from about 18°C for leaves grown at 5°C to 32°C for leaves grown at 35°C. Acclimation to low and high temperatures were both covered by this range of conditions. Remarkably, the plasticity of T_{opt} observed in alfalfa alone matched the range of T_{opt} shifts reported by [Yamori et al. \(2014\)](#) across a set of contrasting C_3 species ([Figure 35](#)). The average shift in T_{opt} was about 0.48°C for each 1°C increase in T_{growth} in both temperate and Mediterranean alfalfa cultivars, as compared to 0.49 °C.°C⁻¹ on average across C_3 species ([Yamori et al., 2014](#)). Whether this high degree of T_{opt} acclimation is related to the broad geographic distribution of alfalfa and its perennial growth, or whether it is a more general feature of temperate C_3 species, still needs to be tested. However, during this study, the same range of T_{opt} variations was observed for both of the genotypes studied, irrespective of their origin. No significant difference was found in the T_{opt} - T_{growth} relationship, suggesting that the ability of a genotype to shift T_{opt} towards actual growth conditions did not necessarily depend upon the environment in which it was selected. Similarly, [Percy \(1977\)](#) and [Mooney \(1980\)](#) found identical T_{opt} variations in clones of *Atriplex lentiformis* and *Heliotropum carassivicum* collected from contrasting cool coastal and desert habitats. However, these findings differed from those of several other studies which reported differences in the acclimation potential of populations occupying ecological niches with dissimilar thermal regimes ([Berry and Björkman, 1980](#); [Ishikawa et al., 2007](#)).

The reasons for variations in T_{opt} as a function of growth temperature had previously been analysed using the biochemical model developed by [Farquhar et al. \(1980\)](#), which assumes that the photosynthetic rate may be limited by either $RuBP$ carboxylation by the Rubisco (A_c) or by $RuBP$ regeneration (A_r). Inter-specific differences have been shown in the limiting step of net assimilation at T_{opt} . [Yamori et al. \(2010\)](#) suggested that C_3 plant species could belong to one of three categories: net assimilation limited at T_{opt} by A_c (i), by A_r (ii) or co-limited and determined by the intersection of A_c and A_r (iii). Our results showed that alfalfa belonged to the co-limitation group in all cases, except at 5°C T_{growth} (A_c group). This behaviour was consistent with other cold tolerant temperate species such as wheat, rye or faba bean ([Yamori et al., 2010](#)). In the case where T_{opt} is determined by the co-limitation of A_c and A_r , the optimum temperature of net assimilation can shift through changes in the temperature dependencies of each partial reaction, and also simply because of changes to the balance between A_c and A_r , even if their

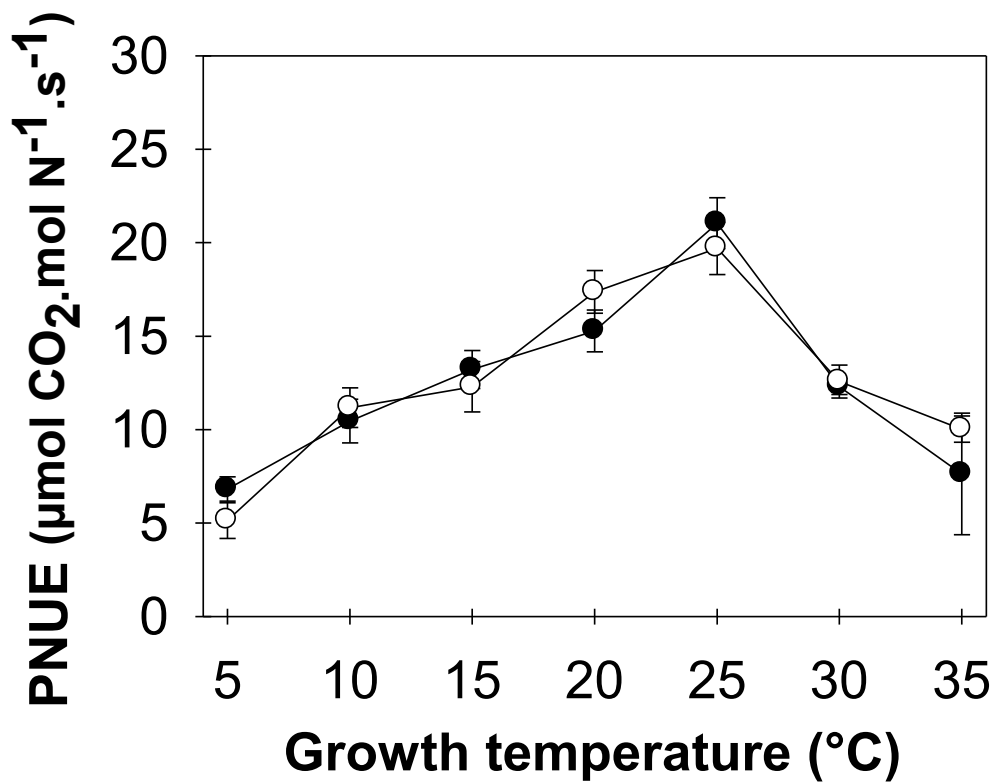


Figure 36—Impact of growth temperature (T_{growth}) on the Photosynthetic Nitrogen Use Efficiency (PNUE) of alfalfa leaves on two cuttings of Mediterranean (filled circles, 7_7 cutting) and temperate (open circles, G3 cutting) origins. PNUE was calculated as the slope of the relationship between the net assimilation rate under standard conditions (i.e. at a leaf temperature of 25°C and 400 ppm CO₂) and the leaf nitrogen content. The minimum structural N content, represented by the intercept of the relationship with the x axis, was assumed to be constant and fixed at 0.2 g N.m⁻² according to [Louarn et al. \(2015\)](#).

temperature response does not change (Farquhar and von Caemmerer, 1982). In our study, both contributed to the observed shifts in alfalfa. The temperature dependencies of V_{max} and J_{max} were modified in the two genotypes studied as a function of growth temperature, resulting in shifts of A_c and A_r . Similarly, the $J_{max}^{25}/V_{max}^{25}$ ratio decreased regularly in leaves grown at between 5°C and 35°C. However, sensitivity analysis revealed that the $J_{max}^{25}/V_{max}^{25}$ ratio had the strongest impact in determining T_{opt} (Annexe 10). Changes to the $J_{max}^{25}/V_{max}^{25}$ ratio have also been found to be the variable which correlates best to shifts in T_{opt} among different species (Onoda *et al.*, 2005; Yamori *et al.*, 2010).

The increase in this ratio at low temperatures had previously been associated with elevated concentrations of enzymes involved in the capacity of the Calvin cycle and thylakoid reactions to regenerate RuBP (Berry and Björkman, 1980; Antolin *et al.*, 2005). For instance, Ishikawa *et al.* (2007) reported an increased ratio between fructose-1,6-biphosphatase and Rubisco contents in *Plantago asiatica* genotypes able to adapt their T_{opt} at low temperatures. In our study, the $J_{max}^{25}/V_{max}^{25}$ ratio in the two genotypes displayed the same response to temperature. A significant plasticity of nitrogen partitioning in the photosynthetic apparatus was thus observed irrespective of the origin of genotypes, which might explain why the same range of T_{opt} variations was observed.

2—Homeostasis of light-saturated photosynthesis occurred within a narrower range of growing temperatures

Changes to T_{growth} not only modified nitrogen partitioning in the photosynthetic apparatus but also dramatically altered leaf growth, leaf structure (as reflected by SLA) and the leaf nitrogen content. Despite these growth modifications, an apparent homeostasis of light saturated net photosynthesis (A_{400}^{25}) was observed within a broad range of temperatures from 10°C to 30°C, irrespective of the origin of the cultivars. This temperature homeostasis of photosynthesis may play an important role in the ability of alfalfa to grow successfully in habitats with contrasting temperature regimes, and to adapt to changes in temperatures over its extended growing season (Berry and Björkman, 1980). Yamori *et al.* (2014) indeed indicated that perennial herbaceous species generally display greater temperature homeostasis of photosynthesis than deciduous woody and annual herbaceous species.

The calculation of photosynthetic nitrogen use efficiency ($PNUE$) at each growth temperature suggested that these growth modifications could be adaptive. Indeed, $PNUE$ values peaked at intermediate temperatures (25°C), falling steadily on either side of the curve (Figure 36). The photosynthetic capacity per unit of leaf nitrogen was thus not constant and was reduced under high and low growth temperatures. Modifications to CO₂ diffusion, nitrogen allocation between photosynthetic and non-photosynthetic nitrogenous compounds, and the kinetics of photosynthetic enzymes could be three possible reasons for these reductions in $PNUE$ (Field and Mooney, 1986; Reich *et al.*, 1998; Hikosaka, 2004). By modifying the structure of leaves, and increasing their nitrogen content at high and low growth temperatures, alfalfa developed responses which contributed to maintaining high rates of net assimilation per unit of leaf area. However, at the most extreme temperatures (5°C and 35°C), these structural acclimations

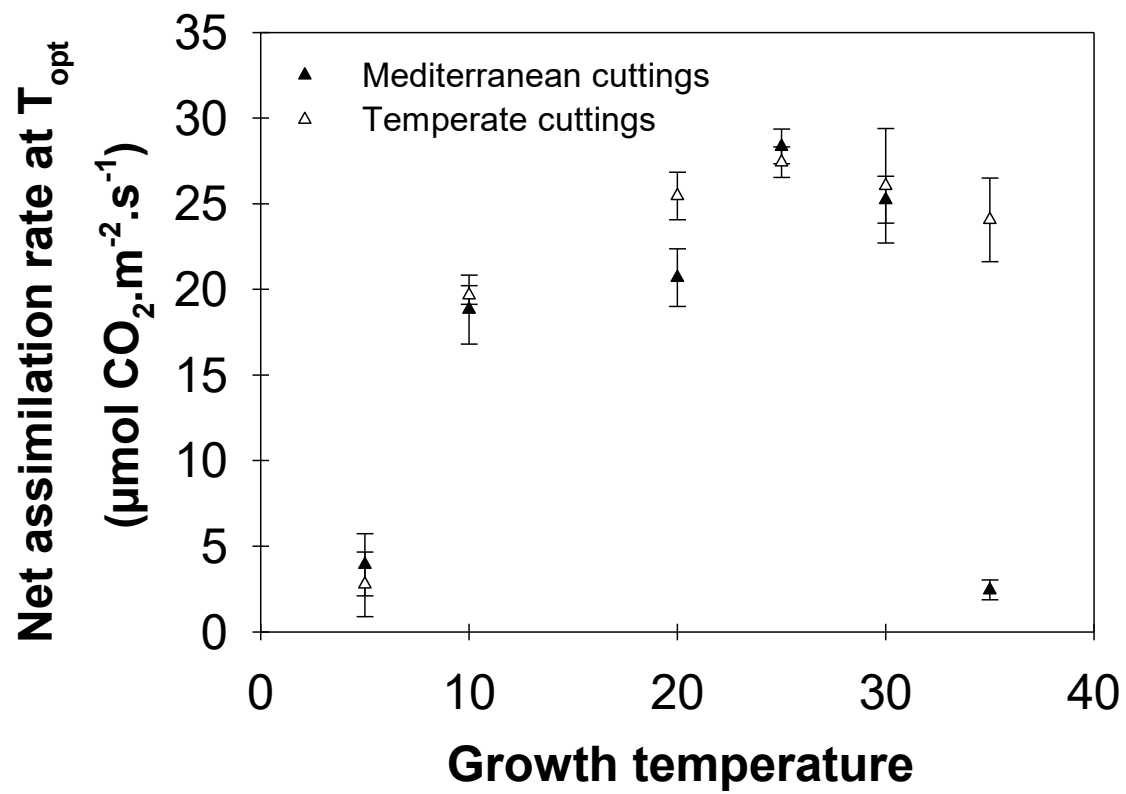


Figure 36—Impact of growth temperature the maximal light-saturated photosynthesis at T_{opt} (A_{400}^{opt}) for the two genotypes studied.

were not enough to compensate for the important drop in PNUE values, causing significant reductions in A_{400}^{25} . The same decrease was seen to affect A_{400}^{Opt} (Figure 30 et Figure 36). This suggests that, at least in alfalfa, adaptive acclimation may occur within a much narrower range of growth temperatures (10-30°C) than that within which T_{opt} may shift (5-35°C in this study).

Thermal stresses irreversibly disrupting the integrity of the photosynthetic apparatus most likely reduced maximal photosynthesis at the two extreme growth temperatures (Berry and Björkman, 1980). Although not characterized, the reduction in net assimilation seen below 10°C might be related to photo-inhibition (Jones and Kok, 1966a, b). This hypothesis is consistent with the high $J_{max}^{25}/V_{max}^{25}$ ratio observed at these temperatures, where A_c was shown to be the limiting factor of CO₂ assimilation. Over-investment in the electron transport chain may indeed provide protection against photo-oxidative damage (Hikosaka, 2005). No difference in response was found between the two genotypes with respect to this stress. On the other hand, at high growth temperatures, a drop in the net assimilation rate was seen in both genotypes, but was dramatically more pronounced in the Mediterranean cuttings. Symptoms of thermal stress were apparent in the form of heat-bleached leaves in the Mediterranean material (Figure 29; Feierabend and Mikus, 1977; Smillie *et al.*, 1978). The stress only affected new leaves that emerged after the transfer at 35°C, and resulted in leaves lacking chlorophylls (as assessed by chlorophyll chromatography, not shown). All the 7_7 cuttings and about 30% of the plants in the Barmed cultivar were concerned. McKenzie *et al.* (1988) had previously noticed that a genetic variability existed in alfalfa concerning heat-induced reductions in maximal photosynthesis.

3—Temperate and Mediterranean genotypes differed in their tolerance to high temperatures

Except at the stressful growth temperature of 35°C, the temperate and Mediterranean genotypes did not differ in terms of their A_{400}^{25} or A_{400}^{Opt} . However, at high leaf temperatures (42°C), the photosynthetic rate was almost always lower in the Mediterranean genotype (10°C, 25°C and 30°C T_{growth}). Leaves showing no apparent signs of thermal stress, and with similar maximal photosynthesis, thus displayed different temperature responses in terms of net photosynthesis. These differences were linked to those in the acclimation of temperature dependencies of the photosynthetic parameters V_{max} and J_{max} as a function of T_{growth} (Figure 33). They were modified in both genotypes, but these changes differed in nature. In the temperate genotype, V_{max} conserved a typical, rising Arrhenius response curve irrespective of growth temperature, while responses decreasing at high leaf temperatures were observed in the Mediterranean genotype. Such decreases in V_{max} at high leaf temperatures had previously been reported in several species (Yamori *et al.*, 2006; Sage *et al.*, 2008; Yamori *et al.*, 2012). They were associated with reversible changes in the activation state of the Rubisco induced by high leaf temperatures, with gradual de-activation occurring under moderate heat stresses (Salvucci and Crafts-Brandner, 2004; Yamori *et al.*, 2012). This de-activation of Rubisco may partly result from a reduction in the activity of Rubisco activase (Kurek *et al.*, 2007; Sage *et al.*, 2008; Kumar *et al.*, 2009). The difference between the two genotypes might also have resulted from their varying abilities to induce heat-shock proteins, affording better protection of the various components of the photosynthetic apparatus in temperate genotype (Burke 2001). Overall, these biochemi-



Photographie 3—Exemples de “heat-bleaching” irréversible observés sur les feuilles de certaines génotypes de luzerne et de fétuque exposées à une température de croissance de 35°C.

cal responses resulted in net assimilation rates that were more limited at high leaf temperatures in the Mediterranean genotype, because of depreciated A_c values.

Given the thermal differences in their original habitats, the greater sensitivity of the Mediterranean material to high temperatures had not necessarily been anticipated. Whether this genetic variability was circumstantial (sampling effect), or whether it had some ecological significance and was indicative of adaptation to local conditions, now needs to be confirmed. However, the evidence of a greater sensitivity of Mediterranean plants was consistent in the two types of plant material tested (seedlings from the Barmed cv. and a clone selected from the Demnate cv.). Observations in the same genotype of a greater thermal sensitivity of the Rubisco in response to short-term heat exposure, and of more severe damage in response to prolonged heat stress (heat bleaching, [Photographie 3](#)), were also coherent with a niche differentiation. One possible explanation for this counter-intuitive result is that many species from the Mediterranean basin, even herbaceous perennials, actually develop stress avoidance rather than stress tolerance strategies, and are dormant or non-productive during periods of high temperatures in the summer ([Volaire et al., 2009](#); [Volaire et al., 2014](#)). Typical Mediterranean plants are thus adapted to growing during the cooler seasons rather than to maintaining active photosynthesis during heat waves ([MacColl and Cooper, 1967](#)).

To conclude, a significant intra-specific variability was found in terms of the thermal acclimation of photosynthesis in alfalfa. Within the non-stressful range of growth temperatures, this was ascribed to changes in the temperature dependence of Rubisco activity rather than to differences in nitrogen partitioning within the photosynthetic apparatus, as reported previously ([Hikosaka, 2005](#); [Ishikawa et al., 2007](#)). This resulted in differentiated responses of net photosynthesis at high leaf temperatures, but not in different maximal photosynthetic rates, rates at 25°C or shifts of optimal temperature. The response of the Mediterranean genotypes tested was consistent with a strategy of thermal stress avoidance, so they do not seem suitable to be used as a genetic resource for breeding to improve the thermal stress tolerance of photosynthesis.

Acknowledgements

This study received support from the CLIMAGIE project of INRA's ACCAF metaprogramme, the REFORMA project funded by the ARIMNet call of the ERA-CAPS 7th EU Framework Programme and the MODEXTREME project funded by the FP7. Serge Zaka's PhD grant was financed by the Poitou-Charentes Regional Council (CPER). We would like to thank M. Baumont, A. Eprinchard, M. Jubert, M. Langot, N. Moynet and A. Philipponneau for their assistance with the experiments.



Champs de blé ravagé après un orage de grêle intense

Cloué, Vienne, 09 juin 2014

C

hapitre 4

Sensibilité de STICS au paramétrage des fonctions de réponses à la température





Derniers coups de foudre d'une soirée orageuse

Cloué, Vienne, 20 septembre 2014

S	ommaire	
	I—Introduction	51
	II—Matériels	51
	1—Description du modèle STICS	53
	2—Paramétrage de STICS pour la luzerne et la fétuque élevée	61
	3—Analyse de sensibilité	63
	III—Résultats	67
	1—Illustration de quelques sorties de simulations pour un scénario climatique actuel	67
	2—Sensibilité des variables aux paramètres de réponse à la température pour les scénarios climatiques actuels	67
	3—Impact d'un gradient thermique accentué sur la sensibilité du modèle aux paramètres de fonctions de réponses à la température	69
	IV—Discussion	73
	1—L'effet des paramètres de températures minimales de développement et de croissance est prépondérant en climat actuel et le reste dans une large mesure en climats futurs	73
	2—La sensibilité du modèle aux paramètres de température optimale de développement et de croissance s'accroît pour des scénarios climatiques plus chauds	74
	3—La sensibilité aux paramètres de réponse des fonctions de stress thermique tend à diminuer pour des prairies dans des scénarios climatiques plus chauds	75
	4—Une redistribution des sensibilités entre croissance et développement si ces processus ne sont pas coordonnés	76
	5—Une sensibilité à la température indépendante des stress, excepté chez les légumineuses	76

I — Introduction

Les modèles de culture sont de plus en plus utilisés en tant qu'outils d'évaluations et de prédictions de l'impact des pratiques et du pédo-climat sur les systèmes de culture et leur environnement (Therond et al., 2011). Ils interviennent en complément des expérimentations ponctuelles pour analyser l'impact de changement de pratiques (e.g. yield gap analysis, Strullu et al. 2015) ou comme un moyen d'extrapoler les résultats à des échelles de temps et d'espace plus larges (Gabrielle et al., 2006; Ledoux et al., 2007 ; Moreau et al., 2012 ; Bassu et al., 2014). Ce faisant, ils peuvent être utilisés dans des situations **hors de la gamme de conditions** dans laquelle leur calibration a été réalisée. Dans ces conditions, la justesse des prédictions et la robustesse de tels modèles fonctionnels (basés sur la formalisation mathématique du fonctionnement du système sol-plante-atmosphère, par opposition aux modèles statistiques purement empiriques), tient en partie à la **généricité des formalismes** utilisés pour une **large gamme de conditions**, et aux **valeurs attribuées aux paramètres** du modèle.

Les modèles de culture comportent généralement un grand nombre de paramètres (régulièrement plus d'une centaine, environ 110 dans le module plante de la version 8.4 de STICS) dont il est souvent impossible d'estimer toutes les valeurs avec précision (Buis et al., 2011, Varella et al., 2012). Or l'incertitude sur la valeur des paramètres est une source majeure de biais sur les prédictions des variables de sortie (Lamboni et al., 2009 ; Luo, 2011). Afin de réduire ces incertitudes, l'analyse de sensibilité est un outil précieux. Elle permet d'identifier les paramètres et les variables d'entrée qui ont une **forte influence sur les sorties** d'un modèle, ou inversement, ceux qui ont peu ou pas d'effets. La connaissance de ces informations permet d'**orienter l'effort de recherche**, en définissant par exemple les paramètres à identifier avec précision et des expérimentations complémentaires éventuelles à conduire pour y parvenir.

La réponse à la température a été identifiée comme un processus particulièrement important dans le cadre de plusieurs études d'impact du changement climatique sur le rendement des cultures (Zhang et al., 2008 ; Lobell and Burke, 2008; Bassu et al., 2014). De nombreux formalismes existent pour la représenter, beaucoup s'accordant sur le fait que, pris sur une gamme large, les réponses à la température sont fondamentalement **non linéaires** et présentent un optimum ou une plage de températures optimales (Luo, 2011 ; Parent and Tardieu, 2014).

Différents processus physiologiques des végétaux peuvent présenter différentes réponses à la température, et sont donc représentés par différentes fonctions de réponses dans les modèles (ou différents paramétrages d'une même fonction). C'est le cas général par exemple entre les processus de développement, de photosynthèse et de respiration (Körner, 2006). On peut y ajouter la réponse de la fixation dans le cas des légumineuses (Liu et al. 2010). L'importance relative de ces différentes réponses vis-à-vis de leur impact sur les prédictions des modèles reste cependant mal connue, particulièrement pour des conditions plus chaudes correspondant aux projections des climats futurs. Chez les annuelles, l'importance des réponses développementales, contrôlant la phénologie et la durée du cycle, a été mise en avant (Kwak and Lee, 2006; Sadras and Monzon, 2006). Les effets relatifs pourraient cependant **se révéler différents chez**

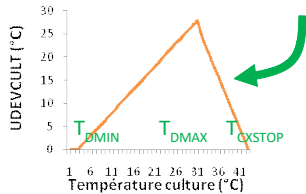
les espèces herbacées pérennes qui peuvent potentiellement pousser toute l'année, dont le départ en végétation n'est pas soumis à une date de semis, et qui font face dans les conditions actuelles à des stress thermiques hivernaux (Brisson and Levrault, 2010). Par ailleurs, pour chaque processus, il existe une **variabilité interspécifique** importante des réponses à la température (e.g. Parent et al., 2012 pour la croissance ; Yamori et al., 2010 pour la photosynthèse) et des **seuils de stress thermiques** (e.g. Pollock and Eagles, 1988). Par exemple, au sein des espèces prairiales, les graminées fourragères sont connues pour être globalement plus tolérantes aux températures basses, et plus sensibles aux températures élevées que les légumineuses (Haynes, 1980 ; Louarn et al., 2010). Les espèces présentant les optimums de température les plus bas pourraient se révéler les plus sensibles à un dépassement de ces seuils dans le futur (Luo et al. 2011).

L'objectif de cette étude est de **hiérarchiser l'impact des paramètres des réponses à la température du modèle STICS** pour les espèces herbacées pérennes, et de quantifier la façon dont **cette sensibilité évolue en réponse à un gradient de conditions thermiques**. Pour ce faire, nous avons réalisé deux séries d'analyse de sensibilité du modèle STICS (V8.41), la première pour une graminée pérenne (*Festuca arundinacea* Schreb.) en considérant les réponses de 3 processus distincts (développement, croissance, assimilation du carbone ; 9 paramètres), et la seconde pour une légumineuse (*Medicago sativa* L.) en considérant en supplément la réponse de la fixation symbiotique (13 paramètres au total). Pour chaque espèce, le gradient de conditions thermiques a été généré en étudiant deux localités issues de zones climatiques contrastées (tempérée à Lusignan/méditerranéenne à Avignon) et en utilisant pour chacune des séries climatiques basées sur différentes hypothèses de modifications des températures (-4°C à + 6°C par rapport à la moyenne 1970-2000). Afin d'analyser d'éventuels effets indirects causés par l'effet des températures sur le cumul d'autres stress (e.g. modification du cycle de l'azote, du bilan hydrique et des stress associés), les résultats issus de simulations en situations de conduite standard ont été comparés aux mêmes simulations en situations potentielles (irrigué, fertilisé de sorte à désactiver l'effet des stress).

Développement

L'avancée des stades phénologiques dans STICS est basée sur le cumul de températures efficaces et est donc **pilotée par la température**. UDEVULT définit un potentiel de développement. Ce potentiel de développement peut être freiné par la photopériode ($0 < \text{RFPI} < 1$), le non remplissage des conditions de vernalisation ($0 < \text{RFVI} < 1$) ou par un stress azoté ou hydrique ($\text{STRESSDEV} > 0$, $0 < \text{TURFAC} < 1$ ou $0 < \text{INNLA} < 1$). (Eq. 2.10)

$$\text{SOMCOUR}_i = \sum_1^i \text{effet température}_i \cdot \text{effet photopériode}_i \cdot \text{effet vernalisation}_i \cdot \min(\text{stress hydrique}, \text{stress azoté})$$

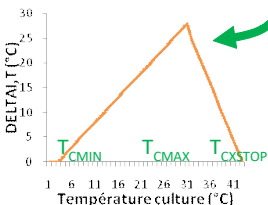


T_{DMIN} = Température à partir de laquelle le développement peut avoir lieu
 T_{DMAX} = Température à laquelle le développement est maximal
 T_{CXSTOP} = Température au dessus de laquelle le développement devient nul

Expansion foliaire

La croissance foliaire du couvert au jour i dépend d'un coefficient qui pondère la croissance suivant le stade de développement ($\text{DELTA}_{\text{dev}}(i)$, en $\text{m}^2/\text{plant}/\text{degrés.jour}$), de la température efficace pour la croissance ($\text{DELTA}_i(i)$, en degrés.jour), d'une variable rendant compte des effets de la densité de plantation ($\text{DELTA}_{\text{dens}}$), et de fonctions de réponses aux stress hydrique et azoté. (Eq. 3.1)

$$\text{LAI}_i = \sum_1^i \text{Effet développement}_i \cdot \text{Effet température}_i \cdot \text{Effet densité}_i \cdot \min(\text{Effets stress hydriques}, \text{Effets stress azoté})_i$$



T_{CMIN} = Température à partir de laquelle la croissance foliaire du couvert a lieu
 T_{CMAX} = Température à laquelle la croissance foliaire du couvert est maximale
 T_{CXSTOP} = Température au-delà de laquelle la croissance foliaire devient nulle

Limitation par le C

Lorsque le rayonnement intercepté par la plante est insuffisant pour assurer l'expansion foliaire avec une masse surfacique seuil, un nouveau calcul de la croissance foliaire journalière ($\text{DELTA}_{\text{I}2}$) est effectué et la ajustée. (Eq. 3.6)

Interception du rayonnement

L'interception du rayonnement est estimé à partir du LAI et de la loi de Beer-Lambert (Eq. 3.16)

Demande en Eau

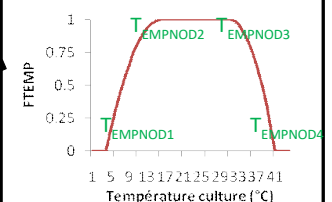
Les besoins en eau et l'évapo-transpiration du couvert sont basés sur une approche d'ETR calculé au moyen d'un coefficient cultural (Eq. 7.7). Le niveau de satisfaction de ces besoins permet de définir un état hydrique de la plante (Eq. 3.32)

Demande en N

Les besoins en azote et le statut azoté du couvert (INNI) sont basés sur le principe d'une courbe critique de dilution de l'N (Eq. 3.33)

Fixation symbiotique

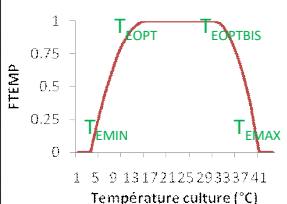
Dans le cas des légumineuses la demande en azote peut être tout ou partie satisfaite par la fixation symbiotique (Eq. 8.44). Celle-ci a son potentiel réduit dans certaines gammes de températures.



Production de biomasse

L'accumulation de biomasse sèche au jour i (DLTAMS) est basée sur un formalisme d'efficacité de conversion du rayonnement (RUE). Le rayonnement intercepté définit une croissance potentielle à laquelle on multiplie des coefficients de stress et on ajoute les réserves. La température intervient au travers d'une fonction de stress (FTEMP). (Eq. 3.26)

$$\text{MASEC}_i = \sum_1^i (\text{rayonnement intercepté} \cdot \text{RUE dev})_i \cdot \text{effet stress thermique}_i \cdot \text{effets stress hydriques}_i \cdot \text{effet stress azoté}_i \cdot \text{effet CO}_2 \cdot \text{remobilisation}_i$$



T_{EMIN} = Température en dessous de laquelle la RUE est nulle
 T_{EOPT} = Température définissant le seuil bas de la plage optimale de RUE
 T_{EOPTBIS} = Température définissant le seuil haut de la plage optimale de RUE
 T_{EMAX} = Température au dessus de laquelle la RUE devient nulle

Figure 37—Principaux formalismes des modules relatifs au développement, à la croissance et aux demandes hydrique et azotée. Les principales fonctions de réponse à la température sont décrites pour les processus de développement, d'expansion foliaire, de production de biomasse et de fixation symbiotique. Le détail des équations et de l'ensemble des paramètres sont décrits dans l'ouvrage de [Brisson et al. 2008](#) (références indiquées en rouge). Les mêmes notations que l'ouvrage sont utilisées.

II — Matériels et Méthodes

1—Description du modèle STICS

A—Généralités

Le modèle STICS (Simulateur mulTIdisciplinaire pour les Cultures Standard, [Brisson et al. \(2008\)](#) – utilisé dans notre étude dans sa **version 8.41**) est un modèle de culture simulant le fonctionnement du système sol-plante-atmosphère à **pas de temps journalier**. Son principal objectif est de simuler les conséquences des variations du milieu et du système de culture sur la production d'une parcelle agricole ou sur l'environnement. Le couvert végétal est représenté en **une dimension** et est notamment caractérisé par sa surface foliaire (d'où un **modèle dit « Big Leaf »**), sa biomasse aérienne ou sa composition en azote. Les variables d'entrées sont relatives au climat (température, précipitation, ensoleillement, vent etc.), au sol (texture, propriété physique et chimique, capacité de rétention en eau de chaque couche horizontale etc.) et au système de culture (itinéraire technique, travail du sol, apports d'eau ou d'azote, variété etc.). Ses variables de sortie sont relatives à la production (quantité et qualité) et à l'environnement (flux d'eau, d'azote et de carbone vers le sol et l'atmosphère). En considérant des processus en commun à de nombreuses cultures, le modèle STICS est **générique**. Sa capacité à simuler des conditions pédoclimatiques variées, sans générer d'importants biais, en fait un modèle **robuste**. Le modèle STICS est organisé en **modules** (développement, croissance souterraine et aérienne, fixation symbiotique de l'azote notamment, décrits ci-dessous) eux-mêmes organisés en sous-modules (croissance foliaire ou croissance en biomasse du module de croissance aérienne par exemple).

Les principaux formalismes des modules relatifs au développement, à la croissance et aux demandes hydrique et azotée sont schématisés dans la [Figure 37](#). Le détail des équations et de l'ensemble des paramètres est décrit dans l'ouvrage de [Brisson et al. \(2008\)](#). La suite du présent chapitre décrit les principales fonctions du module plante intervenant dans l'élaboration du rendement des espèces fourragères pérennes pour lesquelles la température intervient. Les mêmes notations de l'ouvrage sont utilisées.

a—Le développement

Le développement dans STICS est caractérisé par deux échelles de temps-thermique indépendantes : l'une pilotant le **développement végétatif**, simulé notamment au travers de l'évolution d'un **indice de croissance foliaire normalisé** $ULAI$ dont dépend le potentiel de croissance foliaire journalière en surface $DELTA I_{dev}$ ($m^2\text{feuille}.m^{-2}\text{sol}$, [Équation 12](#)), et l'autre pilotant la **phénologie du développement reproducteur** (e.g. remplissage des organes récoltés, graines, fruits etc.). L'indice de croissance foliaire normalisé est minimal à l'émergence (égal à 1) et maximal au stade de vitesse de croissance foliaire maximale (égal à 3). Entre ces deux stades, le modèle opère une interpolation linéaire basée sur un **cumul d'unité de développement** $UPVT$ (degrés-jours, [Équation 11](#)). Cette unité de développement est pilotée par la tem-

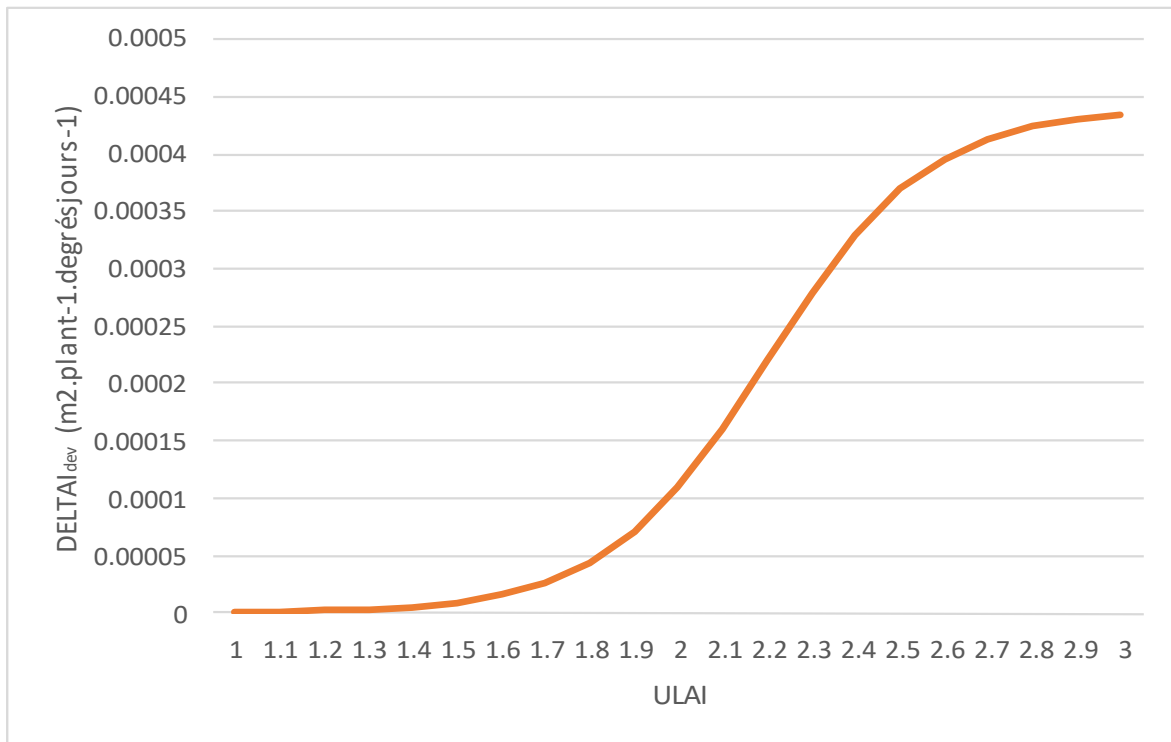


Figure 38—Jonction entre le développement et la croissance foliaire au travers du Δdev fonction logistique de l'indice de développement foliaire normalisé $ULAI$.

pérature (*UDEVCULT*, degrés-jours) et intègre les effets de la vernalisation (*RFVI*, sans unité), de la photopériode (*RFPI*, sans unité) et des stress hydriques (*TURFAC*, *EXOLAI*, sans unités) et azoté (*INNLA*, sans unité).

$$UPVT(i) = UDEVCULT(i) * RFPI(i) * RFVI(i) * f_{stress}(TURFAC, EXOLAI, INNLA) \quad \text{Éq. 11}$$

b—La croissance aérienne

Le module de croissance aérienne est divisé en deux sous-modules : l'un calculant **la dynamique journalière de la surface foliaire** (croissance et sénescence) et l'autre **la production journalière de matière sèche** de la partie aérienne DLTAMS en t.ha⁻¹.j⁻¹ (via l'interception lumineuse et l'efficacité de conversion du rayonnement en matière sèche).

Dynamique foliaire - Croissance : La croissance foliaire journalière en surface est le produit de plusieurs facteurs (Équation 3) :

- du stade de développement, déterminant un **potentiel de croissance journalière par degrés-jours efficaces** ($DELTAI_{dev}$, m².plant⁻¹.degrés-jours⁻¹)
- d'une fonction impliquant la température qui calcule le nombre de degrés efficaces par jour ($DELTAI_T$, degrés-jours)
- de la densité ($DELTAI_{dens}$, plant.m⁻²) et des stress ($DELTAI_{stress}$, sans unité).

La jonction entre le développement et la croissance se fait donc au travers du $DELTAI_{dev}$, fonction logistique de l'**indice de développement foliaire normalisé** $ULAI$ (Figure 38 et Équation 12). Celle-ci a pour asymptote le potentiel de croissance journalière maximale par degré-jours efficaces dépendant de l'espèce ($DLAIMAXBRUT$, m².plant⁻¹.degrés-jours⁻¹) atteint lorsque l'indice de croissance foliaire normalisé est maximum ($ULAI=3$). La pente ($PENTLAIMAX$) et la valeur de l'indice de croissance foliaire ($VLAIMAX$) au point d'inflexion.

$$DELTAI_{dev}(i) = \frac{DLAIMAXBRUT}{1 + \exp^{PENTLAIMAX * (VLAIMAX - ULAI(i))}} \quad \text{Eq. 12}$$

$$DELTAI(i) = DELTAI_{dev}(i) * DELTAI_T(i) * DELTAI_{dens}(i) * DELTAI_{stress}(i) \quad \text{Eq. 13}$$

Cette méthode de simulation de la croissance foliaire, indépendante des aspects trophiques, peut poser des problèmes quand le rayonnement intercepté par la culture est insuffisant pour assurer la croissance foliaire en surface dans des gammes réalistes de masse surfacique (cas des cultures sous couvert arboré ou des cultures à croissance hivernale comme les pérennes fourragères). Par conséquent, un **effet trophique** est introduit sous la forme d'un seuil maximal de croissance foliaire au jour i ($DELTAIMAXI$, m².plant⁻¹.degrés-jours⁻¹) prenant en compte l'accumulation de matière sèche du jour i DLTAMS (t.ha⁻¹.j⁻¹, Équation 17). Le paramètre $SBVMAX$ est utilisé dans ce calcul ; il correspond à la croissance foliaire maximale autorisée par unité de biomasse accumulée dans la plante (cm² g⁻¹) et est calculé à partir du paramètre de masse spécifique maximal des feuilles vertes $SLAMAX$ (cm² g⁻¹) et du rapport de matière sèche

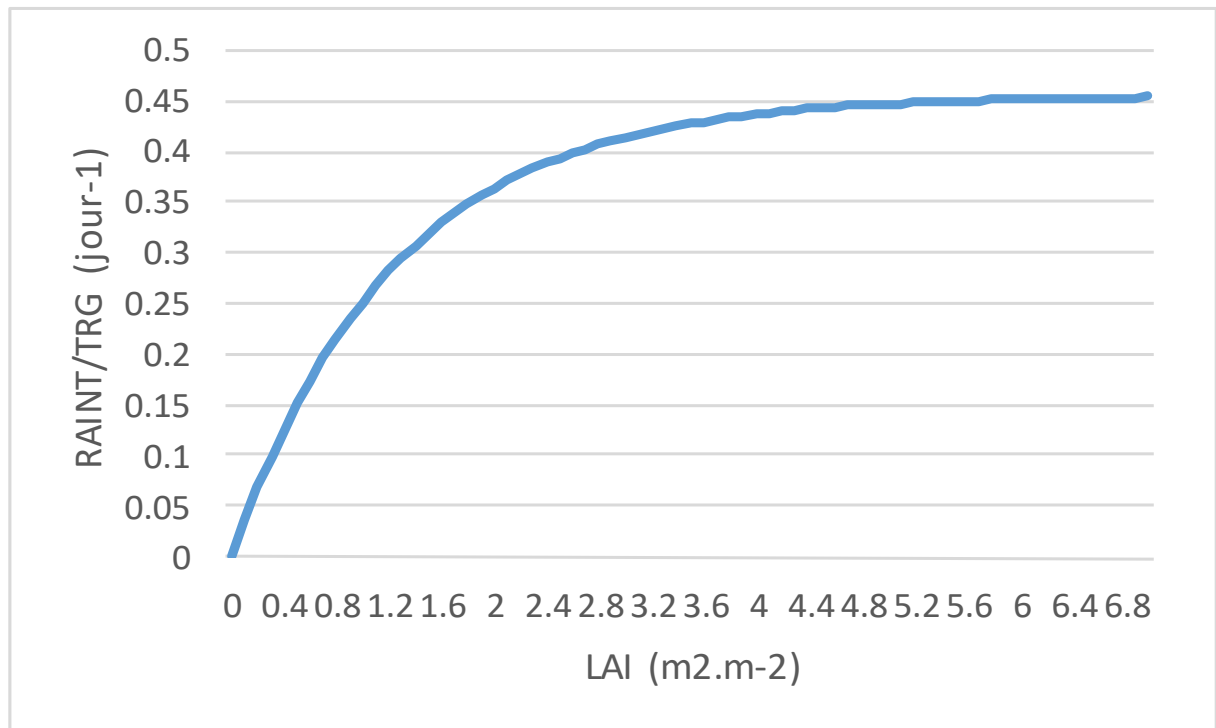


Figure 39 - Illustration du plateau de l'interception lumineuse en fonction du LAI (d'après [Brisson et al. \(2008\)](#)).

des tiges et des feuilles *TIGEFUILL*.

Dynamique foliaire - Sénescence : L'âge d'une feuille n'est pas exprimé en degré-jours. En effet, l'avancée de l'âge foliaire serait stoppée à partir du moment où la température devient inférieure à la température minimale de développement. En conséquence, l'âge d'une feuille *SOMSEN* depuis son émission au jour I_0 jusqu'au jour I est calculée à partir d'une fonction cumulative impliquant une puissance (Equation 14). Elle dépend des températures efficaces nécessaires au développement (*UDEV CULT*) et peut être accélérée par la présence de stress hydrique (*TURFAC*) ou azotée (*INN LAI*).

$$SOMSEN(I) = \sum_{J=I_0}^I 2^{\frac{UDEV CULT(J) * f(TURFAC, INN LAI)}{10}}$$

Eq. 14

Croissance en biomasse - Interception lumineuse : Le rayonnement photosynthétiquement actif intercepté *RAINT* ($MJ.m^{-2}$) est calculé selon les principes de la **loi de Beer Lambert** à partir d'une fonction inverse exponentielle de la surface foliaire *LAI* ($m^2\text{feuille}.m^{-2}\text{sol}$, Equation 15 et Figure 39). Elle prend en compte un coefficient d'extinction journalier *EXTIN_p* ainsi que le ratio entre les radiations photosynthétiquement actives (*PARSURRG_c* généralement égal à 0.48) et le rayonnement global (*TRG*, $MJ.m^{-2}.day^{-1}$). Une **canopée homogène** est supposée de façon implicite.

$$RAINT(i) = 0.95 * PARSURRG_c * TRG(i) * [1 - \exp^{-EXTIN_p * LAI(i)}]$$

Eq. 15

Croissance en biomasse aérienne - Conversion en matière sèche : Le calcul de l'accumulation potentielle journalière de biomasse sèche *DLTAMS_{potentielle}* ($t.ha^{-1}$) se base sur le concept de « radiation use efficiency » (RUE). La relation entre croissance et rayonnement photosynthétique actif intercepté *RAINT* ($MJ.m^{-2}$) est asymptotique (Equation 16). La relation fait également intervenir un coefficient définissant l'effet de saturation *COEFB_c* et l'efficacité d'utilisation maximale du rayonnement propre à chaque espèce *EBMAX* ($g.MJ^{-1}$), qui est dépendante du stade de développement de la plante (égale à *EFCROIJUV*, *EFCROIVEG* et *EFCROIREPRO* respectivement aux stades juvénile, végétatif et reproductif). On prend classiquement *EFCROIJUV* $\approx 1/2$ *EFCROIVRG* pour tenir compte de l'allocation plus importante des assimilats vers les racines en début de cycle.

$$DLTAMS(i)_{potentiel} = [EBMAX * RAIN T(i) - COEFB_c * RAIN T(i)^2]$$

Eq. 16

A cette fonction potentielle, sont multipliés les facteurs de stress thermique (*FTEMP*, sans unité), hydriques (manque *SWFAC* ou excès d'eau *EXOB IOM*) et azoté (*INNS*) ainsi que la concentration de CO_2 atmosphérique (*FCO2*, sans unité). Leurs effets sont donc considérés comme étant indépendants les uns des autres (Equation 17).

$$DLTAMS(i) = DLTAMS(i)_{potentiel} * FTEMP * SWFAC * INNS * EXOB IOM * FCO2$$

Eq. 17

c—La croissance racinaire

Croissance du front d'enracinement : La vitesse de progression ($DELTAZ$ en cm.j^{-1} , [Equation 18](#)) du front racinaire ($ZRAC$, cm), qui démarre à la profondeur de semis ($PROFSEM$, cm) ou à une profondeur initiale pour les plantes pérennes ($ZRAC0$, cm), dépend de la variété ($CROIRAC$, $\text{cm.degré-jour}^{-1}$), de la température, de l'état d'humidité (sécheresse $HUMIRAC$ ou anoxie $IZRAC$) et de la densité apparente du sol ($EFD A$, sans unité). Le front racinaire arrête sa progression lorsqu'il rencontre un obstacle chimique ou physique à une profondeur définie par l'utilisateur dans les paramètres du sol ($OBSTARAC$, cm) ou lorsque la plante a atteint un stade d'arrêt de croissance.

$$DELTAZ(i) = DELTAZ_T(i) * DELTAZ_{stress}(i)$$

Eq 18

Croissance de la densité racinaire : La densité racinaire (RLJ , cm de racine/cm^3 de sol, [Equation 19](#)) s'accroît en suivant **un formalisme similaire à celui utilisé pour la croissance en surface des feuilles** (respectivement [Equation 13](#) et [Equation 19](#)). Elle dépend du stade de développement qui détermine un **potentiel de croissance journalière par degré-jours efficaces** RLJ_{dev} ($\text{m racine.plante}^{-1}.\text{degrés-jours}^{-1}$). Ce potentiel est calculé par le biais d'une fonction logistique calquée sur celle de la croissance foliaire avec une indice de croissance racinaire lié au stade de la plante ($URAC$, sans unité, correspond au $ULAI$ de la croissance foliaire) et un potentiel de croissance maximale par degré-jours efficaces dépendant de l'espèce et atteint lorsque la plante est à maturité ($DRACLONG$, $\text{cm racine.plant}^{-1}.\text{degré-jours}^{-1}$, correspondant au $D LAI-MAXBRUT$ de la croissance foliaire). Tout comme pour la croissance foliaire, on retrouve un indice indiquant le nombre de degrés efficaces au jour i (RLJ_T , degrés-jours), la densité racinaire (RLJ_{dens} , plante.m^{-2}) et des stress (RLJ_{stress} , sans unité).

$$RLJ(i) = RLJ_{dev}(i) * RLJ_T(i) * RLJ_{dens}(i) * RLJ_{stress}(i)$$

Eq 19

Dans STICS, la croissance journalière des racines est **formellement déconnectée de la production de biomasse aérienne**. Ce sont directement des longueurs de racine qui sont produites, sans biomasse allouée. Les racines jouent uniquement un rôle d'absorbeur d'eau et d'azote minéral. Il est possible d'estimer la masse de racine (seconde option) à titre indicatif (utilisé dans les enchainements de cultures dans la rotation) mais cette information n'est pas utilisée dans la simulation du fonctionnement de la culture en place. Il existe toutefois un **lien indirect entre aérien et souterrain** par l'intermédiaire de la température qui intervient aux deux niveaux (mêmes températures cardinales que pour le développement pour RLJ_{dev} et que pour la croissance foliaire pour RLJ_T , [Equation 19](#)) et par l'efficacité de conversion au stade juvénile (attribution préférentielle des assimilats vers les racines).

d—Absorption de l'azote et fixation symbiotique

Ce module calcule l'absorption d'azote par le système racinaire. Il compare chaque jour l'**offre du sol** et la **demande de la culture**. La vitesse d'absorption d'azote est égale **au plus petit de ces deux termes**.

Demande en azote : La demande en azote de la plante, tout comme la concentration optimale de la plante en azote, est définie suivant le concept de « **courbes de dilution** » proposée par Greenwood et al., 1986. Ces courbes indiquent la concentration en azote de la plante (%) par rapport à la biomasse totale ($MASEC$, t.ha⁻¹). Deux courbes sont ainsi utilisées : la première indique la courbe de dilution critique en azote (NC , %N.t⁻¹.ha⁻¹) en dessous de laquelle le métabolisme est affecté et la deuxième ($NCMAX$, %N.t⁻¹.ha⁻¹) représente la courbe de dilution maximale. La demande journalière en azote (kgN.ha⁻¹.jour⁻¹) est définie comme le produit de la **vitesse de croissance en biomasse** ($DLTAMS$, t⁻¹.ha⁻¹.jour⁻¹, Équation 17) et de la **dérivée de la courbe de dilution maximale** (kgN.t⁻¹).

Offre du sol : L'offre du sol est calculée par couches élémentaires de 1 cm jusqu'à la profondeur maximale atteinte par le système racinaire ($ZRAC$). Elle est déterminée par deux processus de nature différente : le transfert du nitrate d'un point de vue du sol vers la racine la plus proche par convection/diffusion ainsi que de l'absorption active par la racine dépendant de la capacité intrinsèque d'absorption, de la densité racinaire et de la concentration en nitrate dans le sol.

Fixation symbiotique : Dans le cas des légumineuses, une option pour le calcul de l'**offre des nodules** est proposée (Équation 20). Celle-ci est calculée selon une fixation potentielle calculée en fonction de la fixation maximale $FIXMAX$ (kg N ha⁻¹ jour⁻¹, paramètre variétal) et d'une somme de température racinaire DTJ (degrés-jours, température efficace calculée pour le système racinaire). L'activité fixatrice est limitée par la concentration en azote dans la zone racinaire $CONCNRAC$ (kg N.ha⁻¹.mm d'eau⁻¹, facteur FXN). La limitation par le stress hydrique (facteur FXW , sans unité) est estimée par le pourcentage de couches de sol dont la teneur en eau est inférieure à une humidité seuil $HUNOD$ (ml d'eau.kg⁻¹ sol), jusqu'à la profondeur $PROFNOD$ (cm). La limitation par l'anoxie (FXA , sans unité) est calculée selon le même principe en utilisant la variable $ANOX$. La limitation par la température (FXT , sans unité) utilise la température du sol dans la zone des nodosités.

$$FIXREEL(i) = FIXPOT(i) * FXT(i) * FXA(i) * \min(FXW(i), FXN(i))$$

Eq 20

e—Besoin en eau

Les besoins en eau de la culture sont calculés à partir d'une approche de type « **coefficient cultural** ». On calcule ce que serait l'évaporation de la culture si l'ensemble des surfaces (sol et plantes) n'étaient pas limitées en eau (EO , mm.jour⁻¹, Équation 21). Cette évaporation est une fonction logistique de l'indice foliaire qui fait intervenir le paramètre $KMAX$ (sans unité), le **coefficient cultural maximal de la culture**. $KMAX$ est atteint pour un indice foliaire de l'ordre de 5 et dépend de l'évapotranspiration de référence utilisée.

$$EO = TETP * \left[1 + \frac{KMAX - 1}{1 + \exp(-1.5 * LAI - 3)} \right]$$

Eq . 21

B—Insertion des réponses à la température

a—Généralités

Comme indiqué par les équations précédentes, la température joue un rôle central dans la majorité des processus considérés dans STICS (Figure 37). L'implémentation des effets de la température diffère cependant suivant les processus considérés (pas de temps, fonction, rôle ou température considérée).

Rôle des réponses à la température : La température peut avoir un rôle de variable dite « **pilote** » au travers du concept de **température « efficace »** (température pour laquelle la vitesse d'un processus considéré est non nulle). Dans ce cas, elle agit soit de **façon instantanée** sur une journée (croissance racinaire et foliaire), soit de **façon continue** en intégrant ces effets instantanés pour apprécier un **effet cumulatif** des températures efficaces (émergence, phénologie, sénescence foliaire ou racinaire). La température peut aussi intervenir au même titre que les stress hydriques ou azotés, au travers de **fonctions de stress** thermique (normées entre 0 et 1) ou de seuils de température, modifiant la vitesse potentielle d'une fonction physiologique (vernalisation, dormance ou croissance en biomasse). Lorsque la température est utilisée comme une variable de stress, se pose le problème des **interactions avec les autres indices de stress**, et en particulier le stress hydrique. Dans le modèle STICS, les contraintes peuvent être considérées comme **indépendantes** : les indices de stress sont multipliés. Le principe des **facteurs limitants** est aussi parfois utilisé (interaction eau/azote). C'est, dans ce cas, le plus sévère des stress thermique, hydrique ou azoté qui joue.

Pas de temps et réponse à la température : Les réponses à la température du développement et de la croissance sont calculées de façon **journalière** en prenant en compte la **température moyenne de l'air ou de culture** selon le formalisme choisi (moyenne arithmétique du minimum et du maximum de la journée). L'effet des températures sur un pas de temps horaire peut aussi être considéré dans certains cas. Les températures horaires sont reconstituées par **interpolations linéaires** à partir de la température minimale et maximale de culture au jour j ($tcultmin$ et $tcultmax$) et minimale de culture au jour $j+1$ ($tcultmin_{demain}$). La température la plus froide de la journée est atteinte à 00h et la plus chaude à 12h (Équation 22). Dans la version actuelle de STICS, l'impact des températures horaires est uniquement utilisé pour la détermination du « débourrement » des espèces pérennes ligneuses (vigne).

Pour $1 \leq \text{heure} \leq 12$:

$$\text{Calcul_TempératureHoraire(heure)} = tcultmin - ((\text{heure}) * (tcultmax - tcultmin) / 12)$$

Pour $13 \leq \text{heure} \leq 24$:

$$\text{Calcul_TempératureHoraire(heure)} = tcultmax - ((\text{heure} - 12) * (tcultmax - tcultmin_{demain}) / 12) \quad \text{Eq. 22}$$

Températures considérées : Les extrêmes journaliers (température minimale et maximale de l'air) sont les variables d'entrée renseignées dans le modèle. Une diversité d'approches existe en revanche pour traduire leurs actions sur la croissance, le développement et l'assimilation du carbone ou de l'azote (relation empirique, bilans complexes d'énergie ou modèles de transfert de

chaleur pour le sol). La **température de culture** a été choisie pour rendre compte de l'effet de la température sur l'ensemble des processus aériens (activation du code *codetemp* = 2) et souterrains étudiés (activation du code *codetemp*rac = 1). La température maximale de culture au jour I ($TCULTMAX(I)$, °C) est calculée de **façon empirique** en se basant sur la relation de [Seguin et Itier \(1983\)](#) paramétrée par [Riou et al. \(1988\)](#) (activation du code *codecaltemp* = 1, [Équation 23](#)). Elle intègre au jour I la température maximale de l'air ($TMAX(I)$, °C), l'évapotranspiration journalière ($ET(I)$, mm), le rayonnement journalier net ($RNET(I)$, MJ.m⁻²) et la hauteur de la canopée ($HAUTEUR(I)$, m). Une condition est introduite pour que $TCULTMAX(I)$ soit toujours supérieure ou égale à $TMAX(I)$. La température minimale de culture au jour I ($TCULTMIN(I)$) est supposée égale à la température de l'air minimale journalière au jour I ($TMIN(I)$).

$$TCULTMAX(I) = TMAX(I) + \frac{\left(\frac{RNET(I)}{2.46} - ET(I) - 1.27\right)}{\frac{1.68}{\ln \frac{1}{0.13 * HAUTEUR(I)}}}$$

Si $(0.13 * HAUTEUR(I)) \leq 0.001$, alors $(0.13 * HAUTEUR(I))$ est remplacé par 0.001

Si $TCULTMAX(I) \leq TMAX(I)$, alors $TCULTMAX(I) = TMAX(I)$ Eq 23

b—Les différentes représentations de l'action de la température

Lors de son implantation dans le modèle, l'action de la température sur les différents processus est représentée par des formalismes mathématiques généralement **simplifiés**. Il existe une diversité de modèles mathématiques permettant de représenter l'action de la température dans le modèle STICS, majoritairement des **fonctions multi-linéaires** (bilinéaires triangulaires, bilinéaires à plateau, tri-linéaires à plateau). L'ensemble de modèles présentés ci-dessous ont un **pas de temps journalier** et intègrent la **température moyenne journalière de culture** ($TCULT$, °C, moyenne arithmétique de $TCULTMIN$ et $TCULTMAX$) dans le calcul des températures efficaces. La [Figure 27](#) synthétise la façon dont ces fonctions de réponse à la température agissent dans le modèle.

Développement et dynamique foliaire : un modèle bilinéaire triangulaire

L'action de la température de culture sur le développement et la croissance foliaire ($UDEV CULT$ et $DELTA I_T$ respectivement, °C) est représentée par une **fonction bilinéaire triangulaire** ([Equation 24](#) et [Figure 37](#)) déterminée par **trois températures cardinales** : la température minimale ($TDMIN$ ou $TCMIN$ respectivement, °C), la température optimale ($TDMAX$ ou $TCMAX$ respectivement, °C) et la température maximale commune aux deux processus ($TCXSTOP$, °C). Les températures minimales et optimales ne sont pas nécessairement communes aux deux processus.

$$DELTA I_T = 0$$

Pour $TCULT \leq TCMIN$ ou $TCULT \geq TCXSTOP$:

$$DELTA I_T = TCULT - TCMIN$$

Pour $TCMIN < TCULT < TCMAX$:

$$DELTA I_T = \frac{(TCMAX - TCMIN)}{(TCMAX - TCXSTOP)} * (TCULT - TCXSTOP)$$

Pour $TCMAX < TCULT < TCXSTOP$:

Eq. 24

Croissance du front racinaire et de la densité des racines : un modèle bilinéaire à plateau

Afin de simplifier notre analyse du modèle, la température de culture a été choisie pour piloter la croissance racinaire (activation du *codetemp* = 1). L'action de la température sur la croissance racinaire (RLJ_T , °C) est représentée par une **fonction bilinéaire à plateau** (Équation 25) déterminée par deux températures cardinales **communes à la croissance foliaire** ($TCMIN$ et $TCMAX$). Une diminution de la croissance racinaire aux hautes températures n'est calculée que lorsque la simulation de la dynamique des talles est activée ce qui n'est pas le cas dans notre étude (activation du *codedyntalle* = 2).

Pour $TCULT \leq TCMIN$: $RLJ_T = 0$

Pour $TCMIN < TCULT < TCMAX$: $RLJ_T = TCULT - TCMIN$

Pour $TCMAX \leq TCULT$: $RLJ_T = TCMAX - TCMIN$ Eq 25

Fixation symbiotique de l'azote : un modèle tri-linéaire à plateau

L'action de la température de culture sur la fixation symbiotique des légumineuses (FXT , °C) est représentée par une **fonction tri-linéaire à plateau** (Équation 26) déterminée par **quatre températures cardinales** : la température minimale ($TEMPNOD1$, °C), les températures optimales délimitant le plateau ($TEMPNOD2$ et $TEMPNOD3$, °C) et la température maximale ($TEMPNOD4$, °C).

Pour $TCULT \leq TEMPNOD1$ ou $TCULT \geq TEMPNOD4$: $FXT = 0$

Pour $TEMPNOD2 \leq TCULT \leq TEMPNOD3$: $FXT = 1$

Pour $TEMPNOD1 < TCULT < TEMPNOD2$: $FXT = TCULT - TEMPNOD1$

Pour $TEMPNOD3 < TCULT < TEMPNOD4$: $FXT = \frac{(TEMPNOD3 - TEMPNOD1)}{(TEMPNOD3 - TEMPNOD4)} * (TCULT - TEMPNOD4)$ Eq 26

Accumulation de biomasse et RUE : un modèle curvilinéaire à plateau

L'action de la température de culture sur la croissance en biomasse ($FTEMP$, °C) est représentée par une **fonction curvilinéaire à plateau** (Équation 27) déterminée par **quatre températures cardinales** : la température minimale ($TEMIN$, °C), les températures optimales délimitant le plateau ($TEOPT$ et $TEOPTBIS$, °C) et la température maximale ($TEMAX$, °C).

Pour $TCULT \leq TEOPT$: $FTEMP = 1 - \left(\frac{TCULT - TEOPT}{TEMIN - TEOPT} \right)^2$

Pour $TEOPT \leq TCULT \leq TEOPTBIS$: $FTEMP = 1$

Pour $TCULT > TEOPTBIS$: $FTEMP = 1 - \left(\frac{TCULT - TEOPTBIS}{TEMAX - TEOPTBIS} \right)^2$ Eq 27

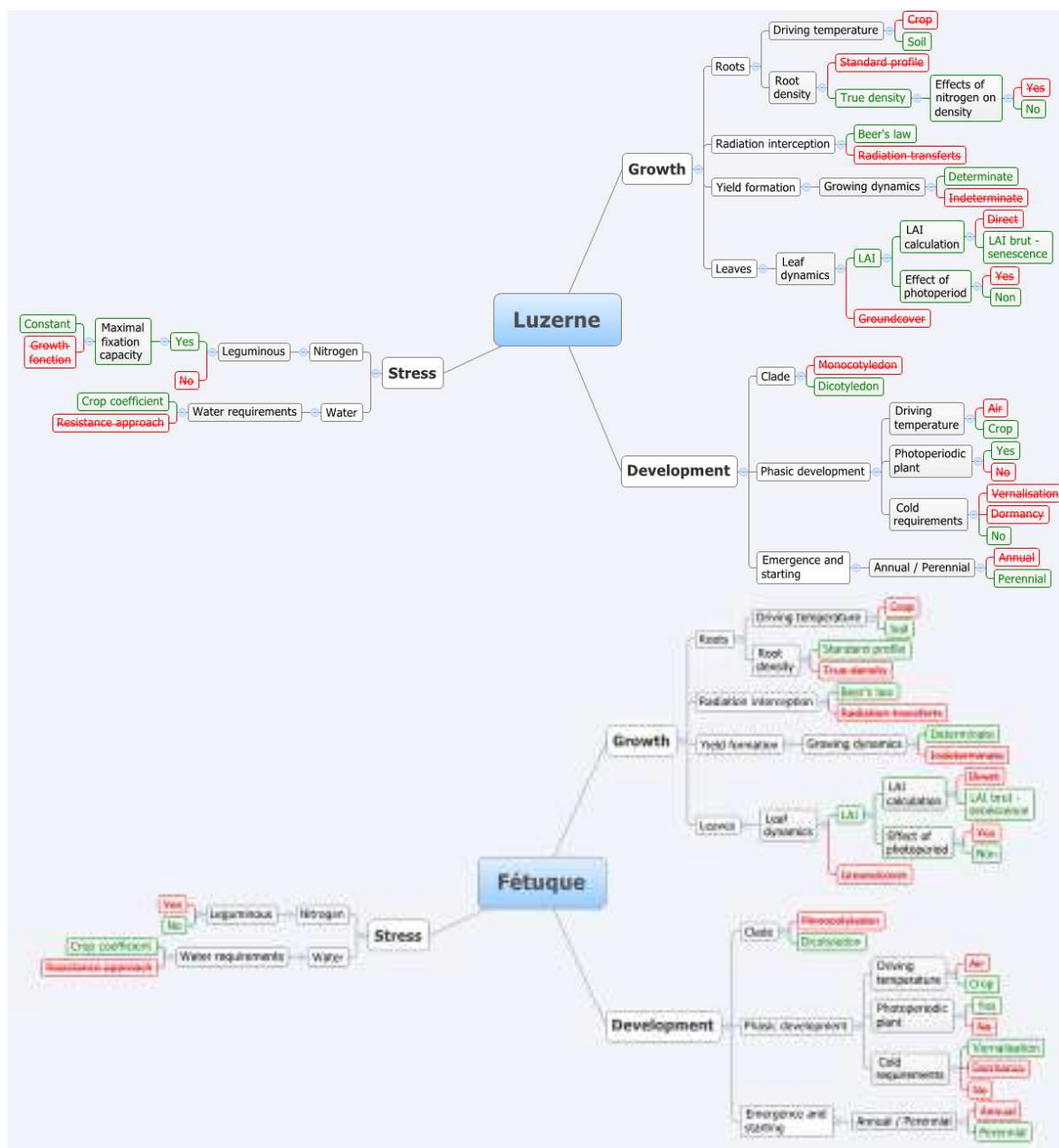


Figure 40 - Formalismes considérés pour chaque espèce. Le découpage proposé est repris de celui du fichier « plante ».

Paramètres	Signification	Borne min.	Borne max.	Après optimisation		Unité	Référence
				Luzerne	Fétuque		
<i>dlaimaxbrut</i>	Croissance foliaire - Taux maximum d'expansion foliaire journalière par degré-jour efficace	0.00001	0.006	0.000431	0.0000501	m ² .plant ⁻¹ .degré-jour ⁻¹	Eq. 3.2
<i>slamax</i>	Croissance foliaire – Valeur maximale pour le Specific Leaf Area des feuilles vertes	350	450	399	410	m ² feuille.g ⁻¹	Eq. 3.6
<i>durvieF</i>	Sénescence foliaire – Paramètre définissant la durée de vie d'une feuille adulte (≈20% de la durée de vie en degrés-jours)	70	130	77	122	-	Eq. 3.8 et Eq. 3.9
<i>efcroijuv</i>	Croissance en biomasse – RUE maximum durant la phase juvénile	1	3	1.46	1.20	g.MJ ⁻¹	Eq. 3.26
<i>efcroiveg</i>	Croissance en biomasse – RUE maximum durant la phase végétative	2.5	5	3.38	2.95	g.MJ ⁻¹	Eq. 3.26
<i>stlevamf</i>	Développement – Temps thermique nécessaire pour le passage du stade LEV (levée) au stade AMF (croissance maximale foliaire)	70	140	88	100	degrés-jours	Eq. 3.1 et Eq. 3.2
<i>croirac</i>	Croissance racinaire – Taux maximum d'expansion du front racinaire journalier par degré-jour efficace	0.01	0.20	0.061	0.13	cm.degré-jour ⁻¹	Eq. 5.2

Tableau 6 - Formalismes considérés pour chaque espèce après optimisation. Les bornes d'optimisation de chaque paramètres sont indiquées. Le détail des équations et de l'ensemble des paramètres est décrit dans l'ouvrage de [Brisson et al. \(2008\)](#) (références indiquées colonne « Référence »).

2—Paramétrage de STICS pour la luzerne et la fétuque élevée

A—Démarches générales

Le modèle STICS a, de longue date, été paramétré pour la luzerne et la fétuque, et évalué pour les deux espèces vis-à-vis de données indépendantes (Ruget et al., 2009 ; Coucheney et al., 2015). Ce qui suit présente les principales options de modélisation activées dans le modèle générique pour rendre compte de ces deux espèces pérennes, ainsi que la procédure de **calibration mise en œuvre afin de pouvoir utiliser la version la plus récente du modèle pendant de la thèse** (V8.41), et les outils afférents d'analyse de sensibilité.

B—Options activées et des formalismes considérés pour chaque espèce

Le modèle STICS générique se décline en série d'options permettant d'activer différents formalismes des modules de développement, de croissance et de réponse aux stress propres à différents groupes d'espèces (croissance déterminée/indéterminée ; espèces annuelles/pérennes ; fixatives ou non...). Pour la luzerne (Figure 40a) et la fétuque (Figure 40b), ces options sont décrites dans la Figure 40.

C—Paramètres optimisés ou fixés pour chaque espèce

Les valeurs des paramètres « plantes » sont déterminés soit directement sur la base de mesures issues de la littérature, soit par optimisation (Guillaume et al. 2011). Les paramétrages utilisés se basent sur ceux de la fétuque et la luzerne dans la version standard de STICS, essentiellement obtenus à partir de données de la littérature. Quelques paramètres ont cependant fait l'objet d'un re-paramétrage par optimisation car 1) le paramétrage standard des graminées pérennes était basé sur des données incluant plusieurs espèces (fétuque, dactyle, mélanges de graminées) et pas uniquement l'espèce fétuque et 2) les paramètres de réponse à la température ont été ajustés sur la base des résultats du chapitre 1 pour chaque espèce (TCMAX, TDMAX, TCXSTOP et TEOPT en particulier). Les paramètres optimisés et leur gamme autorisée de variation ont été définis de la même façon pour les deux espèces (Tableau 6). Ils ont été choisis car ils sont connus pour être sensibles dans le modèle et sont ceux généralement retenus dans les phases d'optimisation (Ruget et al., 2002). Ces paramètres interviennent notamment dans la **dynamique foliaire** (**croissance** : *dlaimaxbrut*, *slamax* ; **sénescence** : *durvieF*), dans la **croissance en biomasse** (*efcroijuv*, *efcroiveg*), la **croissance racinaire** (*croirac*) et dans la **phénologie** (*stlevamf*). Ces différents paramètres entrent dans le calcul de l'indice foliaire (LAI) et de la production de **matière sèche aérienne** (MASEC) ; qui sont deux variables souvent renseignées dans les bases de données de fichiers d'observations.

Avant l'optimisation, chaque paramètre est tiré selon une loi uniforme au sein de sa gamme de variation. Afin de **réduire au maximum les effets de compensation** entre paramètres, deux optimisations ont été effectuées séquentiellement. Une première optimisation vis-à-

Para- mètres	Signification	Luzerne	Fétuque	Unité	Référence ¹
Développement					
<i>phobase</i>	Photopériode de base (heure)	8	8	heures	Eq. 2.12
<i>phosat</i>	Photopériode saturante (heure)	24	20	heurs	Eq. 2.12
<i>stamflax</i>	Cumul de degrés-jours nécessaire au passage du stade AMF (stade de croissance foliaire maximale à la fin du stade juvénile) au stade LAX (arrêt de la croissance foliaire) (degrés-jours)	1800	1800	degrés-jours	Eq. 3.1 et Eq. 3.2
<i>tdmin</i>	Température minimale de développement	3	0	°C	Eq. 2.11
<i>tdmax</i>	Température optimale de développement	29	25	°C	Eq. 2.11
Croissance foliaire					
<i>slamin</i>	Valeur minimale pour le Specific Leaf Area (SLA) des feuilles vertes	222	180	cm ² .g ⁻¹	-
<i>rlaimax</i>	Paramètres contrôlant la forme de la fonction de progression de la vitesse d'expansion foliaire et racinaire en fonction du stade de développement	2.2	2.2	-	Eq. 3.2 et Eq. 5.8
<i>pentalaimax</i>		5.5	5.5	-	Eq. 3.2 et Eq. 5.8
<i>laicomp</i>	Seuil de LAI à partir duquel la compétition intraspécifique est significative (m ² .m ⁻²)	0.243	0	m ² feuille.m ⁻² sol	Eq. 3.4
<i>tmin</i>	Température minimale de croissance foliaire et racinaire	3	0	°C	Eq. 3.3
<i>tmax</i>	Température optimale de croissance foliaire et racinaire	29	25	°C	Eq. 3.3
<i>tcxstop</i>	Température maximale de croissance foliaire et de développement	40	40	°C	Eq. 2.11 et Eq. 3.3
Croissance en biomasse					
<i>tmin</i>	Température minimale permettant un accroissement en biomasse	3	0	°C	Eq. 3.34
<i>teopt</i>	Seuil marquant le début du plateau de températures optimales dans la réponse de la RUE à la température	15	15	°C	Eq. 3.34
<i>teoptbis</i>	Seuil marquant la fin du plateau de températures optimales dans la réponse de la RUE à la température	30	30	°C	Eq. 3.34
<i>temax</i>	Température maximale permettant un accroissement en biomasse	40	40	°C	Eq. 3.34
<i>tigefeuil</i>	Ratio de répartition de la matière sèche entre tige/feuille	1.8	0.5	Sans dimension	Eq. 3.6

Tableau 7 – Valeurs prises par les principaux paramètres du module plante non-optimisés selon les modules de développement, de croissance foliaire et de croissance en biomasse - Liste complète des paramètres en [Annexe 11.1](#) et [11.2](#)

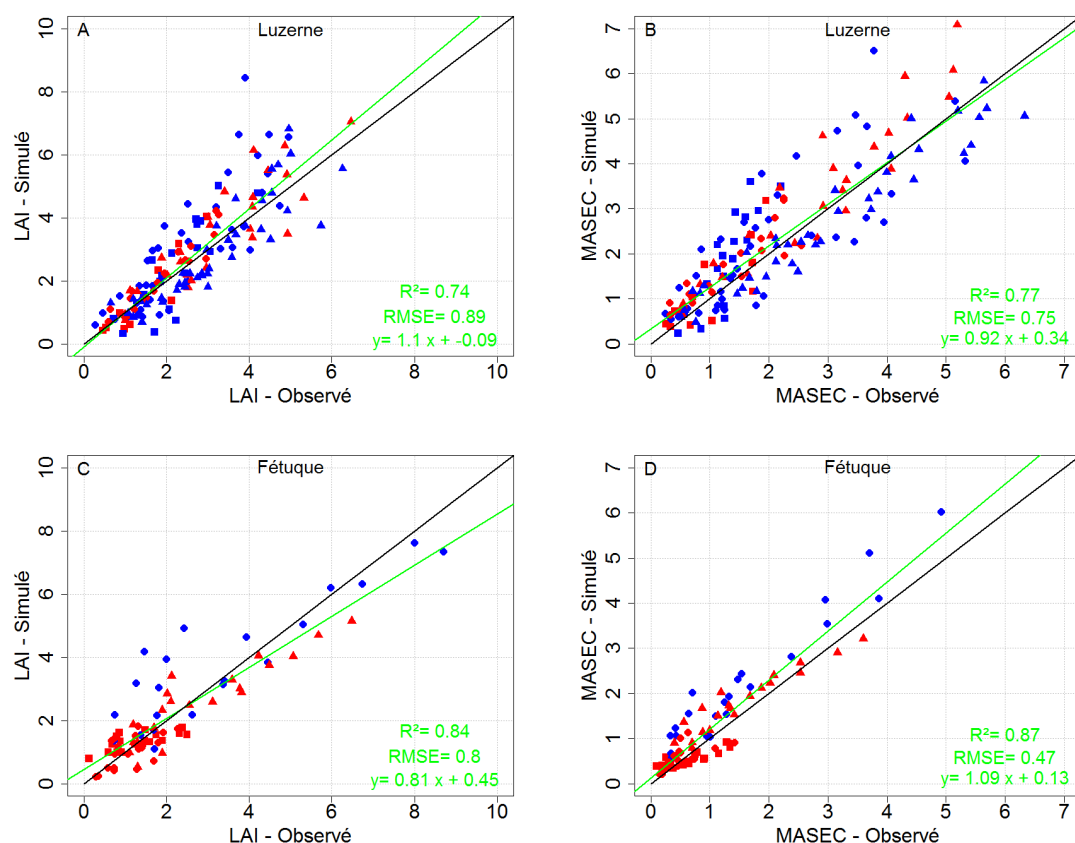


Figure 41 – Comparaison des observations et des simulations de l'indice foliaire LAI (A et C) et de la matière sèche aérienne MASEC (B et D) pour la luzerne (A et B) et la fétuque (C et D). Les conditions irriguées sont indiquées en [bleu](#), les conditions non irriguées en [rouge](#). Les pousses de printemps sont indiquées par des triangles, d'été par des cercles et d'automne par des carrés. La droite de régression des simulations et ses caractéristiques sont données en vert.

-vis de jeu de données en condition hydrique non limitante a été réalisée. Une seconde optimisation intégrant des jeux de données en condition non irriguée a, dans un deuxième temps, été réalisée. L'ensemble des calibrations ont été effectuées sur des repousses (phase d'implantation pas considérée), la culture étant déjà implantée au 1^{er} janvier. Les simulations sont **démarrées au stade de levée** qui correspond dans ces conditions à un redépart en végétation de plantes déjà implantées. Les paramètres des principales fonctions de réponse à la température ont été fixés à partir des résultats des chapitres 1 et 2 ([Tableau 7](#)).

D—Base de donnée de calibration

L'optimisation des paramètres a été conduite vis-à-vis de jeux de données issus d'expérimentations rassemblés dans la base de données IDE-STICS ([Beaudoin et al., 2015](#)). Les jeux de données comportent principalement des mesures dynamiques (surface foliaire *LAI* et matière sèche *MASEC*) menées en champs à Grignon (1992), La Minière (1978), Lusignan (1982 et 1983) sous diverses conditions d'irrigation pour la luzerne et Lusignan (1987 à 1990) sous diverses conditions d'irrigation et d'apports d'azote pour la fétuque ([Tableau 8](#)). Ces expérimentations couvrent un **important éventail de conditions hydriques** (jusqu'à 294 mm d'apport hydrique) **et azotées** (jusqu'à 180 unités). La diversité des années et des sites nous permet d'apprécier une **variabilité climatique interannuelle importante** ([Tableau 9](#)) allant d'années froides (9,55°C de moyenne annuelle, La Minière 1978) jusqu'à deux années douces avec 12.65°C (Lusignan 1989 et 1990) et d'une année sèche avec 536.9mm (Grignon 1992) jusqu'à trois années humides avec 932.6, 934.1 et 935.5mm (Lusignan 1982, 1983 et 1989 respectivement). Cette variabilité se retrouve également entre saison : 2.32°C de moyenne en hiver à Lusignan en 1987 contre 8.34°C en 1990 ou encore 15.34°C de moyenne en été à La Minière en 1978 contre 19.58°C à Lusignan en 1990. Notre extrait de la base de données IDE-STICS ne comporte cependant que des sites en climat tempéré.

E—Méthode de calibration

L'estimation des paramètres d'un modèle de culture peut être traitée comme un **problème de régression** : il s'agit de réduire l'écart entre les observations (i.e. de surface foliaire (*LAI*) et de matière sèche récoltée (*MASEC* dans notre cas) de la base de données de calibration et les simulations de modèle correspondantes en modifiant progressivement un vecteur de paramètres d'entrée qui doit respecter des contraintes (gamme de valeurs des paramètres). Il est nécessaire de définir un modèle d'erreur statistique. L'algorithme d'optimisation non-linéaire très répandu de « **Nelder-Mead simplex** » ([Nelder et Mead, 1965](#)), implémenté dans l'outil Matlab adapté au modèle STICS version 8.41 (*OptimiSTICS* ; [Buis et al., 2011](#)), a été utilisé. C'est une méthode numérique heuristique qui cherche à **minimiser une fonction continue dans un espace à plusieurs dimensions**. Comme cet algorithme est une méthode d'optimisation locale, nous avons répété celui-ci **50 fois** avec des vecteurs des paramètres de départ différents pour minimiser le risque de convergence vers un minimum local. Le nombre maximum d'itérations requis pour atteindre le minimum local est fixé à 500.

Le jeu de paramètres issu de cette méthode de calibration est donné au [Tableau 6](#) et les graphiques observés-simulés à la [Figure 41](#) avec des R^2 de 0.74 et 0.77 pour la luzerne et de 0.84

Espèce	Nom	Irrigation		Azote		Références
		Nombre intervention	Quantité (mm)	Nombre intervention	Quantité (unité)	
Luzerne	Grignon 1992 a	2	40			-
	Grignon 1992 b					-
	Grignon 1992 c	1	50			-
	Grignon 1992 d	1	20			-
	La minière 1979					Gosse et al., 1982
	Lusignan 1982 a	10	294			Durand et al., 1989 ; Lemaire et al., 1989
	Lusignan 1982 b					Durand et al., 1989 ; Lemaire et al., 1989
	Lusignan 1983 a	5	155			Durand et al., 1989 ; Lemaire et al., 1989
	Lusignan 1983 b					Durand et al., 1989 ; Lemaire et al., 1989
Fétuque	Lusignan automne 1988 sec 1			1	40	Bélanger et al., 1992
	Lusignan automne 1988 sec 2			1	160	Bélanger et al., 1992
	Lusignan automne 1988 sec 0					Bélanger et al., 1992
	Lusignan été 1987 irr. 0	5	120			Bélanger et al., 1992
	Lusignan été 1988 irr. 0	8	145			Bélanger et al., 1992
	Lusignan été 1989 irr. 0	7	164			Onillon et al., 1995
	Lusignan été 1989 irr. 1	7	164	1	60	Onillon et al., 1995
	Lusignan été 1989 irr. 2	7	164	1	180	Onillon et al., 1995
	Lusignan été 1989 sec 0					Onillon et al., 1995
	Lusignan été 1989 sec 1			1	60	Onillon et al., 1995
	Lusignan été 1990 irr. 2	11	245	1	180	Onillon et al., 1995
	Lusignan été 1990 sec 0	2	35			Onillon et al., 1995
	Lusignan été 1990 sec 2	2	35	1	180	Onillon et al., 1995
	Lusignan printemps 1987 sec 0					Bélanger et al., 1992
	Lusignan printemps 1989 sec 0					Bélanger et al., 1992
	Lusignan printemps 1989 sec 1			1	60	Bélanger et al., 1992
	Lusignan printemps 1989 sec 2			1	120	Bélanger et al., 1992
	Lusignan printemps 1989 sec 3			1	180	Bélanger et al., 1992

Tableau 8— Localisations et conditions de culture de diverses expérimentations de la base de données IDE-STICS (Beaudoin et al., 2015) qui ont permis de renseigner les fichiers d'observation d'indice foliaire LAI et de matière sèche aérienne MASEC nécessaires à la calibration du modèle.

	Site Année	Janv.-Mars		Avril-Juin		Juillet-Sept.		Oct.-Déc.		Année		Commentaires
		T° (°C)	Précip. (mm)	T° (°C)	Précip. (mm)	T° (°C)	Précip. (mm)	T° (°C)	Précip. (mm)	T° (°C)	Précip. (mm)	
Luzerne	Grignon 1992	5.21 -0.07	62.4 -61.74%	13.45 -0.15	171.3 -0.69%	17.82 -0.15	148.1 -11.21%	7.32 -0.51	155.1 -19.13%	10.95 -0.22	536.9 -22.66%	Hiver sec Mai, juillet, août chauds
	Minière 1978	4.16 -1.12	258.9 +58.7%	11.50 -2.1	184.2 +6.78%	15.34 -2.62	133 -20.26%	7.2 -0.63	136.6 -28.78%	9.55 -1.62	712.7 +2.66%	Année froide sans été Hiver humide
	Lusignan 1982	6.73 +0.75	168.5 +8.43%	13.97 +0.10	126.7 - 25.56%	18.82 +0.39	200.3 +40.3%	9.11 +0.56	438.6 +102%	12.16 +0.45	934.1 +36.2%	Janvier très doux, août froid, automne humide
	Lusignan 1983	5.69 -0.29	161.6 +3.98%	12.89 -0.89	356.3 +109%	19.33 +0.90	247.4 +73.2%	8.17 -0.38	167.3 -22.97%	11.52 -0.19	932.6 +36%	Avril et mai frais et humides Juillet très chaud
Fétuque	Lusignan 1987	2.32 -3.66	97.7 -37.1%	12.49 -1.37	160.6 -5.64%	18.86 +0.42	220 +54.1%	8.39 -0.16	354.8 +63.4%	10.51 -1.19	833.1 +21.5%	Janvier glacial et sec, avril doux, mai froid, été sec
	Lusignan 1988	6.58 +0.60	426.3 +174%	13.47 -0.40	268.6 +57.8%	17.18 -1.25	126.9 -11.13%	8.81 +0.26	113.7 -47.65%	11.51 -0.19	935.5 +36.5%	Printemps-Été frais
	Lusignan 1989	7.28 +1.30	156.5 +0.71%	14.21 +0.34	181 +6.34%	19.39 +0.96	96.5 -32.42%	9.68 +1.13	148.5 -31.63%	12.65 +0.93	582.5 -15.04%	Année chaude et sèche
	Lusignan 1990	8.34 +2.36	186.4 +19.9%	14 +0.13	142 -16.6%	19.58 +1.15	92.5 -35.2%	8.66 +0.11	277.5 +27.8%	12.65 +0.94	698.4 +1.87%	Année chaude Février très doux

Tableau 9— Conditions climatiques (température moyenne et cumul de précipitation) par trimestre et sur l'ensemble de l'année des unités de simulations issues de la base de données IDE-STICS avec les écarts aux normes 1980-2010.

à 0.87 pour la fétuque (surface foliaire *LAI* et matière sèche *MASEC* respectivement). Les RMSE du *LAI* sont de 0.89 et de 0.80 sur l'ensemble de l'année pour la luzerne et la fétuque respectivement avec peu de variations entre repousses (0.75, 1.07 et 0.78 pour la luzerne ; 0.72, 0.94 et 0.50 pour la fétuque ; repousse de printemps, d'été et d'automne respectivement). Les RMSE du *MASEC* sont de 0.75 et de 0.47 sur l'ensemble de l'année pour la luzerne et la fétuque respectivement avec peu de variations entre repousses (0.62, 0.88 et 0.80 pour la luzerne ; 0.40, 0.56 et 0.26 pour la fétuque ; repousse de printemps, d'été et d'automne respectivement).

3—Analyse de sensibilité

A—Démarche générale

Le modèle paramétré permet d'obtenir des simulations robustes pour les deux espèces étudiées à partir de la dernière version du modèle (V8.41) dans des conditions hydriques, azotées et pédoclimatiques variées. L'analyse de sensibilité a porté sur ce modèle et vise à nous permettre d'identifier les paramètres des fonctions de réponses à la température qui ont le plus d'influence sur les principales variables de sortie du modèle.

B—Sélection des paramètres d'entrée, des variables de sortie et échantillonnage

a—Les paramètres d'entrée

Le choix des paramètres d'entrée s'est porté sur l'ensemble des paramètres des trois fonctions principales de réponse à la température du modèle STICS, à savoir ([Tableau 10](#)) : les températures minimale, optimale et maximale de **développement** (*TDMIN*, *TDMAX* et *TCXSTOP*), de **croissance foliaire et racinaire** (*TCMIN*, *TCMAX* et *TCXSTOP*) et de réponse de **la RUE** (*TEMIN*, *TEOPT*, *TEOPTBIS* et *TEMAX*). Dans le cas de la luzerne, les paramètres de la fonction de réponse à la température de la **fixation** ont également été étudiés (*TEMPNOD* 1 à 4). Le choix de ces fonctions nous permet également de considérer les deux rôles de la température dans STICS : en tant que **variable pilote à effet instantané ou cumulatif** (développement et croissance foliaire) ou en tant que **variable de stress** réduisant une fonction potentiel (croissance en biomasse et fixation). Deux types de fonctions ont été explorés : deux fonctions **bilinéaires** pour le développement et la croissance foliaire et deux fonctions **tri-linéaires** à plateau pour la réponse de la RUE et la fixation azotée. Par la suite, un intervalle de variation a été préfini pour chacun des paramètres (généralement -5°C et +5°C de la valeur nominale du paramètre, [Tableau 10](#)). Le choix des paramètres exclut les réponses aux **températures gélives** (aucun dégât sur les feuilles dû au stress thermique sous 0°C).

b—Les variables de sortie

Afin de décomposer la sensibilité du modèle à ces paramètres, les effets de leur variation sur différentes variables intervenant dans l'élaboration du rendement d'une culture fourragère (i.e. biomasse aérienne totale) et dans la qualité (teneur en azote) ont été caractérisés. Les effets sur le **cumul de degrés-jours** (*SOMCOUR*), l'indice de **croissance foliaire** (« leaf area index »

Param.	Signification	Rôle	Luzerne		Fétuque	
			Inter- valle de variation	Valeur	Inter- valle de variation	Valeur
Croissance foliaire et racinaire						
<i>t_{cm}</i>	Température minimale de croissance foliaire et racinaire	Pilote Instantanée	[-3 ; 8]	3	[-3 ; 5]	0
<i>t_{cm}</i>	Température optimale de croissance foliaire et racinaire	Pilote Instantanée	[25 ; 33]	29	[21 ; 29]	25
<i>t_{cxstop}</i>	Température maximale de croissance foliaire et de développement	Pilote Instantanée	[35 ; 40]	40	[35 ; 40]	40
Développement						
<i>t_{dmin}</i>	Température de développement minimale	Pilote	[-3 ; 8]	3	[-3 ; 5]	0
<i>t_{dmax}</i>	Température de développement optimale	Pilote	[25 ; 33]	29	[21 ; 29]	25
Croissance en biomasse						
<i>t_{emin}</i>	Temp. min. de croissance en biomasse	Stress	[-3 ; 8]	3	[-3 ; 5]	0
<i>t_{eo_{pt}}</i>	1 ^{ère} temp. opt. de croissance en biomasse	Stress	[10 ; 20]	15	[10 ; 20]	15
<i>t_{eo_{ptbis}}</i>	2 ^{ème} temp. opt. de croissance en biomasse	Stress	[25 ; 35]	30	[25 ; 35]	30
<i>t_{emax}</i>	Temp. max. de croissance en biomasse	Stress	[35 ; 40]	40	[35 ; 40]	40
Fixation						
<i>t_{empnod}</i>	Temp. min. de fixation de l'azote atmosphérique	Stress	[-4 ; 5]	3	-	-
<i>t_{empnod}</i>	1 ^{ère} temp. opt. de fixation de l'azote atmosphérique	Stress	[10 ; 20]	15	-	-
<i>t_{empnod}</i>	2 ^{ème} temp. opt. de fixation de l'azote atmosphérique	Stress	[25 ; 35]	30	-	-
<i>t_{empnod}</i>	Temp. max. de fixation de l'azote atmosphérique	Stress	[35 ; 40]	35	-	-

Tableau 10— Choix des paramètres d'entrée de l'étude de sensibilité relatifs aux trois fonctions principales de réponse à la température du modèle STICS : les températures minimale, optimale et maximale de développement (*TDMIN*, *TDMAX* et *TCXSTOP*), de croissance foliaire et racinaire (*TCMIN*, *TCMAX* et *TCXSTOP*) et de réponse de la RUE (*TEMIN*, *TEOPT*, *TEOPTBIS* et *TEMAX*). Un intervalle de variation a été préfini pour chacun des paramètres .

ou *LAI*), et l'accumulation de **biomasse** (matière sèche aérienne totale ou *MASEC*) ont été analysés. En supplément, afin d'analyser les effets de la réponse à la température de la fixation, le statut azoté de la culture (indice de nutrition azoté instantané ou *INNI*) a été sélectionné. Ces choix permettent également d'apprécier plusieurs niveaux d'intégration des processus : certaines variables sont peu intégrées (*SOMCOUR*), dépendant d'une unique fonction de réponse, tandis que d'autres variables (*LAI*, *MASEC* et *INN*) ([Figure 37](#)) sont fortement intégrées dans le modèle et résultent des effets de plusieurs réponses à la température. La valeur de ces quatre variables a été relevée régulièrement aux jours 90, 180, 270 et 360 de l'année. Pour faciliter l'analyse, il a été choisi arbitrairement de fixer les dates de fauche à ces dates. Ce choix présente l'avantage de distinguer 4 saisons claires (hiver, printemps, été, automne) pour analyser les effets des variations de paramétrage sur le modèle, mais ne correspond pas à un calendrier de pratiques ou à des durées de repousse tout à fait réalistes (repousses trop longues en été et trop courtes en contre-saison).

c—Echantillonnage : génération d'une matrice de paramètres d'entrée

L'échantillonnage des combinaisons de paramètres d'entrée a été généré selon la **technique d'échantillonnage par hypercubes latins** (ou *LHS* pour « *Latin Hypercube Sampling* ») qui permet une bonne **couverture du domaine expérimental** (« space filling design ») en répartissant uniformément les points de l'échantillon sur toute l'étendue du domaine défini par les paramètres d'entrée. Pour cela, l'intervalle de chaque paramètre d'entrée est découpé en 250 segments de probabilité égale puis une valeur est tirée aléatoirement dans chacun de ceux-ci. Les 250 valeurs ainsi obtenues pour le paramètre d'entrée 1 considéré sont combinées d'une manière aléatoire aux 250 valeurs obtenues pour le paramètre d'entrée 2 et ainsi de suite jusqu'au 14^{ème} paramètre. Pour garantir une couverture uniforme du domaine, une fois qu'un couplet de paramètres d'entrée a été tiré aléatoirement, aucun autre couplet ne peut être tiré dans un intervalle prédéfini autour de celui-ci. Au final lors de cette phase d'échantillonnage, 250 tirages des 14 paramètres d'entrée du modèle sont générés par hypercube latin. Cette matrice d'échantillonnage permet de renseigner puis d'exécuter 250 fois le modèle afin d'obtenir une matrice de variables de 250 quadruplets des quatre variables de sortie. L'enjeu de l'analyse de sensibilité est alors de quantifier les relations entre l'information fournie en entrée et les sorties calculées par le modèle. Afin d'obtenir une estimation fiable des indices de sensibilité, **chaque analyse de sensibilité a été répétée 4 fois** avec un nouvel échantillonnage de paramètres d'entrée. L'indice de sensibilité retenu correspond à la moyenne des valeurs des 4 analyses de sensibilité.

C—Conditions pédoclimatiques et gradient de conditions thermiques étudiés

Afin d'analyser la façon dont la sensibilité du modèle aux paramètres de réponse à la température évolue en réponse aux conditions thermiques, deux stations de zones pédoclimatiques contrastées ont été retenues pour l'étude : Lusignan (climat **tempéré**) et Avignon (climat **méditerranéen**). Les séries climatiques 1970-2000 de [Brisson et Levraut \(2010\)](#) ont été réutilisées pour chaque site ([chapitre 4 II-5](#)). Afin de considérer la variabilité climatique interannuelle pour

	Site Année	Janv.-Mars		Avril-Juin		Juillet-Sept.		Oct.-Déc.		Année	
		T° (°C)	Précip. (mm)	T° (°C)	Précip. (mm)	T° (°C)	Précip. (mm)	T° (°C)	Précip. (mm)	T° (°C)	Précip. (mm)
Lusignan	1975	6.36	227.5	13.74	206.2	17.17	164.3	10.3	219.6	11.89	817.6
	1984	7.92	147.7	17.13	304	20.94	126.8	12.55	251.1	12.64	829.6
	1991	5.68	270	12.31	263.2	16.84	173.9	7.91	99.7	10.68	806.8
Avignon	1978	7.65	223.2	17.80	100.3	24.09	18.6	10.95	399.8	15.12	741.9
	1986	5.54	201.3	16.02	317.6	20.91	53.9	8.80	202.7	12.81	775.5
	1989	7.41	171.2	16.04	274.7	21.85	16.2	10.54	276.8	13.96	738.9

Tableau 11—Sélection de trois années contrastées (froide en **bleu**, moyenne en **vert** et chaude en **rouge**) pour chaque zone climatique (Lusignan, tempérée ; Avignon, Méditerranéenne) en se basant sur la moyenne annuelle. Les séries climatiques 1970-2000 de **Brisson et Levraut (2008)** ont été réutilisées pour chaque site.

chaque site, **trois années contrastées** ont été sélectionnées en se basant sur leur température annuelle moyenne ([Tableau 11](#)) : 10.68 à 14.64°C pour Lusignan et 12.81 à 15.12°C pour Avignon. Ces 6 séries constituent les situations dites en « climat actuel » dans la suite. Le gradient de situations thermiques a été artificiellement accentué en générant des séries climatiques sur la base de ces 6 situations de références et en enlevant -4°C ou ajoutant +2, +4 et +6°C à l'ensemble des jours des trois années retenues pour chaque site. L'analyse de sensibilité a donc été réalisée pour chaque espèce pour un total de 30 séries climatiques contrastées utilisées en entrée. L'évapotranspiration est recalculée automatiquement pour chaque scénario climatique

Les analyses de sensibilité ont été répétées selon **deux modes de conduites de culture** : en conduite standard (non irriguée/non fertilisée pour la luzerne et non irriguée/fertilisée pour la fétuque, nommé après condition « limitante ») et en condition « non limitante » ou « potentielle » (irriguée automatiquement/fertilisée à la hauteur de 50 unités d'azote après chaque coupe pour les deux espèces) facilitant l'analyse des effets de la température. Le sol est de type limoneux-argileux profond dans les deux sites ($obstarac = 200$ cm) avec une humidité à la capacité au champ de 24.5 g/g ($bcc = 24.5$), une humidité minimale exploitable par la plante de 13 g/g ($bmin = 13$) en moyenne sur l'ensemble des horizons et une densité apparente de 1.4 ($da = 1.4$).

D—Méthode et principes mathématiques généraux

a—La méthode FAST

Une classification de trois méthodes d'analyse de sensibilité a été proposée par [Saltelli et al., 2008](#) : les méthodes de screening, l'analyse de sensibilité locale et l'analyse de sensibilité globale. La méthode de screening permet d'établir une hiérarchie approximative au sein des paramètres d'entrée sans pour autant les qualifier. Elle sert typiquement à détecter les paramètres les plus influents d'un modèle pour pouvoir ensuite les étudier de manière plus approfondie. Les analyses de sensibilité locale et globale sont des méthodes d'analyses quantitatives permettant d'établir **une hiérarchie** au sein des paramètres d'entrée. L'analyse de sensibilité locale permet d'étudier les variations d'une sortie lorsqu'un seul paramètre d'entrée varie (les autres étant fixés à leurs moyennes). Les **méthodes d'analyse de sensibilité globale** sont les plus adaptées à nos questions de recherche. Elles se caractérisent par l'exploration de l'**espace des paramètres d'entrée** et s'intéressent à la variabilité de la sortie du modèle en déterminant la **part de variance due à chacune des entrées**. Nous avons choisi de travailler avec la méthode d'analyse de sensibilité globale **FAST (Fourier Amplitude Sensitivity Test)** basée sur la décomposition harmonique de la variance ([Saltelli et al. 1999](#)) et adaptée au modèle STICS V8.41 par un module sur MatLab (*SensiLib*, [Buis et al., 2011](#)). Cette méthode a déjà été utilisée, validée et expliquée sur le modèle STICS ([Varela et al., 2012](#)). Elle a l'avantage de ne faire **aucune hypothèse sur la forme du modèle**.

b—La décomposition de la variance

La méthode *FAST* se base sur une **décomposition de la variance totale** $V(Y)$ des va-

riables de sorties Y ($SOMCOUR$, LAI , $MASEC$ et INN dans notre cas) en deux indices de sensibilité aux paramètres d'entrée i (les paramètres des fonctions de réponse à la température dans notre cas, [Tableau 10](#) ; [Équation 28](#)) :

- Les **effets principaux** V_i d'un paramètre d'entrée i sur la variance totale $V(Y)$.
- Les **effets secondaires** V_{ij} d'un paramètre d'entrée i sur la variance totale $V(Y)$ en prenant en compte les différentes interactions avec les paramètres d'entrée j .

$$\text{variance totale} = \sum \text{effets principaux} + \sum \text{effets secondaires}$$

$$V(Y) = \sum_{i=1}^{13} V_i + \sum_{1 \leq i \leq j \leq 13} V_{ij} + \dots + V_{1,2,\dots,13}$$

Eq 28

Cette décomposition nous permet ainsi d'estimer la **sensibilité individuelle principale** de chaque entrée (S_i , indice principal, [Équation 29](#)) et sa **sensibilité totale** (ST_i , qui inclue les interactions avec les autres facteurs, [Équation 30](#)).

$$S_i = \frac{V_i}{V(Y)}$$

Eq 29

$$ST_i = \frac{V(Y) - V_{-i}}{V(Y)}$$

Eq 30

Avec V_{-i} la somme de toutes les variances ne prenant pas en compte le paramètre d'entrée i . Lorsque S_i ou ST_i sont proches de 1, la variable de sortie étudiée est fortement sensible à la variable d'entrée i . Au contraire, plus ces indices sont proches de 0, plus la sensibilité est faible. Si les deux indices S_i et ST_i sont égaux, il n'y a pas d'interaction entre la variable d'entrée i et les autres variables : la variable i est indépendante. Nous analyserons ici les **indices totaux** de chaque variable d'entrée sur les variables de sortie.

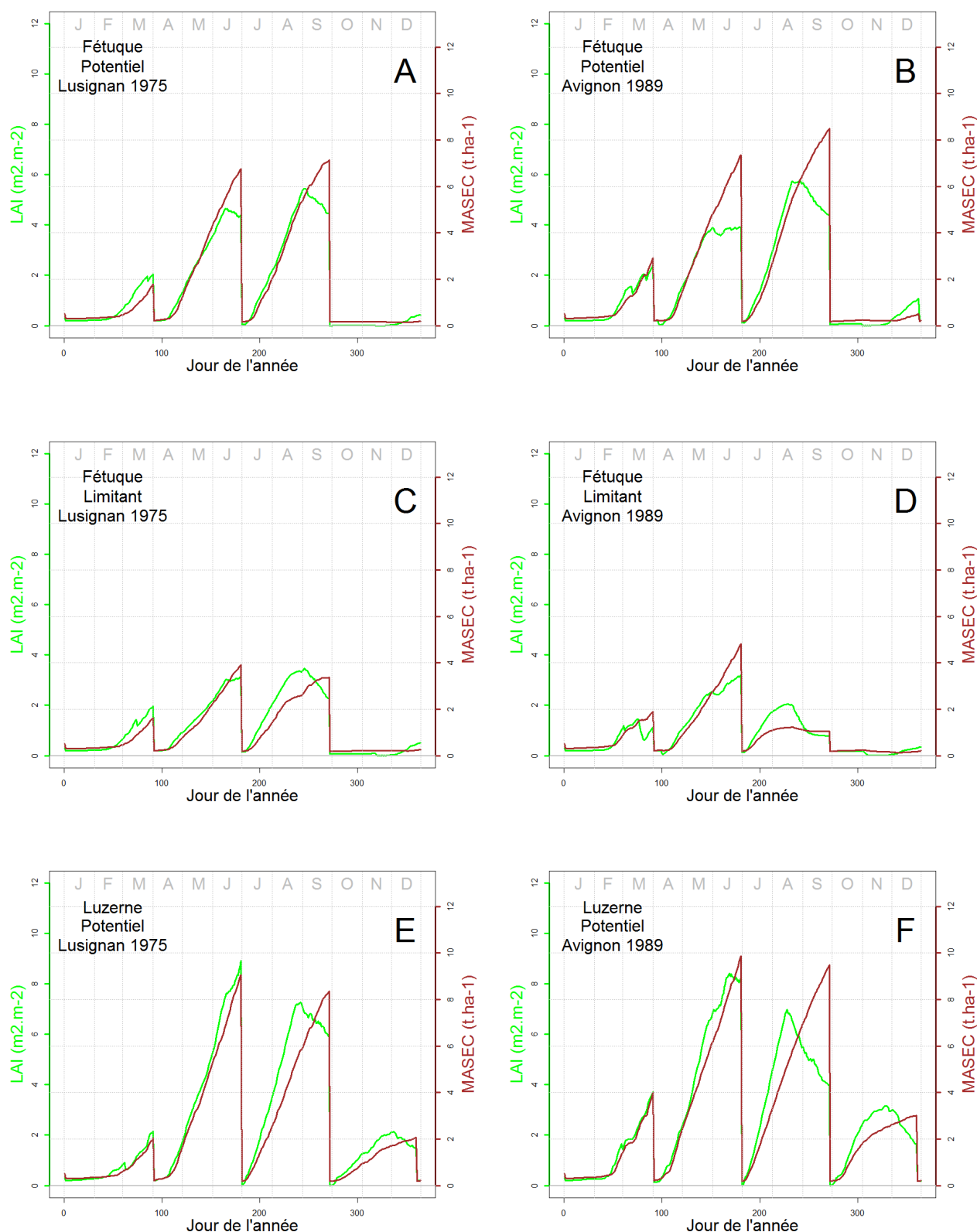


Figure 42—Illustrations de quelques sorties de simulations d'indices foliaires (LAI, $\text{m}^2.\text{m}^{-2}$, **courbe verte**) et de matières sèches aériennes totales (MASEC, $\text{t}.\text{ha}^{-1}$, **courbe rouge**) pour un scénario climatique actuel pour une fétuque à Lusignan en conditions potentielles ou limitantes (A et C respectivement) ou à Avignon en conditions potentielles ou limitantes (B et D respectivement). Les simulations de la Luzerne à Avignon en conditions potentielles sont données respectivement en E et F. Les simulations sont effectuées pour des années climatiques moyennes pour chaque zone climatique (1975 pour Lusignan et 1989 pour Avignon, [Tableau 11](#)).

III — Résultats

1—Illustration de quelques sorties de simulations pour un scénario climatique actuel

Différentes simulations pour un scénario climatique actuel sont présentées en [Figure 42](#). Une forte variabilité de la production de matière sèche est prédite entre les saisons, suivant les conditions pédoclimatiques (méditerranéennes ou tempérées) et suivant la culture considérée (luzerne ou fétuque). Cette variabilité saisonnière est plus marquée dans les simulations au potentiel (eau et N non-limitants). Quelle que soit la situation, on observe **deux principales périodes de production** de matière sèche aérienne le printemps et l'été. Le pic de rendement est atteint au printemps (2^e coupe) en conditions limitantes ([Figure 42D](#), environ 4.5 t/ha). La **différence entre conditions potentielles et limitantes est généralement moins marquée à Lusignan qu'à Avignon**, dénotant des déficits hydriques estivaux moins marqués ([Figure 42A](#) versus [Figure 42C](#)).

Bien que faibles, les **productions hivernales et automnales ont tendance à être plus élevées à Avignon qu'à Lusignan**. En conditions potentielles, on observe un pic à environ 2 t/ha à Lusignan pour la fétuque contre 3 t/ha à Avignon lors de la coupe à la sortie de l'hiver ([Figure 42A](#) versus [Figure 42B](#)). La différence est encore plus marquée pour la Luzerne, avec 2 t/ha à Lusignan contre 4 t/ha à Avignon ([Figure 42E](#) versus [Figure 42F](#)). Sur l'ensemble de l'année, la **production de la luzerne est plus importante que celle de la fétuque** dans les conditions simulées. En conditions potentielles à Lusignan, la production annuelle de la fétuque est d'environ 16 t/ha ([Figure 42A](#)) contre un peu plus de 20 t/ha pour la luzerne ([Figure 42E](#)).

2—Sensibilité des variables aux paramètres de réponse à la température pour les scénarios climatiques actuels

A—Effets des paramètres de températures minimales

Pour les deux espèces, les deux conditions pédoclimatiques et indépendamment de l'itinéraire technique, on retrouve une **forte sensibilité de l'ensemble des variables de sorties étudiées en climat actuel aux paramètres de températures minimales (TDMIN et TCMIN en particulier) sur l'ensemble des saisons** ([Figure 43](#), [courbes bleues](#)) en climat actuel. Les variations de cumul de degrés-jours sont presque **exclusivement expliquées par les valeurs de la température minimale de développement TDMIN** ([Figure 43](#), 1^{ère} colonne). Une faible sensibilité à la température minimale de croissance foliaire TCMIN est observée aux saisons froides. Les sensibilités totales de la surface foliaire et la production de matière sèche aérienne sont **plus complexes et dépendent de davantage de paramètres** ([Figure 43](#), 2^{ème}, 3^{ème} et 4^{ème} colonnes respectivement). En plus de la température minimale de développement TDMIN, ces variables de sortie sont également **fortement impactées par le paramètre de**

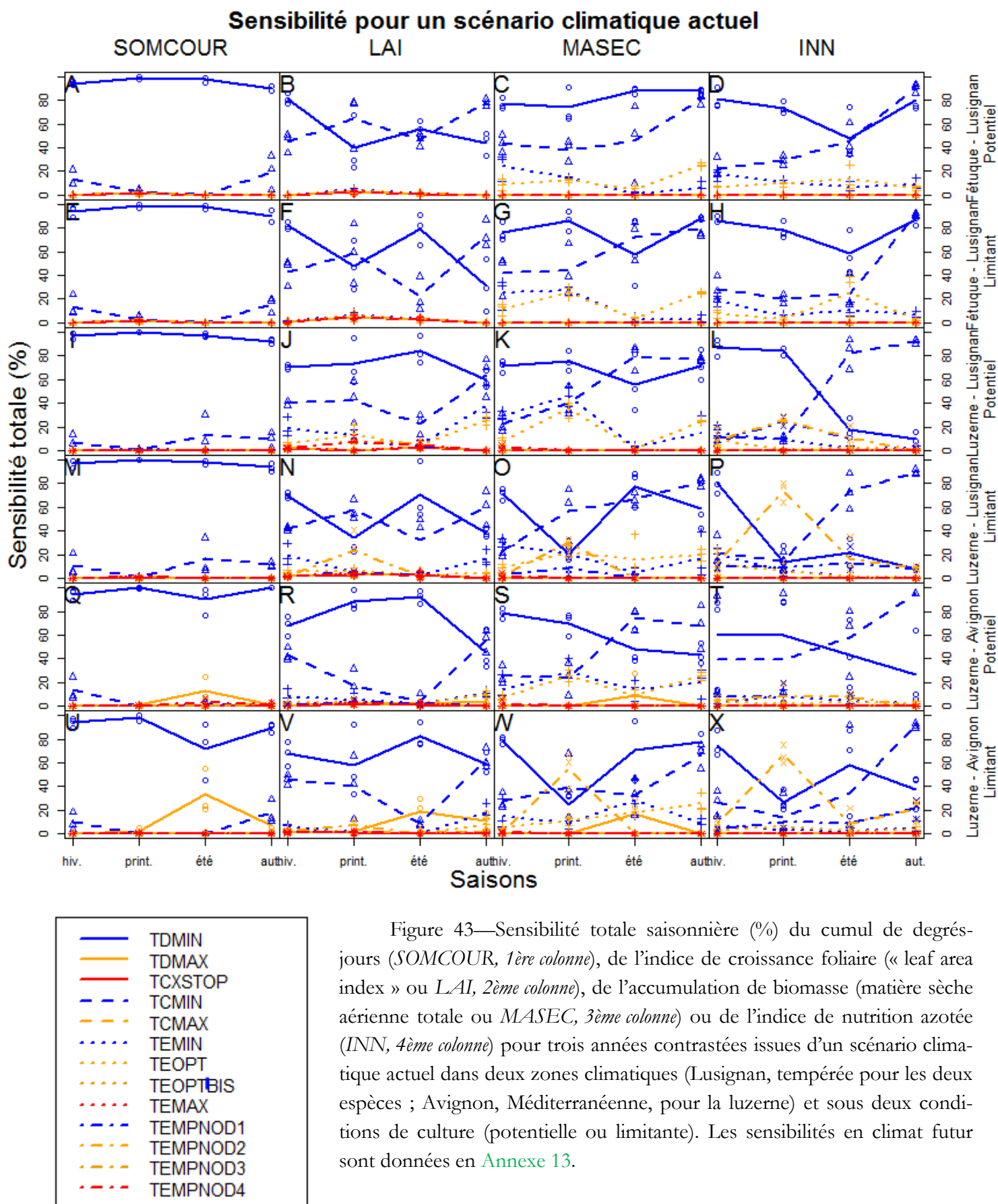


Figure 43—Sensibilité totale saisonnière (%) du cumul de degrés-jours (*SOMCOUR*, 1^{ère} colonne), de l'indice de croissance foliaire (« leaf area index » ou *LAI*, 2^{ème} colonne), de l'accumulation de biomasse (matière sèche aérienne totale ou *MASEC*, 3^{ème} colonne) ou de l'indice de nutrition azotée (*INN*, 4^{ème} colonne) pour trois années contrastées issues d'un scénario climatique actuel dans deux zones climatiques (Lusignan, tempérée pour les deux espèces ; Avignon, Méditerranéenne, pour la luzerne) et sous deux conditions de culture (potentielle ou limitante). Les sensibilités en climat futur sont données en [Annexe 13](#).

température minimale de croissance foliaire et racinaire $TCMIN$. L'importance relative prise par $TDMIN$ et $TCMIN$ dans la sensibilité totale varie suivant les saisons et les conditions pédoclimatiques :

- Le LAI est principalement sensible à $TDMIN$ sur l'ensemble des saisons (Figure 43, 2^{ème} colonne, graphiques B, F, J et N). Cette sensibilité diminue au profit de $TCMIN$ lors de saisons plus froides (Figure 43, 2^{ème} colonne, graphiques R et V).
- Le cumul de matière sèche $MASEC$ (Figure 43, 3^{ème} et 4^{ème} colonne) est aussi fortement sensible à $TDMIN$, mais ce paramètre explique une part de variance plus faible que pour le LAI . Au contraire, à la faveur d'une baisse relative de la sensibilité au développement, la sensibilité à $TCMIN$ augmente, particulièrement en été et automne, et est souvent équivalente à celle de $TDMIN$.

En plus des températures minimales de développement $TDMIN$ et de croissance foliaire $TCMIN$, le LAI et la matière sèche aérienne sont, dans une moindre mesure, sensibles aux températures minimales $TEMIN$ et optimales $TEOPT$ de réponse de la RUE. Ces sensibilités varient suivant les saisons et l'espèce considérée :

- Le **cumul de matière sèche est la variable de sortie la plus sensible aux paramètres de croissance en biomasse $TEMIN$ et $TEOPT$** (Figure 43, 3^{ème} colonne). Cette sensibilité est observée tout au long de l'année pour les deux espèces avec une tendance à la baisse durant la saison estivale.
- Une faible sensibilité (entre 5 et 20% selon les conditions de culture) de la surface foliaire aux températures minimales $TEMIN$ et optimales $TEOPT$ de croissance en biomasse est observée chez la luzerne lors des saisons froides (Figure 43, 2^{ème} colonne, graphiques J, N, R et V). Ce n'est pas le cas chez la fétuque (Figure 43, 2^{ème} colonne, graphiques B et F).

Dans le cas de la luzerne, la **sensibilité aux paramètres impliqués dans la fixation azotée est plus ponctuelle et n'intervient seulement qu'en conditions limitantes**. Par ailleurs, peu ou pas de **différences sont constatées sur les sensibilités totales des différentes variables entre les simulations en conditions potentielles et limitantes**.

B—Effets des paramètres de températures optimales et maximales

Dans la grande majorité des situations étudiées en climat actuel, les variables de sortie sont **peu ou pas sensibles aux valeurs des paramètres de températures optimales et maximales** tirés dans la gamme retenues pour l'analyse (Figure 43, courbe orange et rouge respectivement). Seule une sensibilité à la température optimale de développement $TDMAX$ (15 à 40%) apparaît à Avignon en été (Figure 43, 5^{ème} et 6^{ème} ligne).

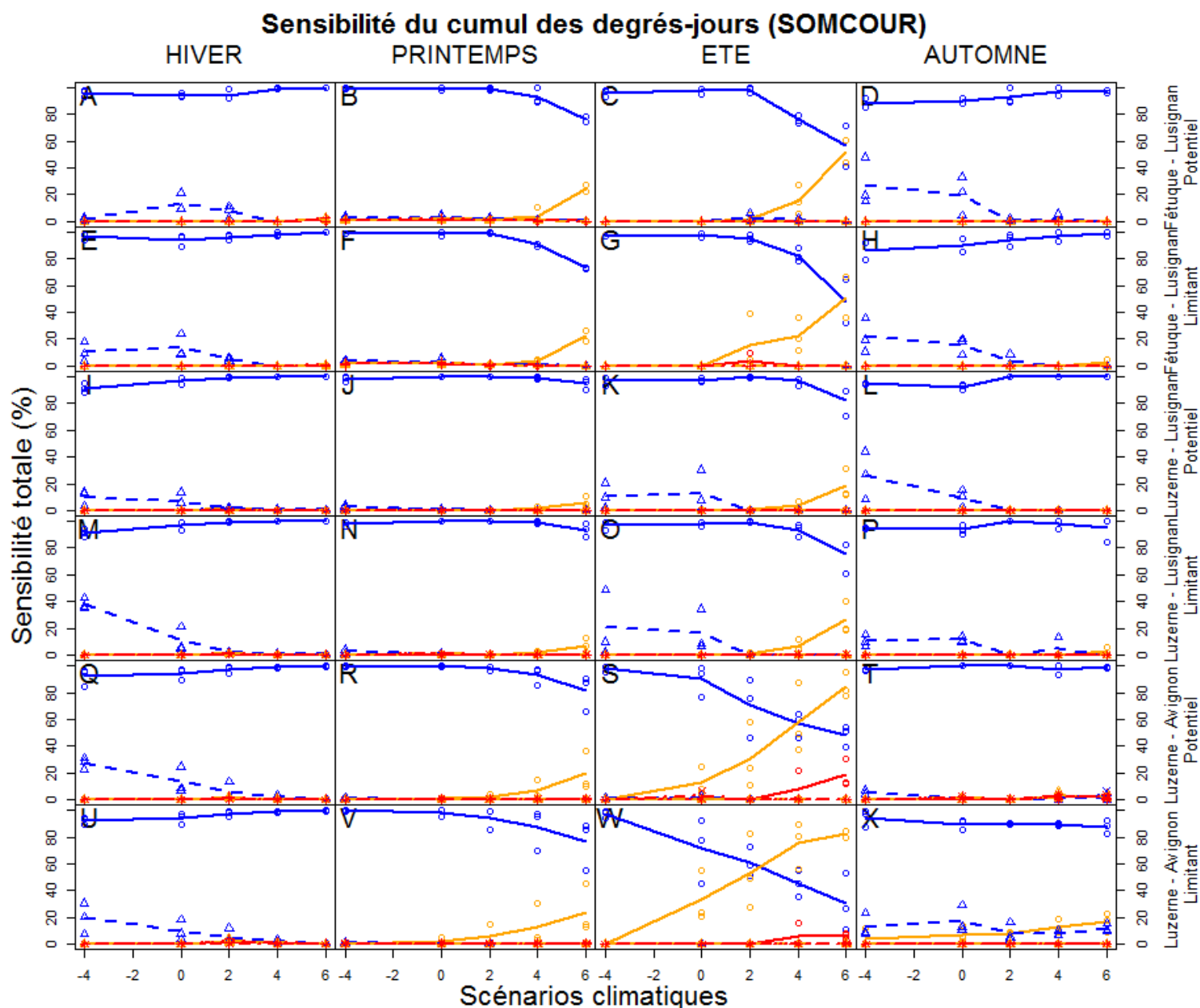


Figure 44—Sensibilité totale saisonnière (% , hiver 1^{ère} colonne, printemps 2^{ème} colonne, été 3^{ème} colonne et automne 4^{ème} colonne) du cumul de degrés-jours (SOMCOUR) pour trois années contrastées issues de différents scénarios climatiques (allant de -4 à $+6^{\circ}\text{C}$) dans deux zones climatiques (Lusignan, tempérée pour les deux espèces ; Avignon, Méditerranéenne, pour la luzerne) et sous deux conditions de culture (potentielle ou limitante).

3—Impact d'un gradient thermique accentué sur la sensibilité du modèle aux paramètres de fonctions de réponses à la température

A—Le cumul des degrés-jours efficaces au développement

Les sensibilités évaluées pour **SOMCOUR** sont similaires en conditions limitantes ou potentielles. Pour un scénario climatique actuel, le cumul des degrés-jours est, quelle que soit la saison, l'année et le site, presque exclusivement sensible à la température minimale de développement *TDMIN* (Figure 44). Pour des scénarios climatiques plus chauds, une **hausse progressive de la sensibilité à la température optimale de développement *TDMAX*** couplée à une baisse progressive de celle de *TDMIN* est observée pour l'ensemble des situations étudiées au printemps, en été voire en automne (Figure 44, 2^{ème}, 3^{ème} et 4^{ème} colonne). L'importance relative de la hausse de la sensibilité à la température optimale de développement *TDMAX* varie suivant l'espèce considérée et la zone géographique :

- Pour un même lieu, cette hausse est **plus marquée chez la fétuque**. Le cumul des degrés-jours devient tout autant sensible à la température optimale de développement *TDMAX* qu'à la température minimale *TDMIN* dès +6°C à Lusignan (Figure 44, 1^{ère} et 2^{ème} ligne).
- Cette hausse de la sensibilité à la température optimale de développement *TDMAX* est également beaucoup **plus prononcée en climat méditerranéen** (Figure 44, 5^{ème} et 6^{ème} ligne). La sensibilité à la température optimale de développement devient prépondérante dès le scénario climatique à +4°C. Elle explique jusqu'à 80% de la variance du cumul de degrés-jours pour le scénario à +6°C. Une **sensibilité à la température maximale de développement *TCXSTOP*** est même constatée pour les scénarios les plus chauds (Figure 44, graphiques S et W).

On note également une **disparition de la sensibilité à la température minimale de croissance foliaire *TCMIN*** dès le scénario climatique à +2°C pour l'ensemble des situations.

B—La sensibilité de la surface foliaire

a—Apparition de sensibilités aux paramètres de températures optimales

L'évolution de la sensibilité du LAI à un accroissement des températures est plus complexe que celle du cumul de degrés-jours (Figure 45). Une **hausse progressive de la sensibilité relative du LAI au paramètre de température optimale de développement *TDMAX***, couplée à une baisse de celle à *TDMIN* est constatée au printemps, en été et pour la zone méditerranéenne en automne (Figure 45, 2^{ème}, 3^{ème} et 4^{ème} colonnes). Celle-ci est plus marquée chez la fétuque que chez la luzerne (Figure 45, graphiques C et G), et en climat méditerranéen qu'en climat tempéré (Figure 45, graphiques S et W). La température optimale de développement *TDMAX* est le paramètre qui explique le plus les variations de l'indice foliaire dans les conditions estivales les plus chaudes (>80% à +6°C, Figure 45, graphiques S et W). La température

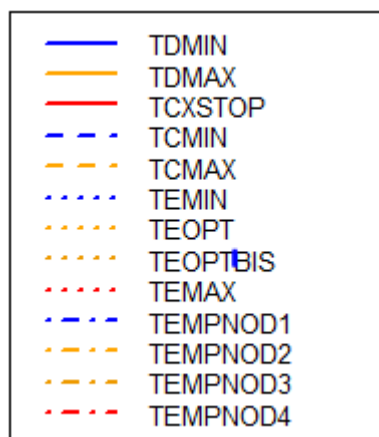
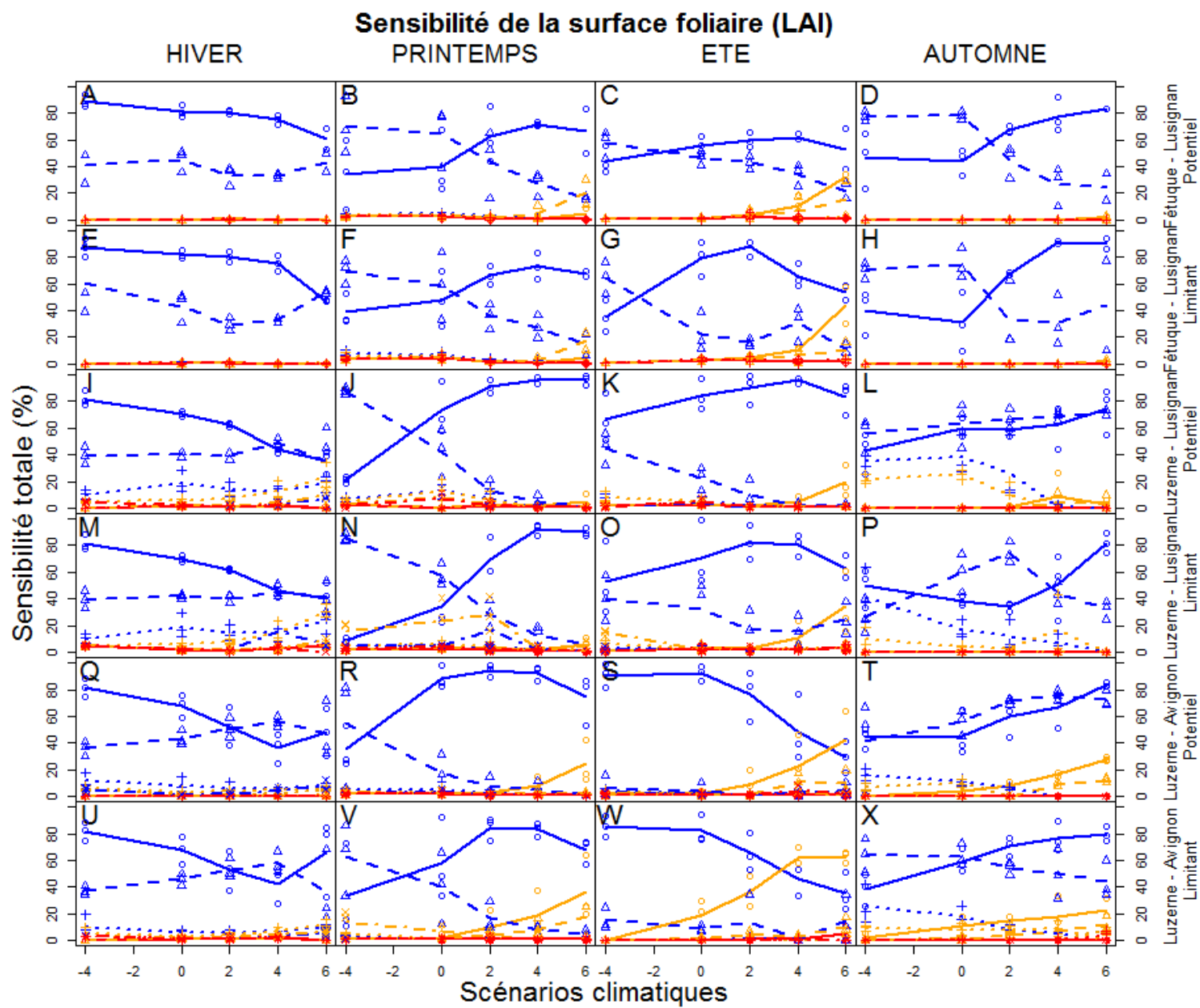


Figure 45—Sensibilité totale saisonnière (% , hiver 1^{ère} colonne, printemps 2^{ème} colonne, été 3^{ème} colonne et automne 4^{ème} colonne) de l'indice foliaire (LAI) pour trois années contrastées issues de différents scénarios climatiques (allant de -4 à $+6^{\circ}\text{C}$) dans deux zones climatiques (Lusignan, tempérée pour les deux espèces ; Avignon, Méditerranéenne, pour la luzerne) et sous deux conditions de culture (potentielle ou limitante).

optimale de croissance foliaire *TCMAX* (Figure 45, 2^{ème}, 3^{ème} et 4^{ème} colonnes) ou, dans une moindre mesure, la température optimale de croissance en biomasse *TEOPT* (Figure 45, graphiques I, M, Q et U) expliquent une faible part de la variance du LAI (jusqu'à 60% à +6°C).

b—Des sensibilités aux paramètres de températures minimales qui dépendent du scénario climatique

Par rapport aux analyses de sensibilité réalisées en climat actuel, des scénarios climatiques plus froids (-4°C) modifient la sensibilité relative de la surface foliaire aux paramètres *TCMIN* et *TDMIN*. Dès le printemps pour les scénarios climatiques plus chauds (+2 à +6°C), une **hausse relative de la sensibilité aux paramètres du développement *TD*** est constatée pour l'ensemble des situations, aux dépens de celle due aux paramètres caractérisant la croissance foliaire *TC* (Figure 45, 2^{ème}, 3^{ème} et 4^{ème} colonnes). Cette tendance est accentuée pour la luzerne et en climat méditerranéen. Pour un scénario climatique chaud (+6°C), la surface foliaire devient même presque exclusivement sensible aux paramètres caractérisant le développement *TD* chez cette espèce (Figure 9, 2^{ème} et 3^{ème} colonnes).

D'autre part, les sensibilités du LAI aux paramètres de la réponse de la RUE disparaissent complètement en automne dès le scénario à +4°C (Figure 45, graphiques L, P, T et X). Cette baisse est cependant moins nette en hiver (Figure 45, graphiques I, M, Q et U).

c—Des sensibilités peu changées en conditions potentielles

Les **tendances sont similaires en conditions limitantes ou potentielles** à l'exception de la sensibilité à la première température optimale de fixation azotée *TEMPNOD2* qui apparaît dans certaines conditions en conditions limitantes chez la luzerne (en climat actuel au printemps, <20%, Figure 45, 4^{ème} et 6^{ème} lignes). Une baisse de la sensibilité à la température minimale de développement *TDMIN* est constatée en parallèle par rapport aux simulations en conditions potentielles. Cette sensibilité à la première température optimale de fixation azotée *TEMPDNOD2* a tendance à décroître avec des scénarios climatiques plus chauds.

C—Sensibilité de la production de matière sèche *MASEC*

a—Apparition de sensibilités aux paramètres de températures optimales

L'évolution de la sensibilité prédite pour la production de matière sèche à un accroissement des températures est également plus complexe que celle du cumul de degrés-jours (Figure 46). Une **hausse progressive de la sensibilité de *MASEC* aux paramètres de températures optimales de développement *TDMAX* et de croissance foliaire/racinaire *TCMAX*** est constatée en été et en automne aux dépens de celles relatives aux températures minimales (*TDMIN* et *TCMIN* respectivement) (Figure 46, 3^{ème} et 4^{ème} colonnes). Dès les scénarios à +2°C, *TDMAX* devient le paramètre affectant le plus la production de matière sèche estivale en zone méditerranéenne (Figure 46W). Cette évolution générale ne concerne cependant pas le printemps (Figure 46, 2^{ème} colonne) et reste moins marquée que pour le cumul des degrés-jours *SOMCOUR* et la surface foliaire *LAI* (Figure 45 et Figure 46, 3^{ème} et 4^{ème} colonnes).

Sensibilité de la matière sèche (MASEC)

HIVER

PRINTEMPS

ETE

AUTOMNE

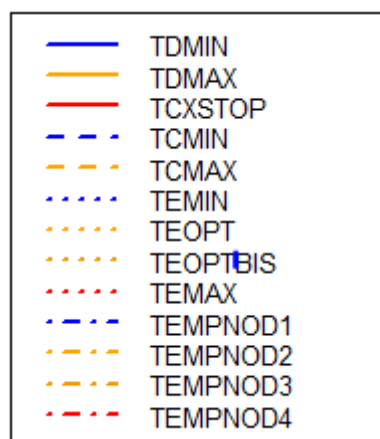
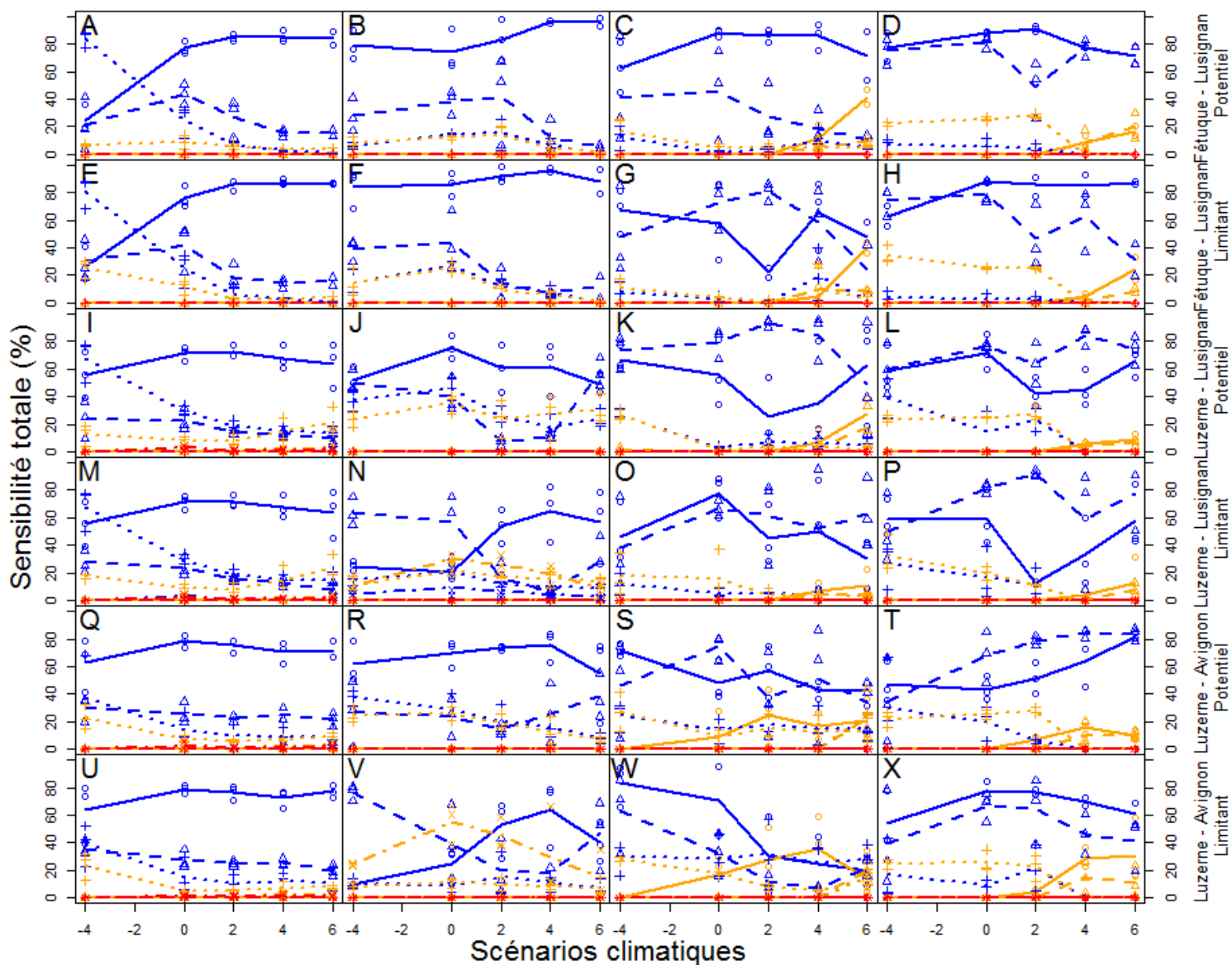


Figure 46—Sensibilité totale saisonnière (% , hiver 1^{ère} colonne, printemps 2^{ème} colonne, été 3^{ème} colonne et automne 4^{ème} colonne) de la matière sèche aérienne totale (MASEC) pour trois années contrastées issues de différents scénarios climatiques (allant de -4 à $+6^{\circ}\text{C}$) dans deux zones climatiques (Lusignan, tempérée pour les deux espèces ; Avignon, Méditerranéenne, pour la luzerne) et sous deux conditions de culture (potentielle ou limitante).

c—Un changement des sensibilités relatives entre paramètres de différents processus

Une redistribution des sensibilités en faveur des paramètres caractérisant le développement opère également pour les scénarios plus chauds, mais de façon moins marquée que pour le LAI, et uniquement pour la fétuque (Figure 46, 1^{ère} et 2^{ème} lignes). Des changements de sensibilités aux paramètres caractérisant la réponse de la RUE sont aussi constatés pour la luzerne. On note une **baisse de la sensibilité aux paramètres *TEMIN* et *TEOPT*** pour des scénarios climatiques chauds en hiver et automne (Figure 46, 1^{ère} et 4^{ème} colonnes). Cette sensibilité aux paramètres caractérisant la croissance en biomasse disparaît totalement en automne dès le scénario à +4°C.

d—Des sensibilités peu changées entre conditions potentielles et limitantes

Les **modifications de sensibilités prédites sont similaires en conditions limitantes ou potentielles**. La part de variance expliquée par les paramètres de température optimale est légèrement plus élevée en conditions limitantes. Une baisse de la sensibilité à la température minimale de développement *TDMIN* est constatée en parallèle (Figure 46, C-G, S-W). Une exception est la sensibilité à la première température optimale de fixation *TEMPNOD2* constatée pour un climat actuel au printemps en conditions limitantes pour la luzerne (Figure 46, 4^{ème} et 6^{ème} lignes). Cette sensibilité à *TEMPDNOD2* décroît avec une hausse de la température (-30% entre 0 et +6°C).

D—Sensibilité de l'état de nutrition azotée

a—Des changements de sensibilité très similaires à MASEC pour les plantes non fixatrices

L'évolution de la sensibilité de l'*INN* aux paramètres de réponse à la température est également complexe (Figure 47). Toutefois, ce paramètre évolue de façon globalement similaire à la production de biomasse pour les plantes non fixatrices (fétuque et luzerne fertilisée en conditions potentielles). Une **hausse progressive de la sensibilité de l'*INN* aux paramètres *TDMAX* et *TCMAX*** est constatée dès le printemps (Figure 47, 2^{ème}, 3^{ème} et 4^{ème} colonnes). Toutefois, à l'inverse du *LAI* et de la production de matière sèche *MASEC*, une **hausse relative de la sensibilité aux paramètres de croissance *TC*** est généralement constatée pour l'ensemble des situations aux dépens de celle due aux paramètres caractérisant le développement *TD* pour des scénarios climatiques plus chauds. Cette tendance est plus marquée pour la luzerne à Avignon (Figure 47, 5^{ème} et 6^{ème} lignes).

b—Des changements de sensibilités différents en conditions limitantes pour les légumineuses

Pour les légumineuses, la **sensibilité aux paramètres de réponse de la fixation (*TEMPNOD2*) est différentes en conditions limitantes ou potentielles** (Figure 47, 4^{ème} et

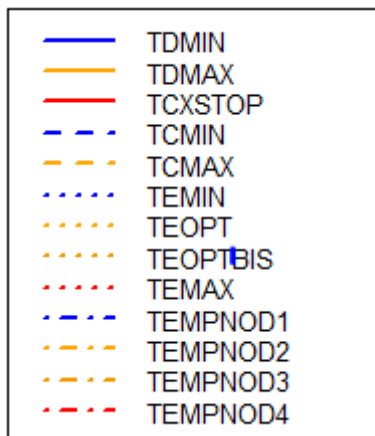
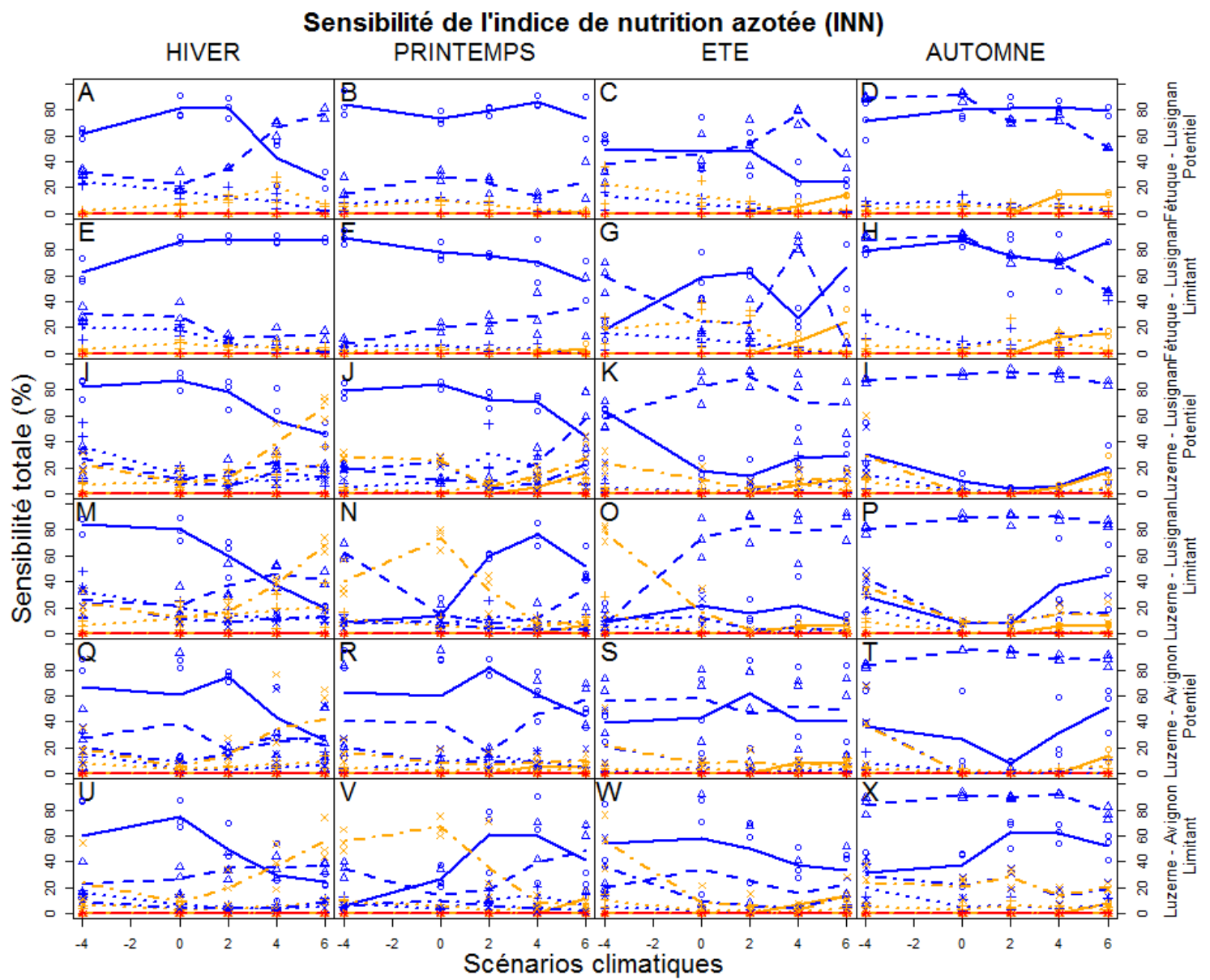


Figure 46—Sensibilité totale saisonnière (% , hiver 1^{ère} colonne, printemps 2^{ème} colonne, été 3^{ème} colonne et automne 4^{ème} colonne) de l'indice de nutrition azotée (INN) pour trois années contrastées issues de différents scénarios climatiques (allant de -4 à $+6^{\circ}\text{C}$) dans deux zones climatiques (Lusignan, tempérée pour les deux espèces ; Avignon, Méditerranéenne, pour la luzerne) et sous deux conditions de culture (potentielle ou limitante).

6^{ème} lignes). Cette sensibilité de l'INN est la plus prononcée au printemps, en hivers et en été dans les conditions climatiques actuelles ou plus froides (-4°C). Dans ces conditions, ce paramètre peut expliquer la majeure partie de la variance du statut azoté (60 à 80%). Elle décroît avec la hausse de la température au printemps et en été. En parallèle une hausse de la sensibilité à ce paramètre est observée en hiver pour les scénarios les plus chauds ($+4$ à $+6^{\circ}\text{C}$). Une baisse de la sensibilité à la température minimale de développement *TDMIN* est toujours constatée lorsque la sensibilité à *TEMPNOD2* est importante par rapport aux simulations en conditions potentielles.

IV — Discussion

1—L'effet des paramètres de températures minimales de développement et de croissance est prépondérant en climats actuels et le reste dans une large mesure en climats futurs

Quelles que soient les conditions de culture (zones climatiques, fertilisation) ou l'espèce, une **forte sensibilité aux températures minimales de développement *TDMIN* et de croissance foliaire et racinaire *TCMIN*** est, sans surprise, constatée pour l'ensemble des variables de sortie étudiées en scénario climatique actuel. Dans le modèle STICS, les fonctions de réponse à la température du développement et de la croissance foliaire et racinaire sont impliquées dans un cumul de temps thermique efficace. Par effet cumulatif, une importante modification du cumul de temps thermique est engendrée en modifiant légèrement la valeur des paramètres de température minimales. Cette forte sensibilité conforte de précédents travaux sur le modèle STICS-maïs et STICS-blé (Ruget et al., 2002) et sur d'autres modèles de culture (Richter et al., 2010 ; Welch et al., 2010). La gamme de température moyenne journalière actuelle n'atteignant généralement pas l'optimum, les sensibilités aux températures optimales *TDMAX* ou *TCMAX* et maximales *TCXSTOP* du développement et de la croissance foliaire sont faibles voire inexistantes. Ce résultat explique le **peu d'importance accordée aux effets des températures optimales et supra-optimales en climats actuels** jusqu'à présent, et du fait des gammes souvent restreintes sur lequel s'est opéré le paramétrage de ces fonction de réponse chez les espèces de grandes cultures et les prairies (5-30°C, Garcia-Huidobro et al., 1982; Covell et al., 1986; Ellis et al., 1986; Gastal et al., 1992 ; Luo, 2011).

Loin de disparaître, nos analyses montrent également que ces paramètres de température minimale **continueront à être les plus sensibles des réponses à la température dans des climats plus chauds**. Du fait des nouvelles gammes de température explorées, la part de variance qu'ils expliquent aura cependant tendance à être réduite en été, particulièrement en zone méditerranéenne.

Par ailleurs, le formalisme linéaire du temps thermique fait que STICS, comme la majorité des modèles, détermine la valeur des paramètre de température minimale par extrapolation à partir de données expérimentales souvent obtenues entre 5-30°C (Jamieson et al., 1998; Brisson et al., 2008 ; Parcevaux et Hubert, 2007). Cette température minimale extrapolée, ou température de base, est dépendante de la gamme de température expérimentales étudiées (Parent et Tardieu, 2014) ce qui lui confère une **certaine variabilité** (Craufurd et al., 1998). Cette variabilité, couplée à une forte sensibilité des sorties du modèle et à un changement des gammes de températures subies par les cultures dans le futur, font de la température minimale une **source d'incertitude** (Parcevaux et Hubert, 2007) qui pourrait être réduite par l'utilisation de réponses non linéaires dans les basses températures.

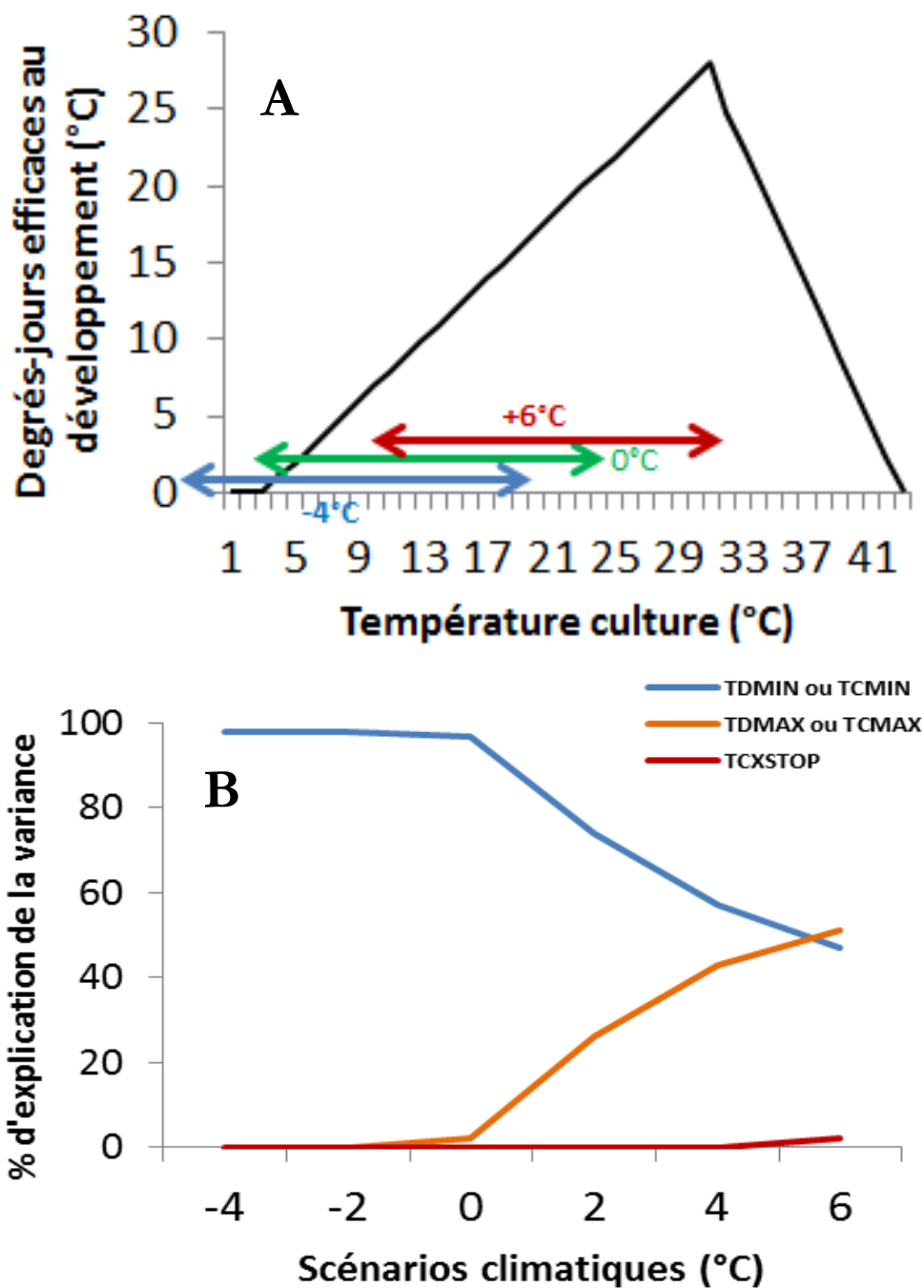


Figure 47— Figure théorique illustrant les décalages des gammes de température moyenne journalière suivant le scénario climatique (A) et leurs conséquences sur la sensibilité aux paramètres de réponse à la température du développement ou de la croissance foliaire (B).

2—La sensibilité du modèle aux paramètres de température optimale de développement et de croissance s'accroît pour des scénarios climatiques plus chauds

Une **faible sensibilité à la température optimale de développement *TDMAX*** a été observée en climat méditerranéen actuel. La température y dépasse régulièrement dès à présent l'optimum de culture durant la saison estivale. Une sensibilité similaire a déjà été observée en climat méditerranéen (modèle WARM sur le riz - Confalonieri et al., 2010) ou tropical/subtropical (sur le riz - Welch et al., 2010 ; modèle GLAM en Inde - Challinor et al., 2006). Les études de sensibilités en climats tempérés ont cependant reçu moins d'attention.

La hausse des températures simulée dans les scénarios climatiques testés permet d'explorer une nouvelle gamme de températures moyennes journalières englobant les gammes de variations de paramètres optimums et maximums de réponse à la température jusqu'ici non sensibles dans le modèle (Figure 47). De telles modifications du régime thermique sont à l'origine d'une redistribution des sensibilités relatives depuis les paramètres correspondant aux températures minimales (*TDMIN* et *TCMIN*) vers les paramètres correspondant aux températures optimales (*TDMAX* et *TCMAX*) voire maximales (*TCXSTOP*) en été. Ce résultat est accentué en climat méditerranéen. Il l'est aussi pour la fétuque par rapport à la luzerne, du fait d'une température optimale de croissance plus basse chez cette espèce (25°C contre 29°C). Il est moins marqué, mais cependant très significatif en pourcentage de variance expliqué, sur les variables très intégrées comme le rendement, en comparaison des cumuls de degrés jours. Cette évolution des sensibilités suggère qu'il **sera nécessaire d'accorder plus d'importance à un calage précis de ces paramètres de températures optimales pour projeter avec précision l'impact de climats futurs plus chauds sur la production des prairies** (Southworth et al., 2000 ; Challinor et al., 2005 ; Challinor et al., 2006 ; Zhang et al., 2008). Cela doit passer par une meilleure connaissance des réponses à la température sur une large gamme allant de 0 à 40°C (Luo, 2011 ; Boote et al., 2012). L'utilisation de fonctions et formalismes (pas de temps, températures d'organes) plus réalistes aux abords de ces températures extrêmes (inférieures à 5°C tout comme supra-optimales) doit être envisagée. De nombreux efforts ont été réalisés afin de déterminer les températures cardinales sur les cultures annuelles, généralement à partir d'études bibliographiques (sur le blé - Porter et Gawith, 1999 ; Porter et Semenov, 2005 ; sur diverses espèces cultivées - Luo, 2011 ; sur la tomate - Boote et al., 2012 ; sur diverses annuelles - Parent et Tardieu, 2012). Les résultats des précédents chapitres permettent à présent de préciser ces réponses pour les espèces herbacées pérennes qui avaient jusqu'ici reçues moins d'attention (Brown et al., 2005).

Concernant les formalismes, STICS, comme la plupart des modèles de culture, utilise la température moyenne journalière (i.e. moyenne arithmétique de la température minimale et maximale) afin de calculer un indice de développement et de croissance journalier, faisant ainsi **l'hypothèse d'un effet linéaire de la température**. Cette approximation 1) n'est valable que dans une gamme restreinte de températures sous-optimales (généralement 5-25°C) où l'effet de la température est généralement approximé par une droite (Porter et Semenov, 2005) et 2) conduit à considérer l'effet de températures plus basses que les températures horaires. Dès lors que

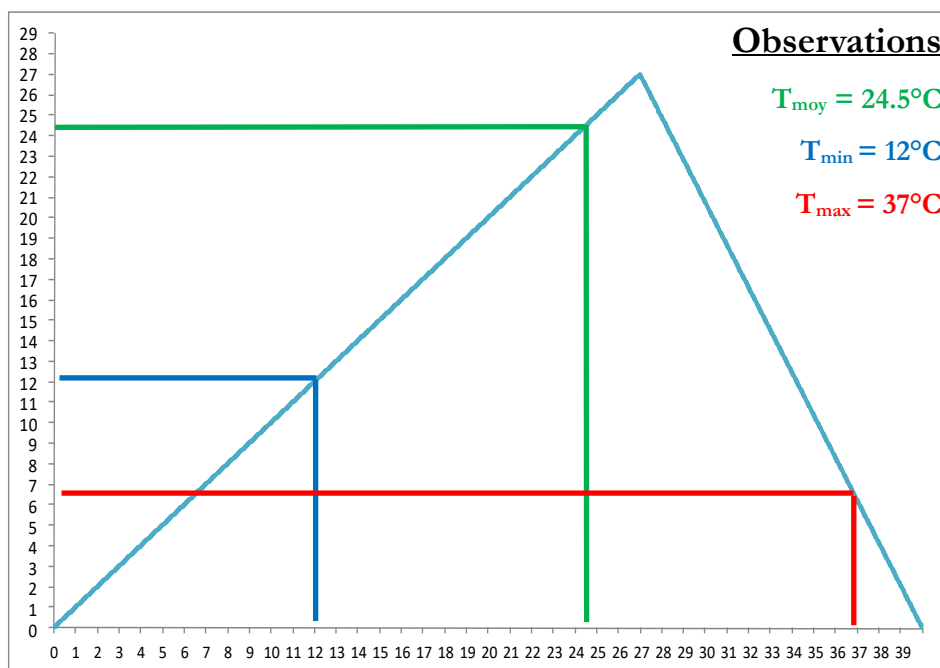


Figure 48— Figure théorique illustrant le biais introduit dans le calcul des températures efficaces par l'utilisation de la température moyenne journalière. Lorsque la température maximale journalière est supérieure à l'optimum, l'indice de développement et de croissance moyen journalier calculé à partir de la température moyenne journalière (T_{efficace} calculée avec T_{moy}) est plus élevé que celui calculé à partir de la moyenne des effets horaires de la température (T_{efficace} calculée avec T_{horaire}).

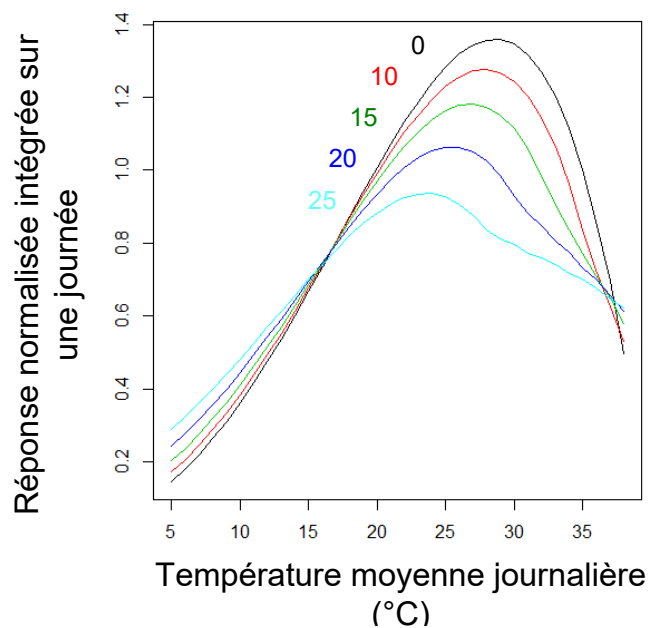


Figure 49— Figure théorique illustrant l'effet de l'amplitude thermique sur l'optimum de la réponse à la température lorsque les températures efficaces sont calculées à partir des températures horaires. Plus l'amplitude thermique journalière est importante, plus l'optimum de la réponse normalisée intégrée sur une journée est bas. La courbe noire (amplitude thermique de 0°C) correspond à la courbe des effets intégrés sur un pas de temps horaire.

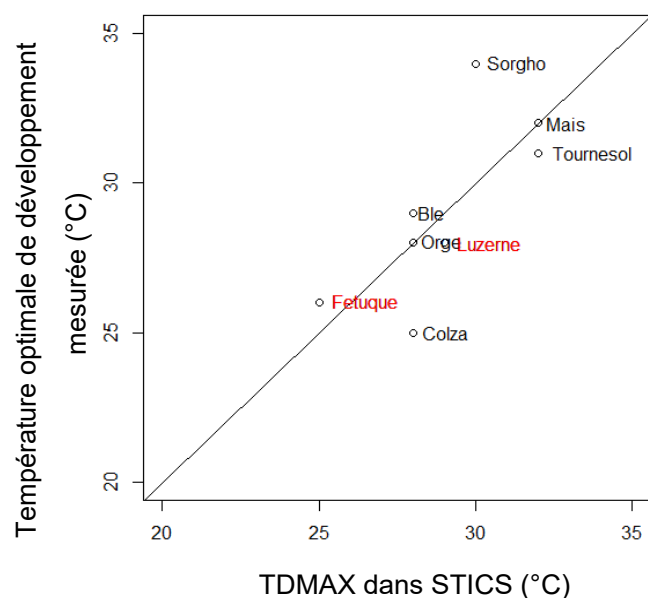


Figure 50— Relation entre le paramètre TDMAX utilisé pour différentes espèces dans la base IDE-STICS et les valeurs de température optimale de développement issues de méta-analyses (Parent et al. 2012, points noirs) ou du chapitre 1 (points rouges) .

la température maximale journalière dépasse l'optimum, **cette approximation masque l'effet non linéaire de la température**, notamment marqué par une chute du cumul des degrés-jours efficaces aux températures supra-optimales (Yan et Hunt, 1999). Lorsque la température maximale journalière est supérieure à l'optimum, l'indice de développement et de croissance moyen journalier calculé à partir de la température moyenne journalière est plus élevé que celui calculé à partir de la moyenne des effets horaires de la température (Figure 48 – Porter et Semenov, 2005 ; Southworth et al., 2000). L'exploration d'une nouvelle gamme de température induite par le changement climatique amène à un dépassement de l'optimum plus fréquent et donc à **l'introduction d'un biais d'autant plus important lors de l'utilisation de la température moyenne journalière** (Welch et al., 2010 ; Boote et al., 2012). La prise en compte d'une température moyenne journalière a **donc tendance à atténuer la hausse de la sensibilité aux températures optimales et maximales**, notamment si l'amplitude thermique journalière est accentuée dans un contexte de changement climatique (Figure 49—Southworth et al., 2000 ; Schär et al., 2004 ; Porter et Semenov, 2005).

Les paramétrages des réponses à la température utilisés dans STICS s'avèrent globalement cohérents avec les valeurs de températures optimales relevées dans la littérature (Figure 50). Toutefois, une incohérence existe entre les températures utilisées pour estimer les effets dans le modèle (température moyenne journalière) et celles utilisées pour caractériser les réponses biologiques renseignées par la littérature (généralement des températures instantanées/horaires).

3—La sensibilité aux paramètres de réponse des fonctions de stress thermique tend à diminuer pour les prairies dans des scénarios climatiques plus chauds

En climat actuel, le modèle STICS montre aussi une sensibilité ponctuelle à certains paramètres de réponse de stress thermique, à savoir les paramètres de températures minimales *TEMIN/TEMPNOD1* et optimales *TEOPT/TEMPNOD2* (début de plateau) de réponse de la RUE et de la fixation symbiotique (luzerne seulement). Une évolution de la sensibilité est constatée pour des climats plus chauds. Comme il existe un **large plateau de conditions thermiques non stressantes** pour ces deux processus physiologiques (allant de $15 \pm 5^\circ\text{C}$ à $30 \pm 5^\circ\text{C}$), le décalage des gammes de températures vers le plateau entraîne une **augmentation du nombre de journées non stressantes** et, par conséquent, une disparition des sensibilités liées aux températures minimales et optimales observées au printemps (Figure 51). Des résultats similaires ont été observés dans le cas du modèle CLIMEX, utilisant une fonction à plateau pour rendre compte de la croissance du dattier en Iran (Shabani et Kumar, 2014).

Dans le même temps, et pour les scénarios extrêmes (zone méditerranéenne, en été, $+6^\circ\text{C}$), l'apparition de sensibilités aux paramètres seuils délimitant la fin du plateau de réponse de la RUE peuvent apparaître ponctuellement (Figure 51). Les effets relatifs restent cependant plus faibles que ne le sont pour les paramètres *TEMIN/TEMPNOD1* en climat actuel. Une telle baisse de l'importance des seuils de stress thermique n'était pas évidente à anticiper et est relativement contradictoire avec les reports faits sur l'effet des hautes températures sur les cultures. À l'inverse des annuelles cependant, l'indice de récolte n'intervient pas dans l'élaboration du rendement des espèces fourragères.

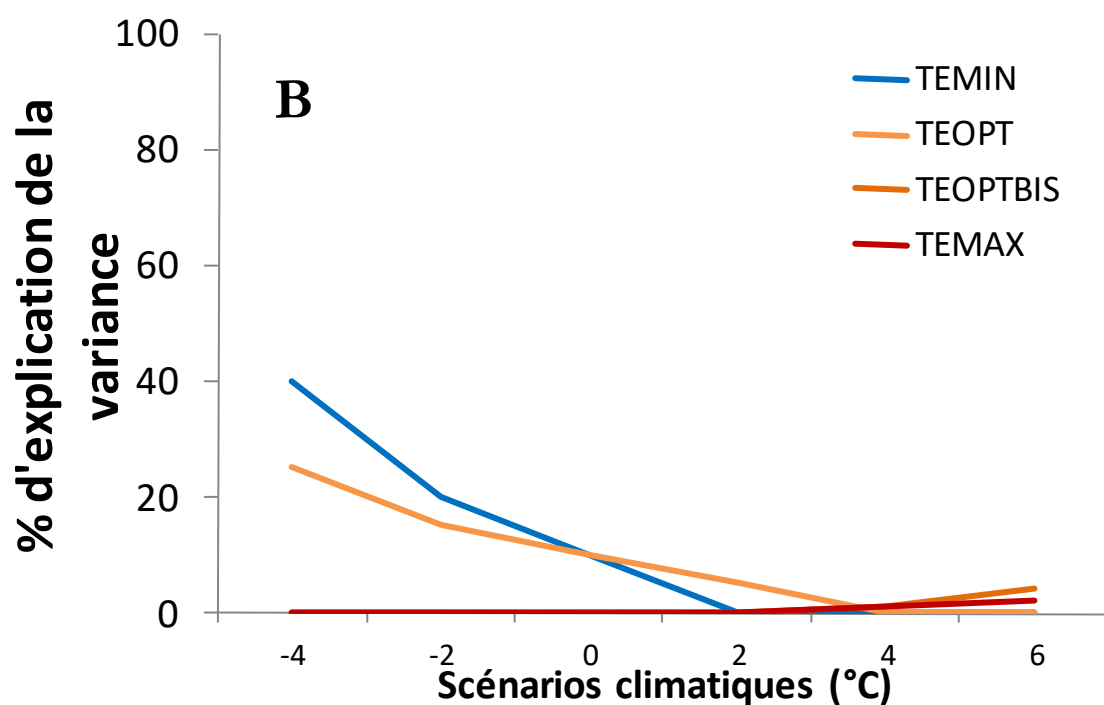
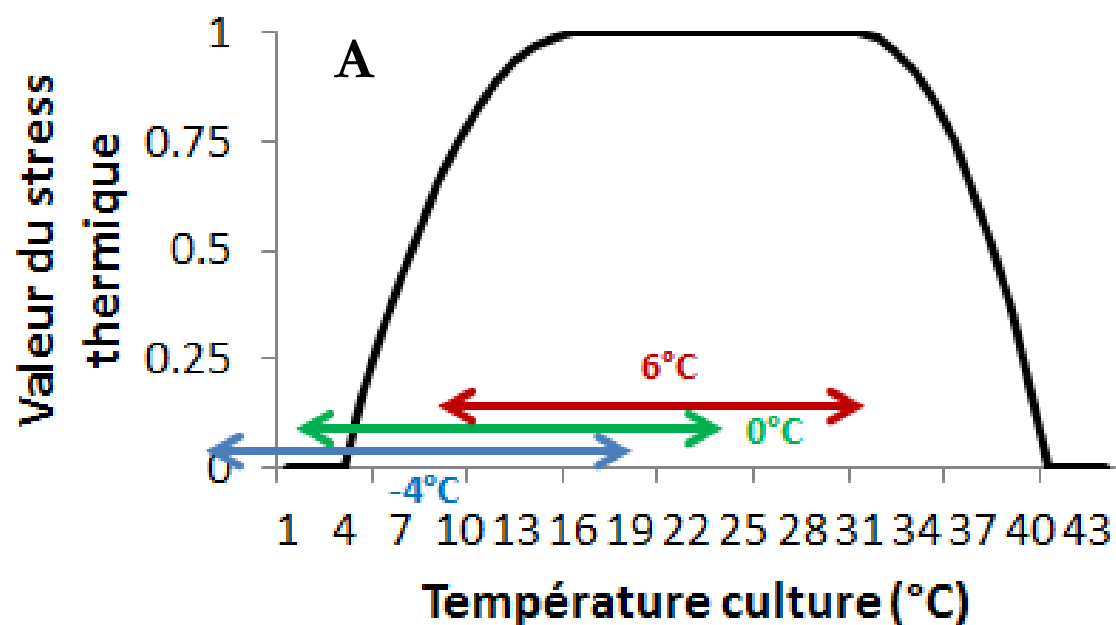


Figure 51— Figure théorique illustrant les décalages des gammes de température moyenne journalière suivant le scénario climatique (A) et leurs conséquences sur la sensibilité aux paramètres de réponse à la température de la croissance en biomasse (B).

4—Une redistribution des sensibilités entre croissance et développement si ces processus ne sont pas coordonnés

Le décalage de la gamme de température pour les scénarios plus chauds entraîne une **réduction de la durée des différents stades phénologiques en temps calendaire** (Brisson et Levraut, 2010) et, par conséquent, une accélération de la progression de l'indice de croissance foliaire normalisé $ULAI$ définissant le potentiel de croissance journalière par degrés-jours efficaces $DELTAI_{der}$ (Équation 12 et Figure 38). En parallèle, la hausse de la température **accélère la sénescence foliaire**, basée sur le cumul de degrés-jours efficaces au développement $UDEVULT$ (Équation 14). L'effet d'une hausse de la température sur le développement a donc un effet direct (une accélération de la sénescence) et indirect (une augmentation de la compétition intra-spécifique) sur l'indice de surface foliaire LAI . **Le développement devient le facteur limitant prépondérant** pour des scénarios climatiques chauds ce qui explique l'augmentation de la sensibilité du LAI aux paramètres de la courbe de réponse à la température du développement (TDMIN, TDMAX). Celle-ci se répercute, via son rôle dans l'interception du rayonnement, sur la production de matière sèche aérienne. Avec l'accélération de la croissance foliaire (voir ci-dessus), le LAI saturant permettant une interception totale (Figure 39) est atteint plus rapidement. Dès lors, malgré la hausse de l'indice de surface foliaire, le rayonnement photosynthétique actif intercepté par les feuilles $RAINT$ reste stable. La sensibilité de la production de matière sèche aérienne aux paramètres caractérisant la croissance foliaire diminue aussi relativement à ceux caractérisant le développement.

De telles évolutions sont cependant propres à l'exercice d'analyse de sensibilité, où l'espace des paramètres a été exploré en supposant les paramètres indépendants. Dans la pratique cependant, les paramètres de réponse à la température renseignés pour la croissance végétative et pour le développement ont les mêmes valeurs dans STICS. C'est le cas notamment dans les fichiers paramètres de la luzerne et de la fétuque (Annexe 11.1 et 11.2). Ceci corrobore des observations suggérant une certaine coordination des réponses de la croissance et du développement reportée dans plusieurs études (Streck, 2003 ; Yan et Hunt, 1999 ; Parent et Tardieu, 2012) et confirmée pour les espèces prairiales dans les essais du chapitre 1. L'utilisation de fonctions de réponses distinctes pour le développement et la croissance foliaire/racinaire n'est pas nécessairement la plus pertinente. **Le choix des processus répondant à une même fonction de réponse pourrait bénéficier d'une mise en cohérence des formalismes et être amélioré.** Il serait envisageable de rendre explicite le lien entre le développement et la croissance foliaire, mais de distinguer l'effet sur la croissance des tiges par exemple.

5—Une sensibilité à la température indépendante des stress, excepté chez les légumineuses

Pour la plupart des modèles de culture, les indices sont appliqués de façon **multiplicatif, supposant une indépendance de leur effets** (Stöckle et al., 2003 ; Brisson et al., 2008 ; Parent et Tardieu, 2014). C'est le cas également dans STICS, excepté entre les stress hydrique et azoté (effet minimum). Dans le cas de la fétuque, les sensibilités relatives se révèlent très similaires en conditions potentielles ou limitantes. La prise compte de l'effet des autres stress ne modifie que

très marginalement la sensibilité du modèle aux valeurs des paramètres de réponse à la température. Une certaine indépendance des résultats de l'analyse de sensibilité apparaît du fait de l'indépendance d'application des stress. Aucun effet non linéaire majeur n'apparaît.

Dans le cas de la luzerne en revanche, les changements de fourniture d'azote minéral par le sol et la fertilisation selon les conditions de culture modifient assez drastiquement la façon dont la culture mobilise la fixation symbiotique pour couvrir ses besoins en azote. La fixation est sensible à la température de culture et répond à une fonction de stress spécifique dont l'importance peut être élevée sous certaines conditions (i.e. seuils de température basses en fin d'hiver/début de printemps). Par conséquent le calcul d'INN apparaît **dépendant de la température** de façon distincte chez les légumineuses selon la présence ou non de limitation d'azote minéral. Une modification des importances relatives des sensibilités est notamment constatée lors du pic de production printanier (limitation par l'azote en conditions limitantes).

Les possibilités d'**interactions de différents stress** intervenant de façon simultanée ne sont pas pris en compte dans le modèle STICS (Brisson et al., 2008) et, plus généralement, dans beaucoup de modèles de culture (Atkinson et Urwin, 2012). Les efforts de recherche se sont jusqu'à présent majoritairement orientés vers l'étude spécifique d'un stress indépendamment des interactions possibles avec d'autres stress (Alexieva et al., 2003 ; Atkinson et Urwin, 2012). Cependant, de plus en plus d'auteurs suggèrent que **l'effet d'une combinaison de stress peut être non-additive** et produire des effets d'interactions qui ne peuvent être prédit par l'étude de chaque stress pris isolément (Rizhsky et al., 2004 ; Mittler et Blumwald, 2010). L'étude des interactions entre stress apparaît comme cruciale et chaque combinaison de stress doit être traitée comme un nouveau stress (Mittler, 2006). La conjonction d'un stress hydrique et thermique peut en particulier causer des **dégâts disproportionnés** comparés à l'impact de chaque stress séparément (Rizhsky et al., 2002; Mittler, 2006; Barnabas et al., 2008). L'équilibre entre l'ouverture de stomates pour diminuer la température de la feuille et la perte d'eau par transpiration lors d'une exposition à des températures élevées sans apport d'eau est un exemple parlant. (Rizhsky et al., 2004). Les interactions entre stress peuvent également être bénéfiques comme par exemple l'exposition à un manque d'eau permet d'augmenter la résistance au froid chez les agrumes (Yelenovsy 1979a, b), le blé (Cloutier and Siminovitch 1982; Willemot and Pelletier 1979) ou le seigle (Siminovitch and Cloutier 1982). Avec le changement climatique en cours, de **nouvelles combinaisons de stress biotiques ou abiotiques** sont susceptibles de se produire (notamment thermiques et hydriques). La prise en compte des interactions entre stress dans les modèles de culture trouve donc encore plus son intérêt.



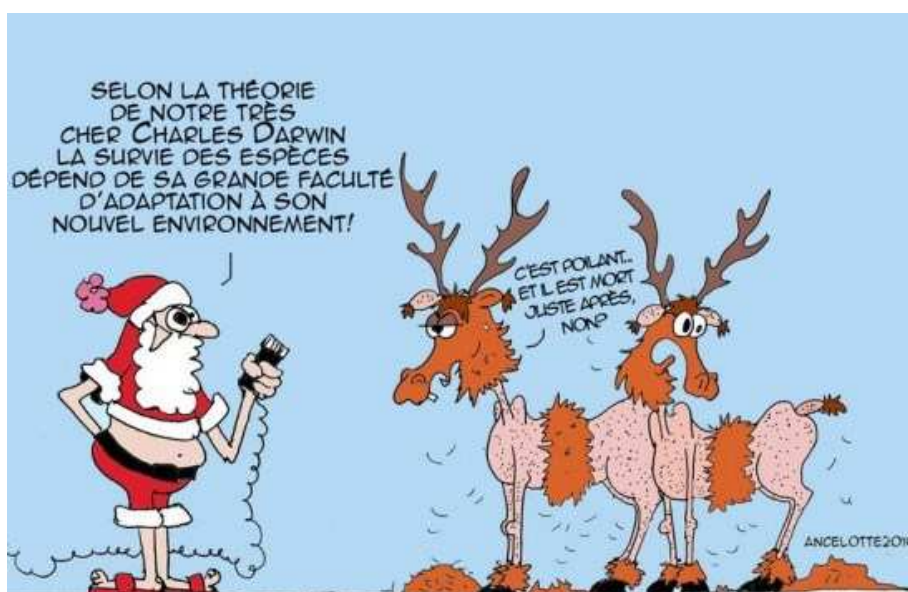
Décharge inter-nuageuse et light-painting

Toupoutou Land, Cloué, Vienne, 02 juillet 2015

C

hapitre 5

Impact de la modification des formalismes de réponse à la température sur les prédictions de production fourragère du modèle STICS





© Serge Zaka

Simple coup de foudre sur la ville de Mansle

Mansle, Charente, 05 juillet 2015

Sommaire

I—Introduction	78
II—Matériels et méthodes.....	80
1—Principes généraux	80
2—Présentation des différents modèles.....	81
3—Nouveaux formalismes activés communs aux trois modèles	82
4—Re-calibration et évaluation des différents modèles.....	83
5—Obtention de séries climatiques au pas de temps journalier.....	83
6—Sorties examinées et critères d'évaluation	84
III—Résultats.....	86
1—Effets du choix du modèle sur les prédictions en climat actuel.....	86
2—Impact des scénarios climatiques sur les prédictions de production fourragère par la version standard de STICS (« modèle linéaire »).....	86
3—Effet du choix du modèle sur les prédictions en climat futur	88
4—Interaction avec la contrainte hydrique : prédictions effectuées sous irrigation.....	89
IV—Discussion	92
1—Des prédictions du modèle linéaire globalement conformes à la littérature, dans le présent comme dans le futur.....	92
2—Des différences de températures efficaces prédites entre modèles, dans le présent comme dans le futur	93
3—Cependant peu de répercussions sur les prédictions de production fourragères par les différents modèles testés	94

I — Introduction

La réponse à la température a été identifiée comme un **processus sensible** pour la prédiction de l'impact du changement climatique sur les cultures et les prairies (Zhang et al. 2008 ; Lobell and Burke 2008; Brisson and Levrault 2010 ; Bassu et al. 2014). Telle que représentée dans les modèles, une diversité de formalismes existe pour en rendre compte, présentant un domaine de validité plus ou moins large et distinguant plus ou moins finement les processus physiologiques, les zones et pas de temps des effets de la température selon les modèles (Luo, 2011 ; Parent and Tardieu, 2014).

Dans un contexte de changement climatique, où les gammes de températures rencontrées par les cultures vont s'élargir (i.e. plus forte augmentation des températures chaudes que des températures froides en France), la prise en compte de réponses à la température **non linéaires** et couvrant un large domaine devient un impératif. Le **Chapitre 4** a permis de le confirmer dans le cas particulier du modèle STICS et des cultures fourragères pérennes. Nos résultats suggèrent que les réponses des processus de croissance développement apparaissent comme plus particulièrement sensibles aux changements de régime thermique, et que le **poids relatif de certains paramètres dans ces réponses (température optimale) va s'accroître** dans des périodes où il sera critique de maintenir une production fourragère (période estivale).

Toutefois, un certain nombre d'inconnues persistent concernant l'effet des températures optimales et supra optimales sur les projections de production effectuées à partir de modèles très intégrés :

- les paramétrages des réponses utilisés dans STICS s'avèrent globalement cohérents avec les valeurs de températures optimales relevées dans la littérature (**Figure 49**). Toutefois, une incohérence existe entre les températures utilisées pour estimer les effets dans le modèle (température moyenne journalière) et celles utilisées pour caractériser les réponses biologiques (généralement des températures instantanées/horaires) du fait des amplitudes thermiques journalières. Ce **décalage de pas de temps** peut conduire à un tamponnement des effets prédits et une élévation artificielle des températures seuils dans le modèle (**Figure 48 ; Figure 50**)
- les réponses non linéaires utilisées dans STICS sont parmi celles s'ajustant le moins bien aux réponses biologiques caractérisées (**Etude complémentaire 1**). Cela pourrait conduire à des **imprécisions dans les calculs d'effets dans les gammes de température non linéaires proches de l'optimum, ou au-delà**.
- enfin, beaucoup des études récentes d'effets des températures supra-optimales se sont limitées à l'analyse des effets sur la phénologie (Streck et al., 2008 ; Cuccia et al., 2014) ou le développement (Xue, Weiss et Baenziger, 2004). Peu ont cherché à intégrer les effets sur les phases ultérieures de production de biomasse et de rendement. La production de biomasse végétative est essentielle chez les espèces fourragères, et résulte de l'interaction de multiples processus interagissant de façon non linéaires (e.g. accroissement de surface foliaire et interception de rayonnement, **Figure 39**). L'analyse des effets intégrés du déve-

loppement sur les variables agronomiques d'intérêt des prairies reste largement à réaliser.

Dans ce contexte, les objectifs de ce chapitre visent à évaluer l'impact d'une modification du formalisme de réponse à la température du développement et de la croissance foliaire dans le modèle STICS sur les prédictions de rendement de monocultures de luzerne et de fétuque en climat actuel et dans des climats futurs projetés (futur proche : 2020-2050 ; futur lointain 2070-2100). Il s'agira notamment d'évaluer la pertinence de modifications du formalisme des courbes de réponses non linéaires (bilinéaire versus bêta) et du pas de temps d'intégration des effets (horaire/journalier). Pour chacune des espèces, les réponses de la croissance et du développement établies dans le [Chapitre 2](#) serviront à paramétrer les réponses. Le travail de simulation s'appuiera sur les travaux du projet CLIMATOR ([Brisson and Levrault, 2010](#)), en en reprenant les séries climatiques pour deux sites contrastés.

II — Matériels et méthodes

1—Principes généraux

L'exercice de simulations a été mené afin de comparer **trois modèles** se distinguant par leurs formalismes de réponse à la **température de culture** : le modèle STICS standard comportant des fonctions de réponse à la température du développement et de la croissance foliaire représentées par une fonction bilinéaire et des calculs d'effets de la température sur un pas de temps journalier (Equation 24 et Figure 37 ; modèle nommé « **linéaire** » par la suite) et deux modèles dont le formalisme de réponse à la température a été remplacé par une fonction non linéaire de type « **bêta** », avec des effets calculés au pas de temps journalier (modèle nommé « **bêta** ») ou horaire (modèle nommé « **bêta horaire** »). Ces modèles sont respectivement décrits ci-dessous dans les parties II-2-A et II-2-B.

Pour chacun de ces modèles, deux **monocultures prairiales** de fétuque et de luzerne ont été simulées en climat tempéré (Lusignan) et méditerranéen (Avignon) pour **trois périodes** (ou « scénarios climatiques ») correspondant respectivement au climat **présent** (1970-2000), au **futur proche** (2020-2050) et au **futur lointain** (2070-2100). Les scénarios utilisés sont basés sur des scénarios climatiques de réchauffement modéré du GIEC décrits dans la partie II-5. Lors des simulations, les monocultures d'espèces pérennes sont considérées comme déjà implantées au jour 1 : la simulation démarre au stade initial de « levée » ($stade0 = lev$) avec un LAI ($lai0 = 0.1 \text{ m}^2.\text{m}^{-2}$) et une biomasse initiale fixes et constants en début de période ($masec0 = 0.2 \text{ t.ha}^{-1}$), un enracinement déjà établi ($zrac0 = 90$) et un état azoté identique ($QNplante0 = 70$). Chaque simulation dure un an ; elles ne sont pas enchaînées.

Les monocultures sont conduites avec 4 fauches à l'année (le 10 avril, 10 juin, 15 septembre et 15 novembre pour la fétuque ; 25 avril, 15 juin, 7 septembre et 10 novembre pour la luzerne). Celles-ci sont considérées comme fixes et ne sont pas adaptées aux nouveaux contextes climatiques. 60 unités d'azote sont apportées après chaque coupe à la fétuque. Les simulations sont conduites sans irrigation. Les paramétrages du sol sont identiques pour les deux sites, caractérisés par une texture de type limoneux-argileux, un sol profond ($obstarac = 200 \text{ cm}$) avec une humidité à la capacité au champ de 24.5 g.g^{-1} ($bcc = 24.5$), une humidité minimale exploitable par la plante de 13 g.g^{-1} ($hmin = 13$) en moyenne sur l'ensemble des horizons et une densité apparente de 1.4 ($da = 1.4$).

Afin d'aider à l'analyse des résultats et pour permettre de déconvoluer les effets liés à l'augmentation des températures des effets liés au stress hydrique, des simulations complémentaires ont été effectuées avec irrigation. Les besoins en irrigation sont calculés automatiquement par le modèle de sorte à ce que l'indice de stress hydrique des plantes ne descende pas en dessous de 0.9 ($ratiol = 0.9$). Pour ce faire, dès que l'indice chute sous ce seuil, le volume d'irrigation à apporter est calculé de façon à remplir le réservoir du sol, sans pour autant dépasser un seuil technique journalier acceptable ($dosimx = 40$).

	Réponse à la température	Pas de temps	Localisation
Modèle « linéaire »	Bilinéaire (Equation 24)	Journalier	Température de culture
Modèle « bêta »	Bêta (Équation 31)	Journalier	Température de culture
Modèle « bêta horaire »	Bêta (Équation 31)	Horaire	Température de culture

Tableau 12—Formalismes de réponse à la température, localisation de la température considérée et pas de temps des différentes versions modèles du Chapitre 5.

Paramètre	Modèle « linéaire »		Modèles « bêta » et « bêta horaire »	
	Fétuque	Luzerne	Fétuque	Luzerne
<i>TCMIN</i>	0	3	-21.86 ^{1,2}	-2.73 ^{1,2}
<i>TCMAX</i>	25	29	26.32 ²	28.14 ²
<i>TCXSTOP</i>	40	40	38.19	40.00
<i>R_{ref}</i>	-	-	20	17
<i>q</i>	-	-	4.05	2.6
<i>TDMIN</i>	0	3	-	-
<i>TDMAX</i>	25	29	-	-

Tableau 13—Paramétrages de la fonction linéaire et bêta utilisées dans le Chapitre 5.

- ¹ Discontinuité à 0
- ² Inchangé pour croissance racinaire (même paramètre que le modèle « linéaire »)

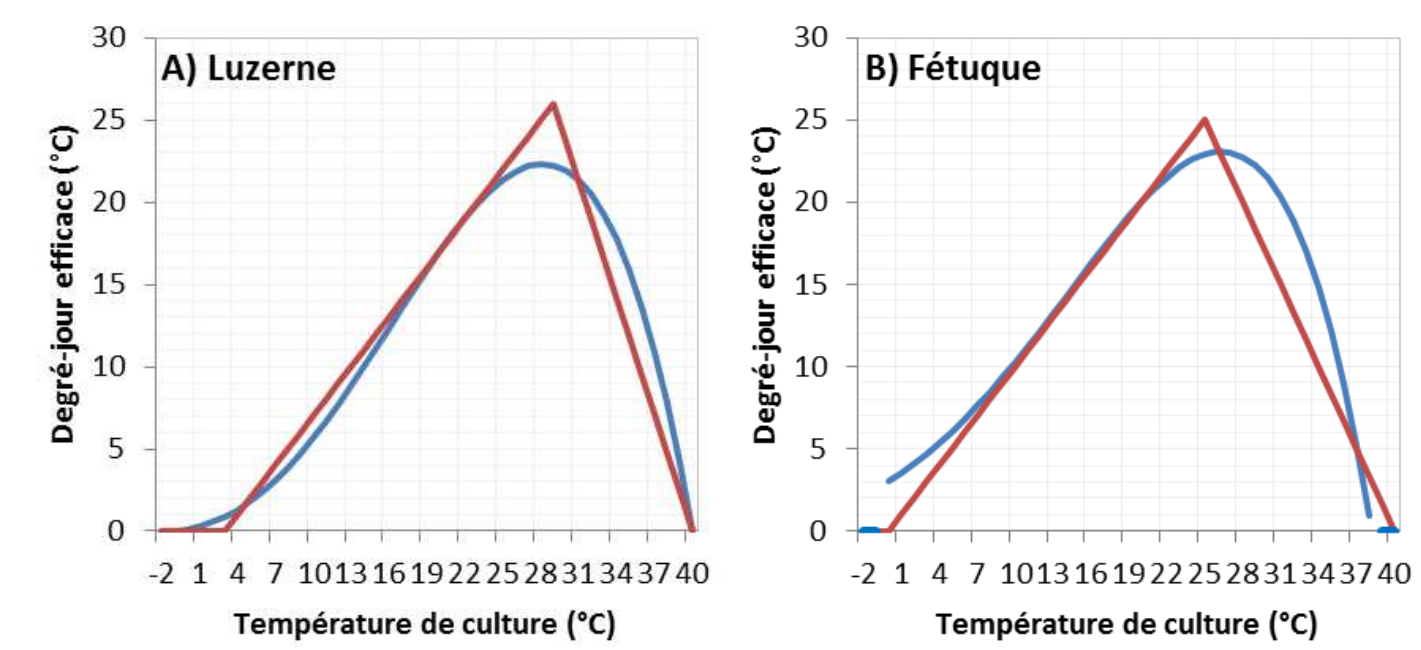


Figure 52—Ancien (linéaire, rouge) et nouveau (bêta, bleu) formalisme de réponse à la température pour chaque espèce. Une discontinuité est introduite à 0°C.

2—Présentation des différents modèles

Les versions de modèles comparées sont toutes dérivées du modèle STICS tel que décrit au chapitre 4 pour la fétuque et la luzerne (Figure 37). Elles se différencient par leur formalisme de réponse à la température (bilinéaire versus bêta, Figure 52) et par le pas de temps d'intégration dans le calcul des températures efficaces au développement et à la croissance foliaire (journalier versus horaire) (Tableau 12 et Tableau 13). Par rapport au chapitre précédent, l'option de formalisme pour le calcul des besoins en eau (approche résistive en lieu et place du formalisme de coefficient cultural) et l'activation des réponses à la concentration en CO₂ de l'air ont été activés afin de prendre en compte les effets CO₂ dans les climats futurs. Les **températures de culture** ont été considérées.

A—Le modèle « bêta »

L'action de la température de culture ($TCULT$, °C) sur le développement et la croissance foliaire ($tempeff$) est représentée dans cette version modifiée du modèle STICS (nommé par la suite **modèle « bêta »** - Tableau 12) par une **fonction bêta** décrite au Chapitre 2 et Etude complémentaire 1 (Graux, 2010) et adaptée à STICS (Équation 31). L'implémentation de cette fonction a nécessité l'introduction de deux nouveaux paramètres : un paramètre de forme q et un paramètre de taux de développement de référence R_{ref} à la température de 20°C. Une discontinuité est supposée intervenir à 0°C, température de gel. R_{ref} a été considérée égale à la valeur à 20°C de la fonction linéaire du modèle de référence (17°C pour la luzerne et 20°C pour la fétuque). Contrairement au modèle de référence, et en s'appuyant sur les conclusions du Chapitre 2, les réponses de la croissance foliaire et du développement ont été supposées coordonnées et une unique réponse a été utilisée pour les deux processus. L'ensemble des paramètres est résumé dans le Tableau 13.

Pour $TCULT \leq 0$ et si $TCMIN \leq 0$: $tempeff = 0$

Pour $0^\circ\text{C} < TCULT < TCXSTOP$ si $TCMIN \leq 0$, sinon pour $TCMIN < TCULT < TCXSTOP$:

$$tempeff = R_{ref} * \left(\frac{T - TCMIN}{T_{ref} - TCMIN} \right)^q * \left(\frac{TCXSTOP - T}{TCXSTOP - T_{ref}} \right)$$

Pour $TCULT \geq TCXSTOP$: $tempeff = 0$

Avec : $TCMAX = \frac{(TCMIN + q * TCXSTOP)}{(1 + q)}$ Eq. 31

B—Le modèle « bêta horaire »

Cette troisième version du modèle testée utilise la même fonction de réponse « bêta » que précédemment décrite. Toutefois, le pas de temps horaire, intégré initialement dans le modèle uniquement pour le processus de débourrement, a été adapté au calcul du cumul de degrés jours efficaces au développement et à la croissance foliaire. La température de culture journalière efficace résulte de la moyenne arithmétique des 24 températures de culture horaires efficaces. Les températures horaires sont reconstituées par interpolations linéaires (fonction *cal-*

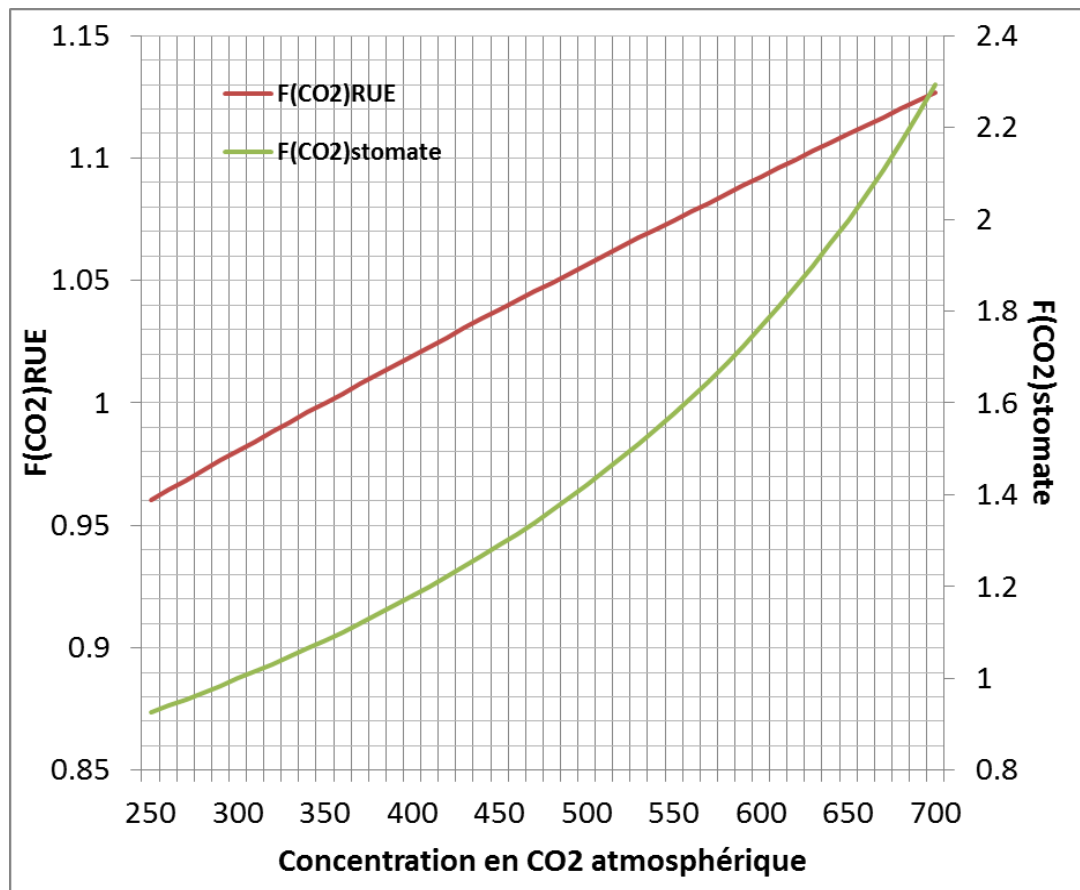


Figure 53 - Prise en compte de l'effet du CO₂ au travers de deux correctifs empiriques : $f(CO_2)_{RUE}$ est appliqué sur l'efficacité de conversion du rayonnement intercepté en biomasse (Equation 32) et $f(CO_2)_{stomate}$ est appliqué à la résistance stomatique (r_c) pour rendre compte de la fermeture des stomates aux hautes concentrations en CO₂ atmosphérique (Equation 33).

cul_TemperatureHoraires, Équation 3) à partir de la température minimale de culture au jour j et $j+1$ ($tcultmin$ et $tcultmin_demain$ respectivement, considérée comme égale à la température de l'air minimale) et de la température maximale de culture au jour j ($tcultmax$, Équation 22). La température la plus froide de la journée est atteinte à 00h et la plus chaude à 12h.

3—Nouveaux formalismes activés communs aux trois modèles

A—Prise en compte de l'effet du CO₂

a—Effet du CO₂ sur la croissance en biomasse

Le formalisme choisi dans le modèle STICS pour rendre compte de l'effet **de la concentration en CO₂ (notée [CO₂]) sur la croissance en biomasse** a été adapté de [Stockle et al., 1992](#). Après activation de l'effet du CO₂ (fichier « station », passage du *codeclchange* de 1 à 2), un effet correctif empirique $f(CO_2)_{RUE}$ est appliqué sur l'efficacité de conversion du rayonnement intercepté en biomasse (*epsib* - Équation 32 et Figure 53). La valeur du paramètre α_{CO_2} varie selon le métabolisme d'assimilation du carbone de l'espèce considérée (autour de 1.1 pour les espèces en C₄ et de 1.2 pour les espèces en C₃).

$$f(CO_2)_{RUE} = 2 - \exp\left(\frac{\log(2 - \alpha_{CO_2})}{(600 - 350)} * ([CO_2] - 350)\right)$$

$$epsib = epsib * f(CO_2)_{RUE}$$

Eq. 32

b—Effet du CO₂ sur le bilan hydrique

Outre l'effet positif sur la photosynthèse, une augmentation des teneurs en CO₂ atmosphérique induit également une **fermeture des stomates et réduit la transpiration**. Cet effet est implémenté dans STICS à partir des approches de [Shuttleworth et Wallace \(1985\)](#), [Idso \(1991\)](#) et [Stockle et al. \(1992\)](#). Après activation de l'effet du CO₂ (fichier « station », passage du *codeclchange* de 1 à 2), modification du calcul de l'ETP (passage du *codeetp* à 3) et l'activation du calcul des besoins en eau par l'approche « résistive » (fichier « plante », passage du *codebeso* de 1 à 2), un effet correctif empirique $f(CO_2)_{stomate}$ est appliqué la résistance stomatique (r_s) pour rendre compte de la fermeture des stomates aux hautes concentrations en CO₂ atmosphérique. L'utilisation de l'effet sur l'efficacité de conversion $f(CO_2)_{RUE}$ (Équation 32) dans le calcul du $f(CO_2)_{stomate}$ (Équation 33) permet d'introduire une distinction entre les espèces en C₃ et en C₄.

$$f(CO_2)_{stomate} = \frac{1}{1 + 0.77 * \left(1 - \frac{f(CO_2)_{RUE}}{2.5}\right) * \left(1 - \frac{[CO_2]}{330}\right)}$$

$$rc = rc * f(CO_2)_{stomate}$$

Eq. 33

B—Adaptation à long terme des micro-organismes du sol

L'adaptation des micro-organismes du sol à une ambiance édaphique plus chaude permise grâce à une modification des courbes de réponse à la température de la décomposition et de la minéralisation de la matière organique et de la dénitrification/nitrification est une option possible dans STICS. Cette modification se traduit vers un décalage des températures cardinales vers des températures plus ou moins élevées suivant l'ambiance thermique moyenne (*param_tmoy_histo*) subit par le sol sur une période définie par l'utilisateur (*periode_adapt_CC* ou de l'année *an_debut_serie_histo* à l'année *an_fin_serie_histo*). **Cette adaptation n'a cependant pas été activée dans notre étude** (*code_adapt_MO_CC* = 2, *code_adaptCC_miner* = 2, *code_adaptCC_denit* = 2, *code_adaptCC_nit* = 2).

4—Re-calibration et évaluation des différents modèles

Du fait des paramétrages utilisés pour les réponses à la température, les valeurs de température efficaces prédites par les différents modèles sont très proches pour la gamme de températures moyennes journalières 5-23°C disponible dans la base de données de calibration utilisée (Chapitre 4, Tableau 8). De ce fait nous, nous avons considéré qu'il n'était pas nécessaire de recalibrer l'ensemble des paramètres pour chaque version du modèle. Les paramètres décrits au Chapitre 4 ont été réutilisés. Par ailleurs, la base IDE-STICS comportant uniquement des observations à CO₂ ambiant, le paramétrage des réponses au CO₂ a été repris de données de la littérature (Brisson et Levrault, 2010). Une comparaison des modèles par rapports aux observations de la base a cependant été réalisée pour i) vérifier qu'aucune régression des prédictions en climat actuel n'était observée et ii) analyser d'éventuels effets positifs par rapport à la saisonnalité des prédictions.

5—Obtention de séries climatiques au pas de temps journalier

A—Méthode

Pour obtenir des séries climatiques journalières, deux étapes ont été nécessaires (Brisson et Levrault, 2010) : la première étape est la production de données climatiques futures (les **projections**) simulées par un ensemble de modèles climatiques globaux de grandes échelles (maille entre 150 et 300 kilomètres) en fonction de plusieurs **scénarios d'émission anthropiques**. Les mêmes séries climatiques que le projet CLIMATOR (Brisson et Levrault, 2010) ont été utilisées. Ces scénarios d'émission anthropiques sont basés sur ceux proposés par le GIEC en 2007 pour le XXI^{ème} siècle (I.P.C.C., 2007). Le **scénario médian A1B** a été retenu pour l'étude. Il propose un réchauffement moyen sur la France de l'ordre de **+2°C en 2050** et **+3.2°C en 2100** avec des incertitudes respectives de [1.4 – 2.6°C] et [1.9 – 4.2°C] déterminées par les résultats de plusieurs modèles climatiques (correspondant aux quantiles 10 à 90% de la distribution des modèles climatiques). La deuxième étape est la **régionalisation** de ces données climatiques. On parle aussi de désagrégation ou de descente d'échelle. Il s'agit d'**affiner spatialement** (maille entre 25 et 50 kilomètres) les données climatiques en essayant de prendre en compte les hétéro-

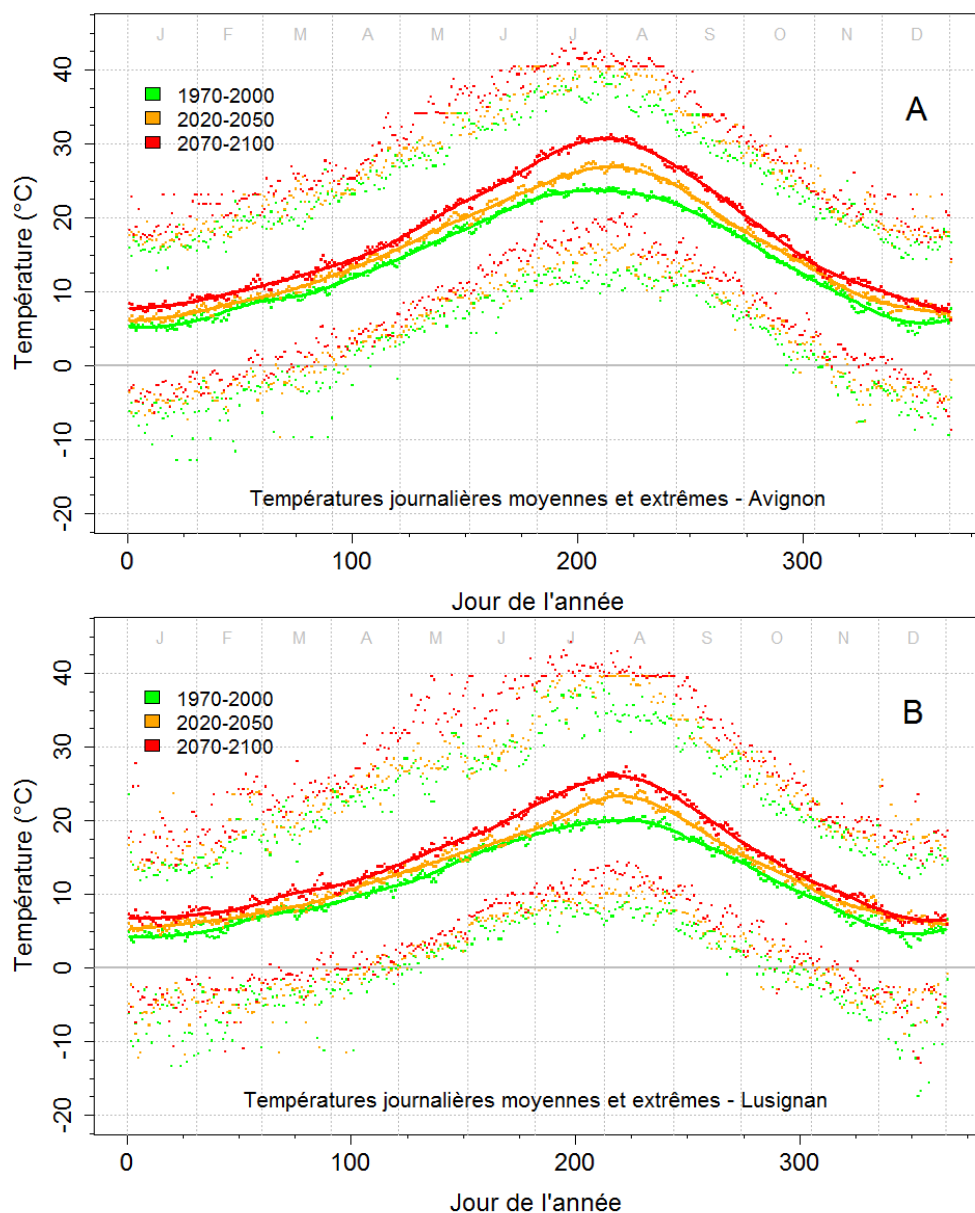


Figure 54 - Evolution des températures (°C) moyennes journalières (traits pleins) et les extrêmes journaliers (points) pour le passé proche (1970-2000, vert), le futur proche (2020-2050, orange) et le futur lointain (2070-2100, rouge) pour Avignon (A) et pour Lusignan (B).

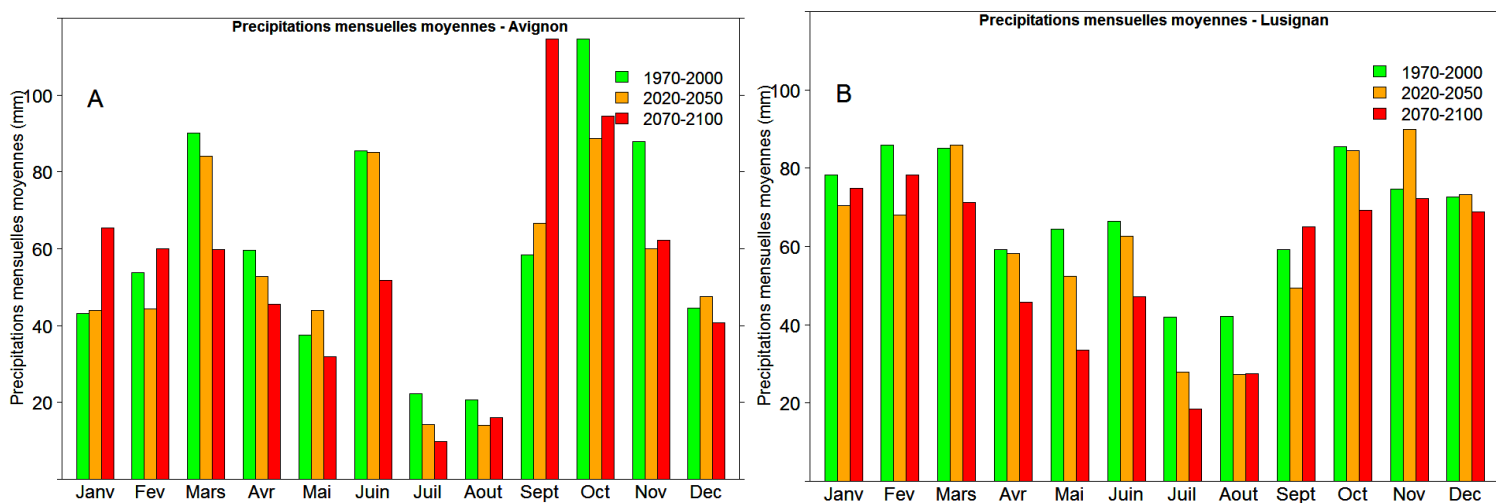


Figure 55 - Evolution des précipitations mensuelles moyennes (mm) entre le passé proche (1970-2000, vert), le futur proche (2020-2050, orange) et le futur lointain (2070-2100, rouge) pour Avignon (A) et pour Lusignan (B).

généités spatiales non ou mal résolues par les modèles climatiques globaux (relief, trait de côte, usage des sols). La méthode du « **type de temps** », décrites dans [Brisson et Levraut \(2010\)](#), couplée à une simulation du **modèle ARPEGE** de Météo-France a été utilisée dans notre étude pour obtenir les séries climatiques journalières à partir des projections issues du scénario A1B du GIEC. Cette méthode est basée sur des **analogies** entre situations synoptiques : deux situations synoptiques données (appelées « analogues ») doivent engendrer des effets locaux comparables si elles sont suffisamment similaires. L'archive météorologique utilisée pour la circulation synoptique est la ré-analyse américaine NCEP (1958-2009). Les variables climatiques d'intérêt observées pour chacune des situations synoptiques analogiques sont également extraites des archives de mesures correspondantes.

B—Les séries climatiques

a—Température et précipitation

Trois périodes, correspondant à celles utilisées dans le CLIMATOR ([Brisson et Levraut, 2010](#)), ont été spécifiquement étudiées : une période de référence, **1970-2000**, aussi appelée passé récent, et deux périodes futures **2020-2050** (le futur proche) et **2070-2100** (le futur lointain). Deux climats ont été considérés : le **climat méditerranéen** à Avignon et le **climat tempéré** à Lusignan. Les [Figure 54](#) et [Figure 55](#) donnent respectivement l'évolution des températures et des précipitations entre les trois périodes considérées à Avignon (A) et à Lusignan (B). Conformément aux projections envisagées par les modèles climatiques globaux de grandes échelles basées sur le scénario A1B du GIEC ([I.P.C.C., 2007](#)), une hausse de la température est attendue sur l'ensemble de l'année. La hausse est plus marquée en été sur les deux sites. Celle-ci est couplée à une diminution des précipitations estivales dès le futur proche (P-ETP passant de -336mm en 1970-2000 à -401mm en 2070-2100 à Avignon, de 151mm à -326mm à Lusignan, [Tableau 14](#)). Une hausse des précipitations est cependant envisagée en automne et en hiver à Avignon dans un futur lointain. Celle-ci ne compensera pas le déficit estival, si bien qu'une diminution du P-ETP annuel est envisagée sur les deux sites (P-ETP passant de -336mm en 1970-2000 à -401mm en 2070-2100 à Avignon, de 151mm à -326mm à Lusignan, [Tableau 14](#)).

b—CO₂

La concentration en CO₂ atmosphérique est déterminée à partir du scénario d'émission médian A1B du GIEC ([I.P.C.C., 2007](#)) suggérant une hausse continue de 310 ppm en 1950 jusqu'à 700 ppm en 2100 ([Figure 56](#)). Cette hausse est supposée similaire pour les deux sites.

6—Sorties examinées et critères d'évaluation

A—Les sorties examinées

Trois principales sorties intervenant dans l'élaboration du rendement d'une culture fourragère (i.e. biomasse aérienne) ont été caractérisées : le **cumul de degrés-jours** (*SOMCOUR*, °C), l'indice de **croissance foliaire** (« leaf area index » ou *LAI*, m².m⁻²) et l'accumulation de **biomasse** (matière sèche aérienne totale ou *MASEC*, t.ha⁻¹). Chaque sortie a été moyennée de fa-

		1 ^{ère} coupe	2 ^{ème} coupe	3 ^{ème} coupe	4 ^{ème} coupe	Total
Avignon	1970-2000	47 mm	-72 mm	-336mm	20mm	-342mm
	2020-2050	12 mm	-103mm	-356mm	69mm	-516mm
	2070-2100	-10mm	-170mm	-401mm	41mm	-540mm
Lusignan	1970-2000	106mm	-18mm	-151mm	76mm	13mm
	2020-2050	122mm	-72mm	-233mm	54mm	-129mm
	2070-2100	101mm	-156mm	-326mm	32mm	-349mm

Tableau 14—Evolution des P-ETP pour les deux sites entre le passé proche (1970-2000, **vert**), le futur proche (2020-2050, **orange**) et le futur lointain (2070-2100, **rouge**).

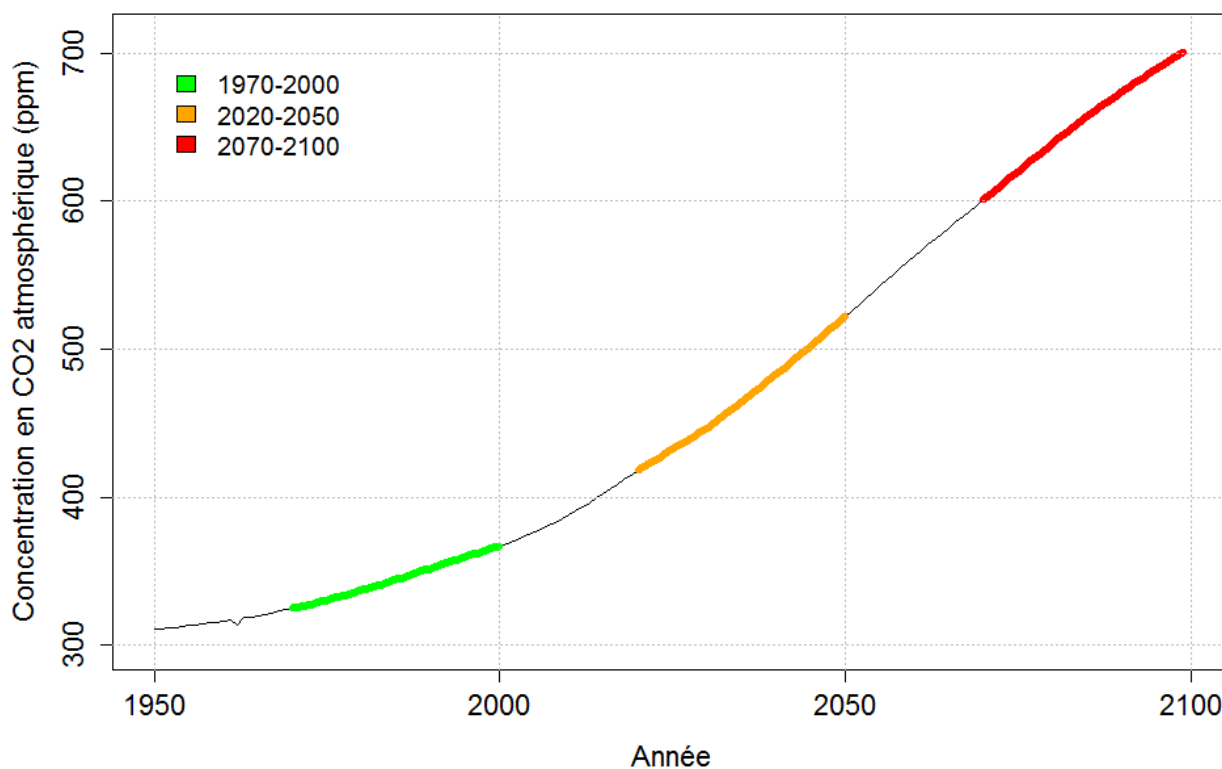


Figure 56 - Evolution de la concentration en Co2 atmosphérique pour les deux sites entre 1950 et 2100 entre le passé proche (1970-2000, **vert**), le futur proche (2020-2050, **orange**) et le futur lointain (2070-2100, **rouge**).

çon quotidienne sur l'ensemble de l'année sur les 31 années correspondant aux trois périodes : le passé récent 1970-2000, le futur proche 2020-2050 et le futur lointain 2070-2000. Les sorties sont présentées de façon **journalière** pour apprécier les variations tout au long de l'année (température efficace journalière °C.j⁻¹, LAI m².m⁻².j⁻¹ et matière sèche aérienne totale t.ha⁻¹.j⁻¹) ou **cumulée** pour apprécier le LAI ou le rendement à chaque coupe. Les différences entre modèles ont été analysées le jour de la coupe (LAI ou matière sèche aérienne récoltée) à l'aide d'une ANOVA (échantillon de 31 valeurs par variable). Les écarts journaliers entre modèles ont été appréciés à l'aide d'une différence des valeurs quotidiennes sur l'ensemble de l'année par rapport aux valeurs de référence du modèle « linéaire ».

Les deux situations les plus extrêmes sont données en résultat, à savoir la moins stressante d'un point de vue thermique avec la luzerne à Lusignan (température optimale élevée, climat océanique) et la plus stressante avec la fétuque à Avignon (température optimale basse, climat méditerranéen). Certaines situations intermédiaires sont données en annexe (fétuque à Lusignan et luzerne à Avignon). Afin de décorréliser les effets thermiques et hydriques en période estivale, des simulations sous irrigation automatique ont été effectuées. Les résultats sont présentés pour le cas le plus extrême, la fétuque en climat méditerranéen.

B—Evaluations et comparaisons des simulations

L'évaluation de chaque version du modèle s'est appuyée sur le critère de la RMSE (Root Mean Square Error, Equation 34) calculé sur chacune des sorties pour lesquelles des observations étaient disponibles. Des RMSE partielles, restreintes à une sous partie du jeu de donnée (situation irriguée/non irriguée ; différentes saisons) ont également été calculées.

$$RMSE = \sqrt{\text{moyenne}((\text{observé} - \text{simulé})^2)} \quad \text{Eq. 34}$$

Les comparaisons des sorties entre les différents modèles, pour détecter d'éventuelles différences entre les prédictions par rapport aux observations, ont été réalisées à partir d'analyses de covariances (ANCOVA).

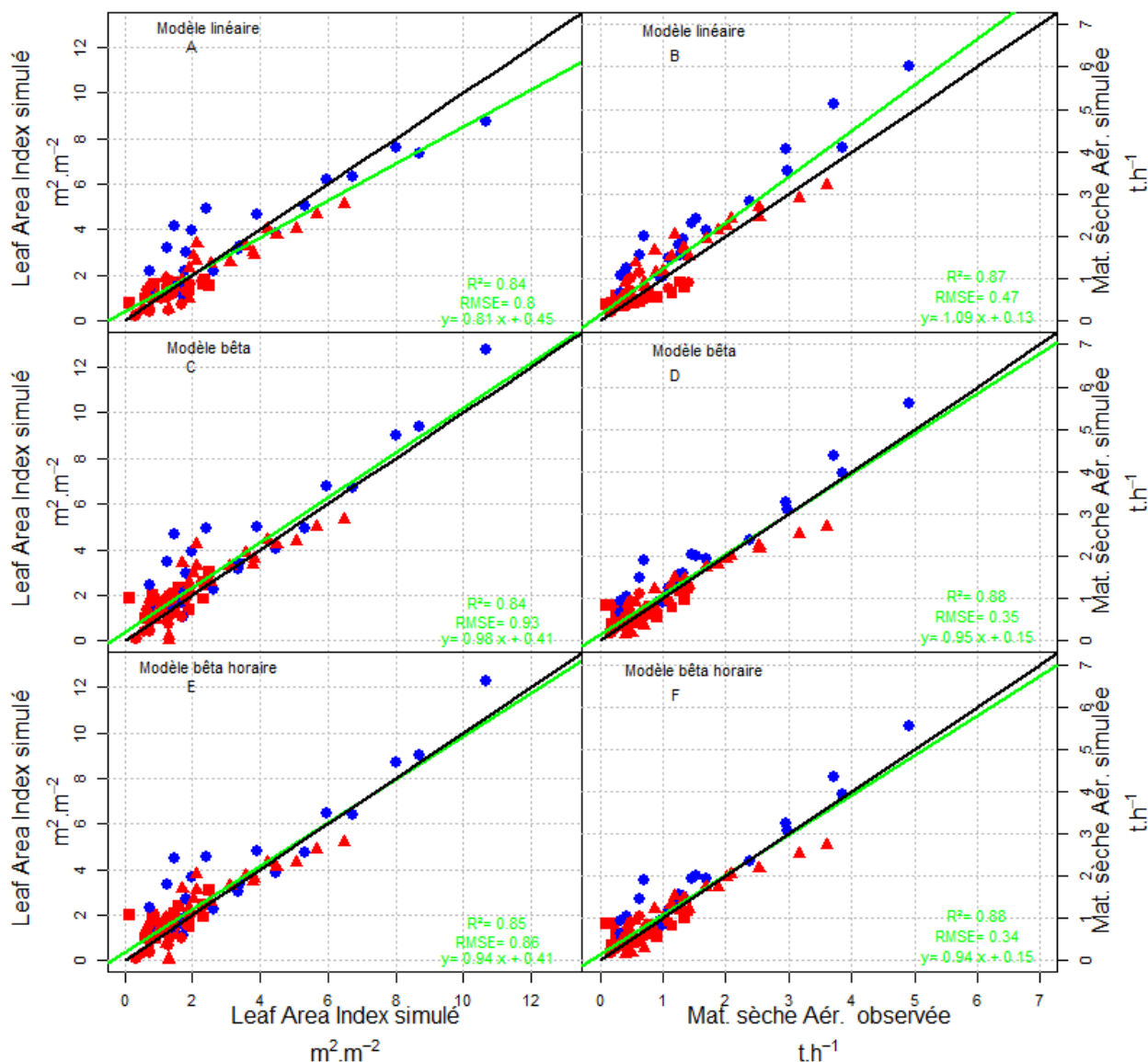


Figure 57– Comparaison des observations et des simulations du Leaf Area Index (A, C et E) et de la matière sèche (B, D et F) de la fétuque pour le modèle « linéaire » (A et B), « bêta » (C et D) et « bêta horaire » (E et F). Les conditions irriguées sont indiquées en bleu, les conditions non irriguées sont indiquées en rouge. Les pousses de printemps sont indiquées par des triangles, d'été par des cercles et d'automne par des carrés. La droite de régression des simulations et ses caractéristiques sont données en vert.

Fétuque		Linéaire	Bêta	Bêta horaire
LAI	RMSE totale	0.8	0.93	0.86
	RMSE irrigué	1.26	1.33	1.17
	RMSE non irrigué	0.58	0.73	0.71
	RMSE printemps	0.72	0.89	0.81
	RMSE été	0.94	1.02	0.91
	RMSE automne	0.50	0.75	0.80
MASEC	RMSE totale	0.47	0.35	0.34
	RMSE irrigué	0.73	0.46	0.47
	RMSE non irrigué	0.32	0.28	0.29
	RMSE printemps	0.40	0.33	0.33
	RMSE été	0.56	0.37	0.37
	RMSE automne	0.26	0.30	0.30

Tableau 15– Comparaison des RMSE totale et partielle pour le LAI et le MASEC, et pour les trois différents modèles.

III — Résultats

1—Effets du choix du modèle sur les prédictions en climat actuel

Les prédictions simulées par les trois versions du modèle sont globalement conformes aux observations en champs de la base de données de calibration des deux espèces (fétuque : [Figure 57](#), luzerne : [Annexe 14](#) et [Annexe 15](#)). Des RMSE totales légèrement plus faibles pour la matière sèche aérienne totale ([Tableau 15](#) - fétuque, 0.34 à 0.47) et légèrement plus élevées pour le LAI (0.80 à 0.93 pour le LAI) sont reportées pour les modèles « bêta ». Les régressions linéaires ‘observés-simulés’ issues des différents modèles pour la fétuque et pour la luzerne ne sont pas significativement différentes (ANCOVA, $p > 0.09$), excepté pour entre le modèle « linéaire » ([Figure 57A](#)) et les modèles « bêtas » ([Figure 57B et C](#)) dans le cas de la fétuque (ANCOVA, $P < 0.05$). Pour les deux espèces, une meilleure prédiction a été constatée en été avec les modèles bêtas (RMSE partielles moins importantes, [Annexe 15](#) et [Tableau 15](#)), mais une légère dégradation est constatée en hiver et automne.

2—Impact des scénarios climatiques sur les prédictions de production fourragère par la version standard de STICS (modèle « linéaire »)

A—Scénario climatique actuel (1970-2000)

La [Figure 58](#) présente les deux situations les plus extrêmes à savoir la moins stressante avec la luzerne à Lusignan (température optimale élevée, climat océanique) et la plus stressante avec la fétuque à Avignon (température optimale plus basse, climat méditerranéen). Les situations intermédiaires sont données en [Annexe 16](#) (fétuque à Lusignan et luzerne à Avignon). Pour un scénario climatique actuel ([courbe verte](#), [Figure 58 C et D](#), [Annexe 16 C et D](#)), **un pic de production printanière**, suivie d’une **dépression estivale** et d’une **légère reprise automnale**, sont constatées pour les deux espèces. Cette saisonnalité est plus marquée en conditions méditerranéennes que tempérées, du fait d’une **dépression de production estivale plus accentuée**. Au final, à Avignon, le pic de production printanier ne compense pas la dépression estivale résultant en un cumul de rendement annuel plus bas qu’à Lusignan ([Tableau 16](#), 14.5 contre 15.5 t.ha⁻¹ pour la fétuque et 18 contre 20.5 t.ha⁻¹ pour la luzerne).

Des nuances dans la saisonnalité sont à apporter selon l’espèce. Le **pic de production printanier est plus important pour la luzerne** avec les modalités de fauches et de fertilisation retenues (il atteint 0.15 à 0.19 t.h⁻¹.jour⁻¹ suivant le climat avant la première coupe contre 0.12 à 0.13 t.h⁻¹.jour⁻¹ pour la fétuque). La régularité de production est également meilleure chez cette espèce. En effet, **la production estivale est systématiquement plus élevée pour la luzerne** (environ 3 à 5 t.ha⁻¹ suivant le climat contre 2 à 4 t.ha⁻¹ pour la fétuque, [courbe verte](#), [Figure 58 A et B](#), [Annexe 16 A et B](#)). Au final, la production annuelle est plus importante chez la luzerne

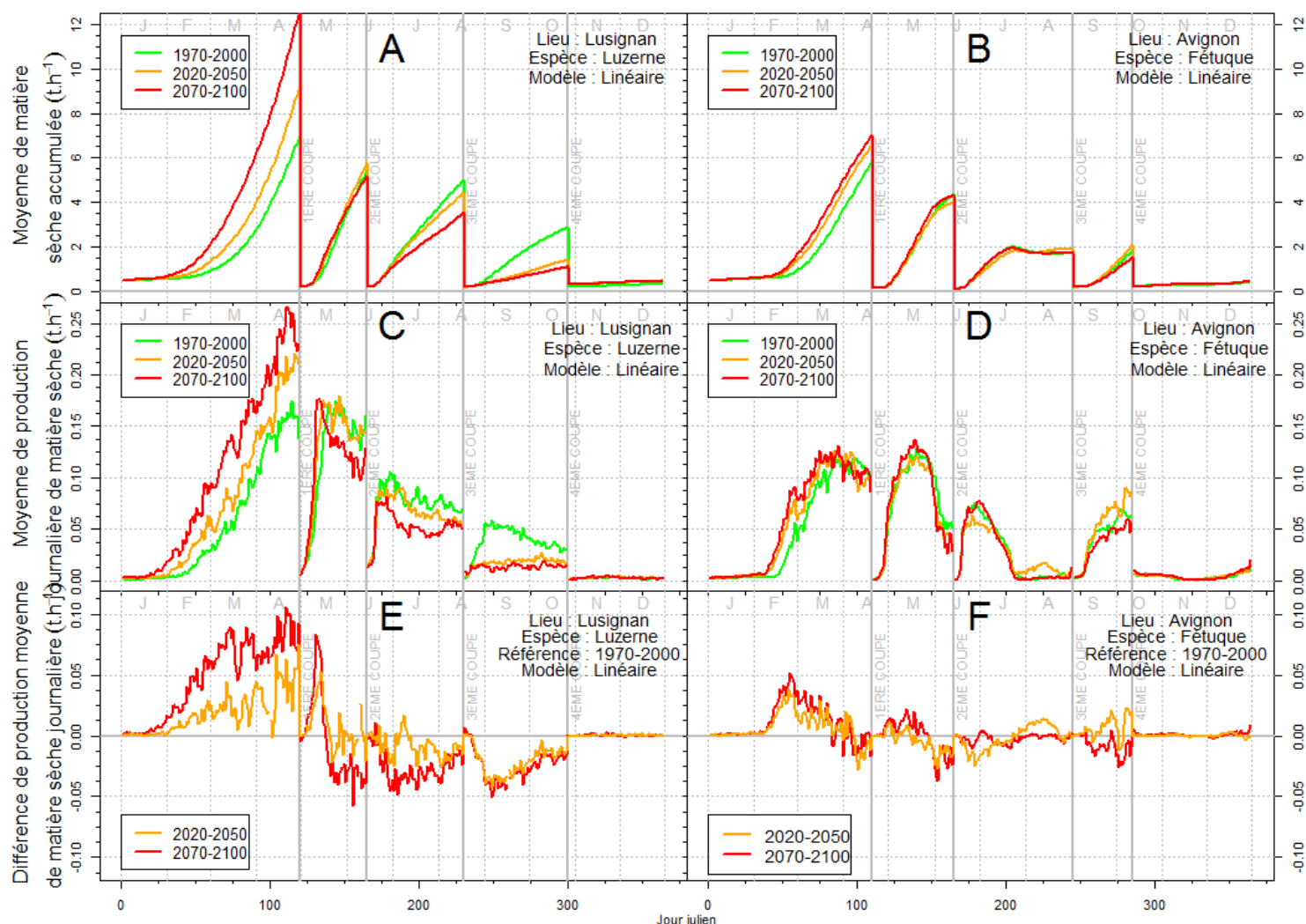


Figure 58 - Evolution saisonnière de la production de matière sèche (moyenne sur 30 ans) prédite par le modèle « linéaire » pour les trois périodes considérées (1970-2000 en vert, 2020-2050 en orange et 2070-2100 en rouge) pour la fétuque à Avignon (A, C et E) et pour la luzerne à Lusignan (B, D et F). La production est donnée en cumulée (A et B), journalière (C et D) ou en journalier relatif par rapport à la période de référence 1970-2000 (E et F). Les simulations sont réalisées à l'aide du modèle original (modèle « linéaire »). Les simulations pour la luzerne à Avignon et la fétuque à Lusignan sont données en Annexe 16.

	Fétuque		Luzerne	
	1970-2000	2070-2100	1970-2000	2070-2100
Avignon	14.5 t.ha ⁻¹	14.5 t.ha ⁻¹	18 t.ha ⁻¹	20 t.ha ⁻¹
Lusignan	15.5 t.ha ⁻¹	15 t.ha ⁻¹	20.5 t.ha ⁻¹	22 t.ha ⁻¹

Tableau 16- Evolution de rendement annuel entre 1970-2000 (vert) et 2070-2100 (rouge) pour les deux sites / deux espèces

avec 18 à 20.5 t.ha⁻¹ contre 14.5 à 15.5 t.ha⁻¹ pour la fétuque (Tableau 16).

B—Scénarios climatiques futurs (2020-2050 et 2070-2100)

Pour les scénarios climatiques futurs (courbe orange et courbe rouge), une **nette modification de la répartition de la production** au cours de l'année est prédite (Figure 58 A et B, Annexe 16 A et B). Une **hausse de la production hivernale et printanière** est observée. Celle-ci est suivie d'une **dépression hivernale encore plus marquée** si bien que les écarts inter-saisonniers sont accentués.

Des nuances sont observées selon l'espèce. La forte hausse du rendement de la première coupe compense le déficit estival pour la luzerne si bien que le rendement annuel augmente pour les deux sites (Tableau 16). Ce n'est pas le cas pour la fétuque où le rendement annuel reste stable voire en légère baisse (15 t.ha⁻¹ en 2070-2100 à Lusignan contre 15.5 t.ha⁻¹ en 1970-2000).

Des différences sont également notées entre climat. L'effet bénéfique du changement climatique s'observe jusqu'en avril à Avignon et se prolonge jusqu'en mai à Lusignan (Figure 58 E et F). La modification de la production estivale à Avignon, déjà bien basse en climat actuel, est moindre qu'à Lusignan pour les deux espèces en climats futurs (Figure 58 A et B).

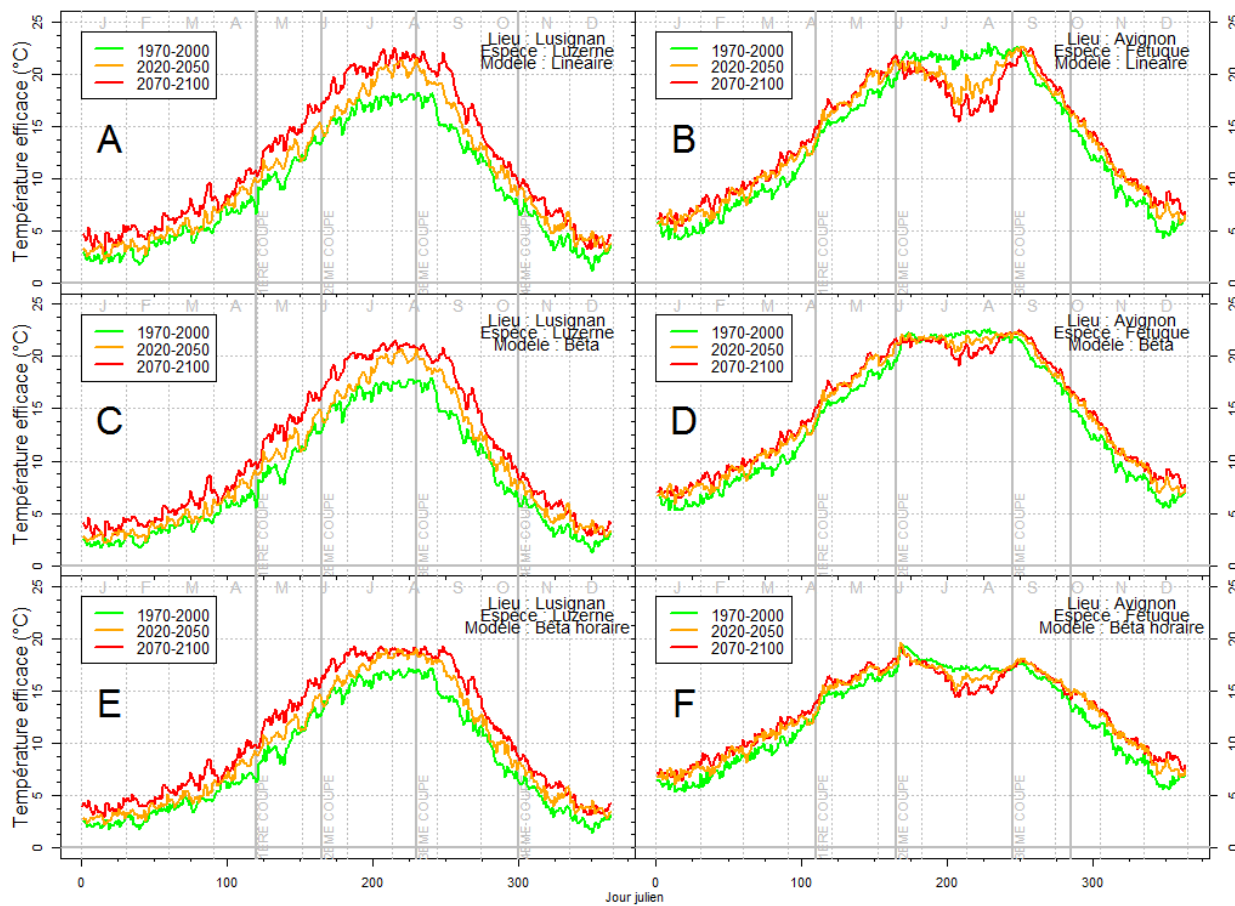


Figure 59 – Evolution des températures efficaces au développement et à la croissance foliaire (moyenne sur 30 ans) au cours de l'année sur les périodes 1970-2000 (verts) 2070-2100 (rouges) pour la luzerne à Lusignan (A, C et E) et Fétuque à Avignon (B, D et F) pour les trois versions du modèle (« linéaire » A et B, « bêta » C et D, « bêta horaire » E et F). Les simulations pour la luzerne à Avignon et la fétuque à Lusignan sont données en [Annexe 17](#).

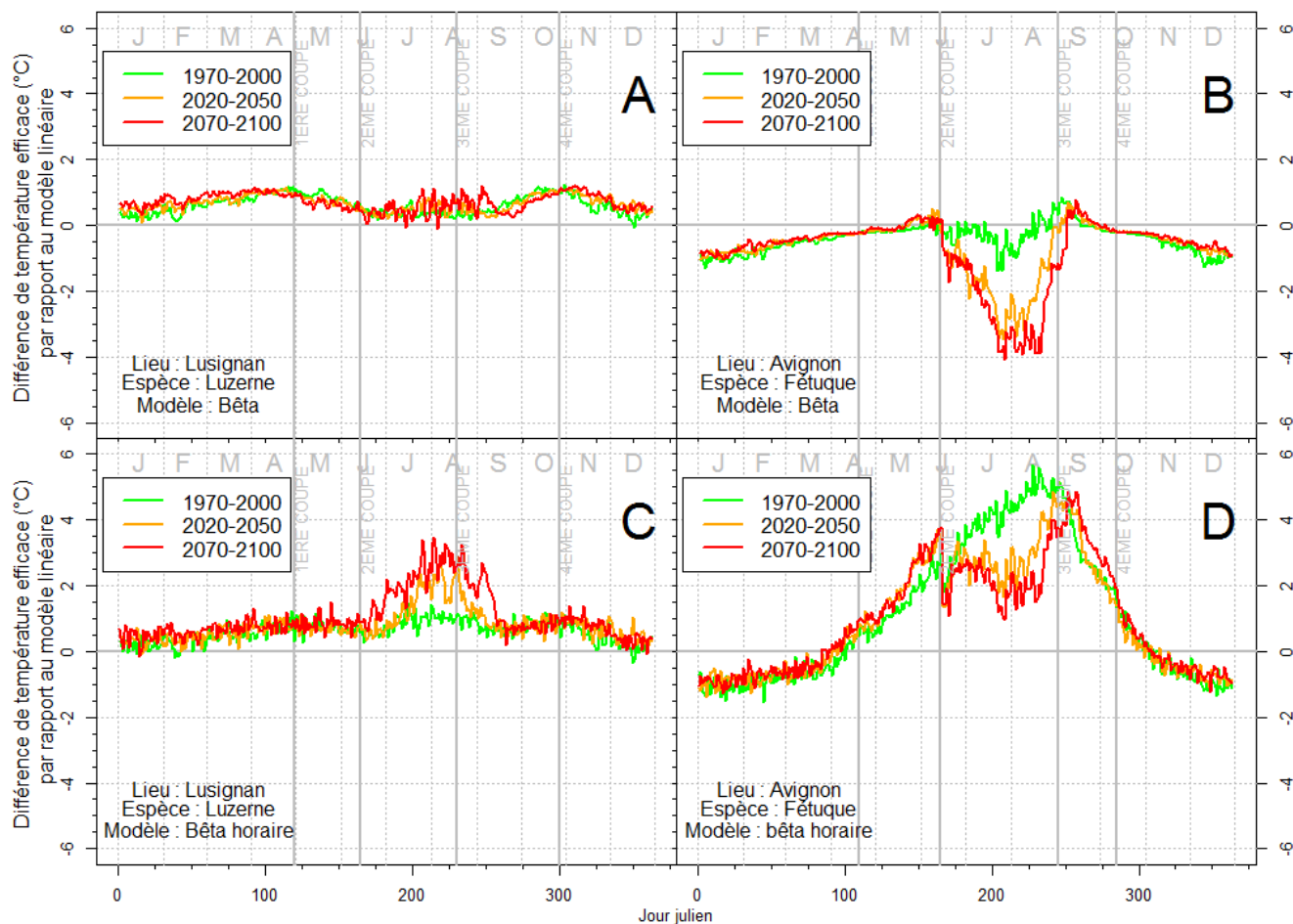


Figure 60- Modification des températures efficaces au développement et à la croissance foliaire (moyenne sur 30 ans) liée au changement du formalisme de réponse à la température (modèle « bêta » pour A et B ; modèle « bêta horaire » pour C et D) pour la fétuque à Avignon (A et C) et la luzerne à Lusignan (B et D). Le modèle « linéaire » est pris comme modèle de référence. Les trois périodes ont été simulées sans irrigation : 1970-2000 en vert, 2020-2050 en orange et 2070-2100 en rouge. Les simulations pour la luzerne à Avignon et la fétuque à Lusignan sont données en [Annexe 18](#).

3—Effet du choix du modèle sur les prédictions en climat futur

A—Impact sur le cumul de températures efficaces

La [Figure 59](#) présente les températures efficaces journalières prédites par les trois modèles dans deux cas extrêmes parmi les situations étudiées (luzerne à Lusignan et fétuque à Avignon). La [Figure 60](#) présente les différences journalières de températures efficaces constatée entre le modèle « linéaire » et les modèles « bêta ». Les situations intermédiaires sont données en [Annexe 17](#) et [Annexe 18](#) (fétuque à Lusignan et luzerne à Avignon).

Pour un scénario climatique actuel ([courbes vertes](#)), le choix du modèle n'a pas les mêmes conséquences sur les températures efficaces journalières selon l'espèce. Pour la luzerne ([Figure 60 A et C](#) et [Annexe 18 A et C](#)), la différence reste modérée et positive toute l'année, mais est plus ou moins accentuée suivant les saisons : le modèle « linéaire » cumule plus de degrés-jours particulièrement en été. L'utilisation d'un pas de temps horaire avec la fonction « bêta horaire » a peu d'impact sur le cumul de degrés-jours efficaces pour cette espèce. Pour la fétuque en revanche, la différence entre modèles peut être marquée dès le climat actuel (jusqu'à 6°C efficaces de différence à Avignon). Ces écarts sont négatifs d'octobre à avril: les modèles « bêta » cumulent plus de degrés-jours. Ils peuvent être positifs (Avignon) ou négatifs (Lusignan) selon le scénario climatique durant la saison estivale. Pour les deux espèces, les différences saisonnières estivales sont accentuées en climat méditerranéen. **L'utilisation du modèle « bêta horaire » (i.e. d'un pas d'intégration des effets court) accentue ces différences estivales par rapport au modèle « bêta ».**

Pour les scénarios climatiques futurs ([courbes oranges](#) et [rouges](#)), une **très forte accentuation des différences de températures efficaces estivales** est constatée entre le modèle « linéaire » et le modèle « bêta » pour la fétuque ([Figure 60 B](#) et [Annexe 18 B](#)), mais **beaucoup moins pour la luzerne** ([Figure 60 C](#) et [Annexe 18 C](#)). Pour la fétuque les écarts entre modèles, faibles dans la période estivale en climat tempéré actuel, deviennent marqués dans le futur, tandis que les écarts en automne/hivers se réduisent. A l'inverse, en climat méditerranéen, les écarts estivaux déjà forts en période actuelle se réduisent dans le futur.

Le modèle « bêta horaire » présente de manière générale des écarts estivaux qui se creusent par rapport aux modèles « bêta » et « linéaire », particulièrement pour un scénario climatique lointain (2070-2100). **Des écarts estivaux de 2 à 5°C entre le modèle linéaire à pas de temps journalier et celui non-linéaire à pas de temps horaire** ([Figure 59 B et C](#), [courbes rouges](#)) sont prédits pour la luzerne. Notons que les différences entre modèles, inexistantes pour la luzerne avec le modèle « bêta », deviennent légèrement plus marquées avec le modèle « bêta horaire » dans le futur lointain.

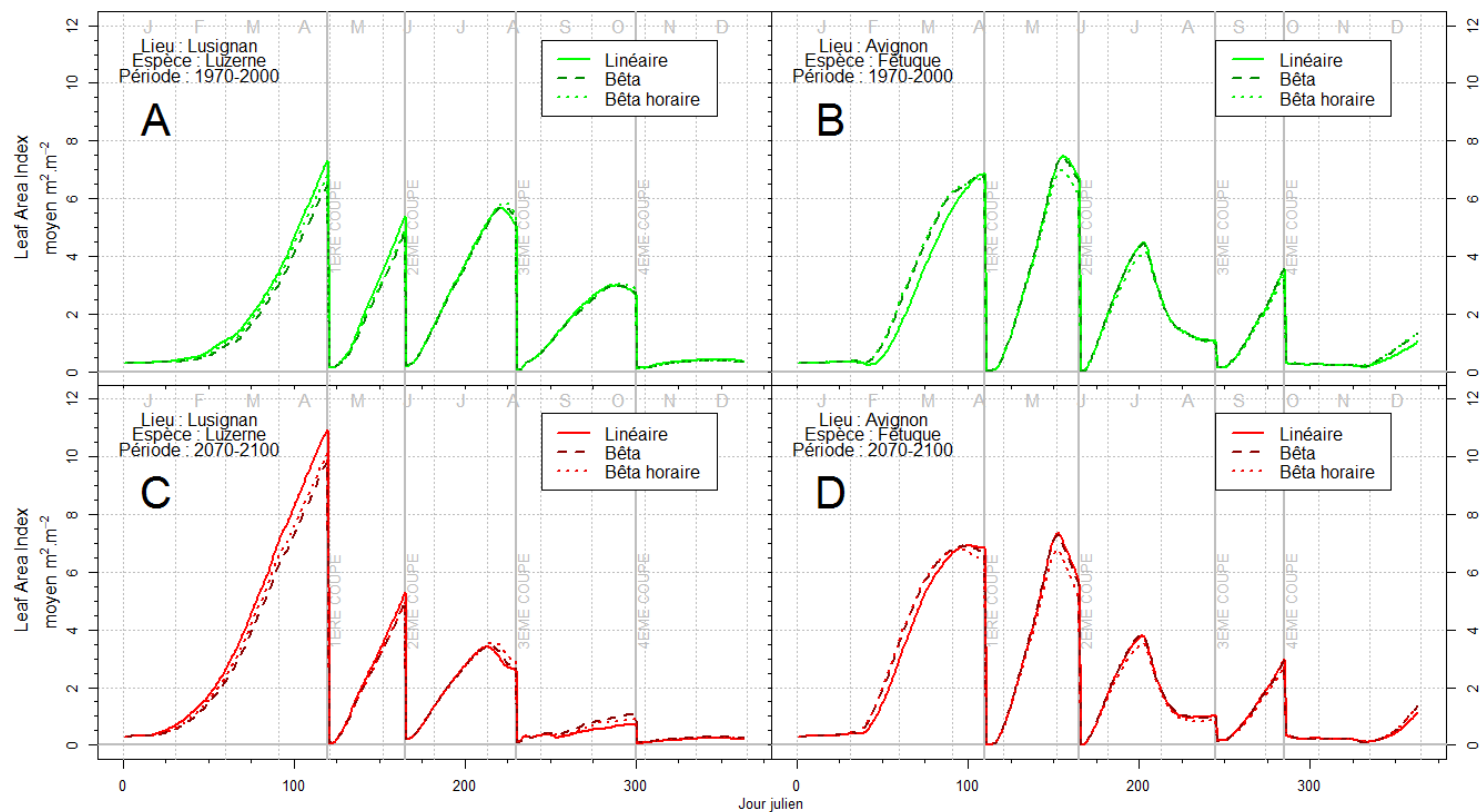


Figure 61 - Evolution du Leaf Area Index ($\text{m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$, moyenne sur 30 ans) du modèle « linéaire » et « bêta » (A et B) ou « bêta horaire » (C et D) sur deux périodes (1970-2000, **verts** ; 2070-2100, **rouges**) de la fétuque à Avignon (A et C) et de la luzerne à Lusignan (B et D).

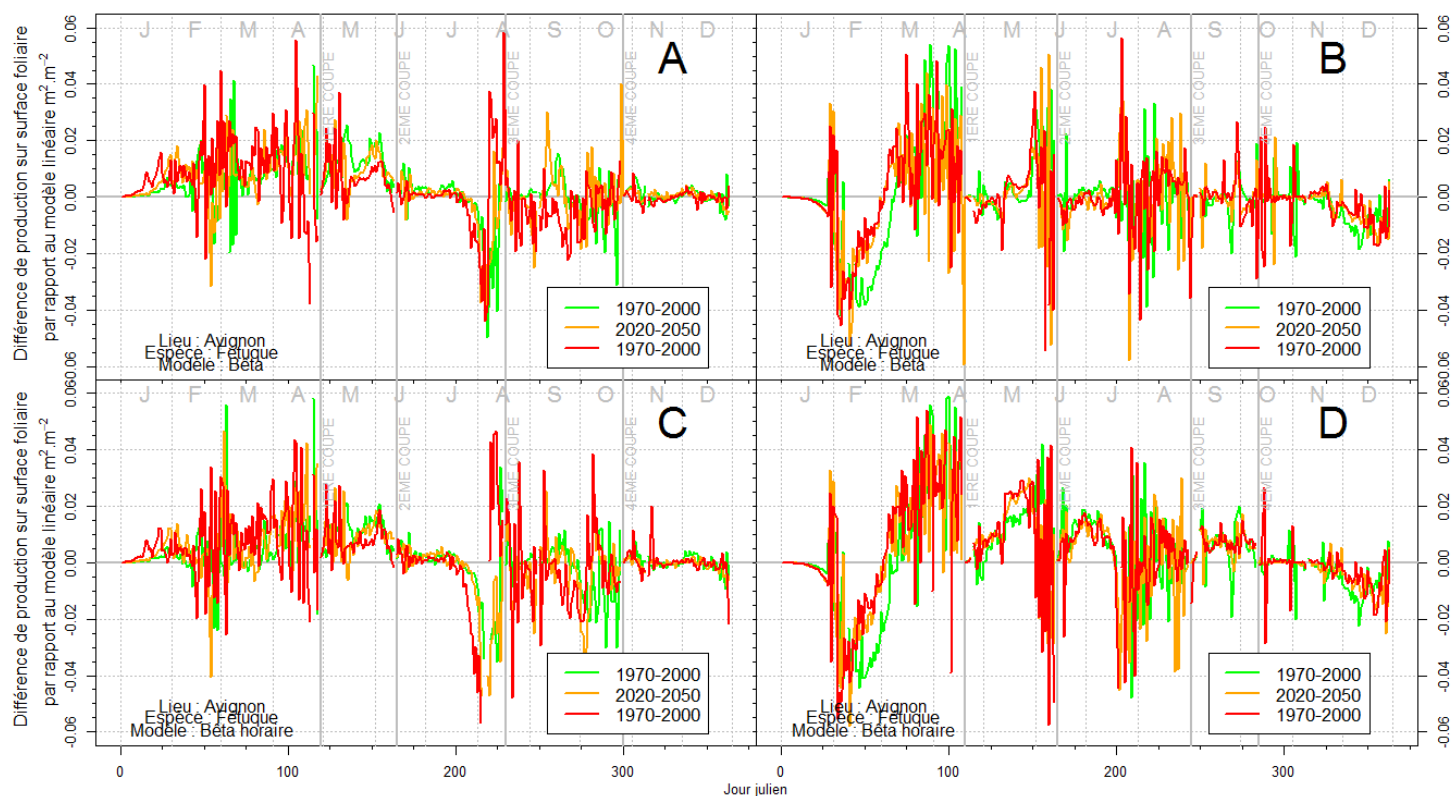


Figure 62 - Différence de dynamique foliaire (moyenne sur 30 ans) liée au changement du formalisme de réponse à la température (modèle « bêta » pour A et B ; modèle « bêta horaire » pour C et D) pour une fétuque à Avignon (A et C) et une luzerne à Lusignan (B et D). Le modèle « linéaire » est pris comme modèle de référence. Les trois périodes ont été simulées sans irrigation : 1970-2000 en **vert**, 2020-2050 en **orange** et 2070-2100 en **rouge**.

B—Impact sur la mise en place de la surface foliaire et l'interception du rayonnement

La mise en place de la surface foliaire est directement pilotée par le cumul de températures efficaces dans STICS (Figure 37). La comparaison des dynamiques de LAI simulées par les trois modèles dans deux cas extrêmes parmi les situations étudiées est présentée en Figure 61 et Figure 62. Dans un climat présent, une faible différence entre le modèle « linéaire » et les modèles « bêta » est visible pour la fétuque (Figure 61 B et D, Figure 62 B et D, courbes vertes), **mais uniquement avant la 1^{ère} coupe (début printemps) et après la 3^{ème} coupe (automne)**. La croissance foliaire simulée par le modèle « bêta » est plus importante à ces périodes. En ce qui concerne la luzerne (Figure 61 A et C, Figure 62 A et C), les différences entre modèles sont faibles. Une légère différence est visible **avant la 1^{ère} coupe (début printemps)**, où le modèle « bêta » conduit à une mise en place plus faible de surface foliaire. **Aucune différence n'est visible en période estivale pour les deux espèces** (Figure 62, différence oscillant autour de 0) si bien que les surfaces foliaires simulées par les différents modèles sont généralement **très proches de la fin de printemps au début d'automne** (Figure 61). Les prédictions du modèle « bêta horaire » ne se distinguent que très peu de celle du modèle « bêta » pour les deux espèces. Dans tous les cas, les **différences de LAI prédites à la récolte sont très modérées en climat présent** et ne dépassent généralement pas $0.5 \text{ m}^2.\text{m}^{-2}$ (Figure 61), avec des conséquences limitées pour l'interception du rayonnement étant donné les gammes de LAI considérées (3 à 7, proches d'une interception totale, Figure 39).

Les différences entre modèles **restent également modérées pour des scénarios climatiques futurs** (généralement moins de $0.5 \text{ m}^2.\text{m}^{-2}$ aux dates de fauche, Figure 61 – courbes rouges). Pour la fétuque, les différences entre le modèle « linéaire » et les modèles « bêta » sont légèrement plus faibles avant la première coupe dans le futur qu'en climat actuel (Figure 62 B et D - courbe rouge plus proche de 0). Pour la luzerne, les différences de LAI prédites restent faibles mais sont un peu accentuées avant la 1^{ère} coupe et réduites entre la 1^{ère} et la 2^{ème} coupe (Figure 62 A et C) en climats futurs.

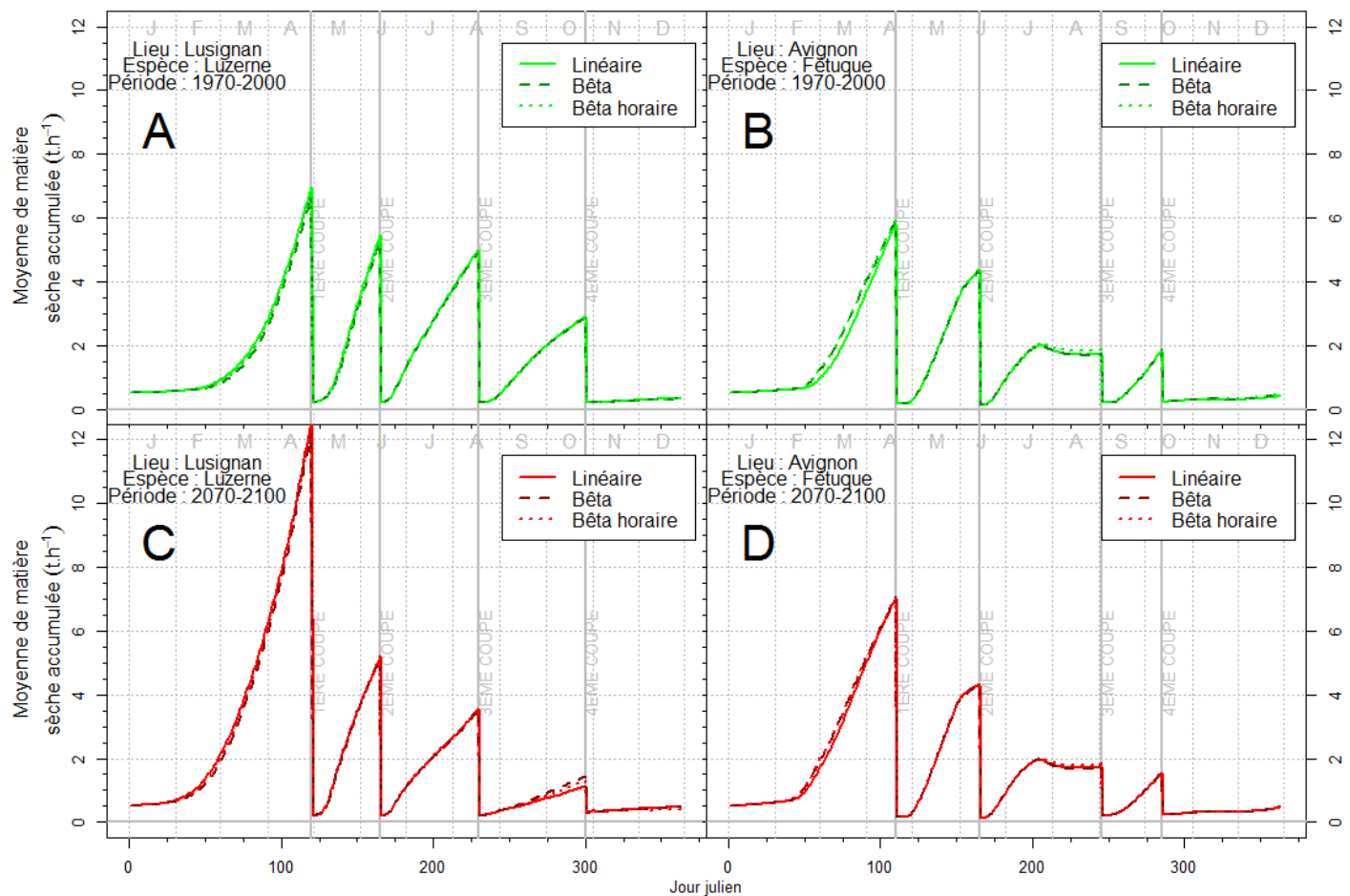


Figure 63 - Evolution du cumul de matière sèche (tonne/hectare, moyenne sur 30 ans) du modèle « linéaire » et « bêta » (A et B) ou « bêta horaire » (C et D) sur deux périodes (1970-2000, **verts** ; 2070-2100, **rouges**) de la fétuque à Avignon (A et C) et de la luzerne à Lusignan (B et D).

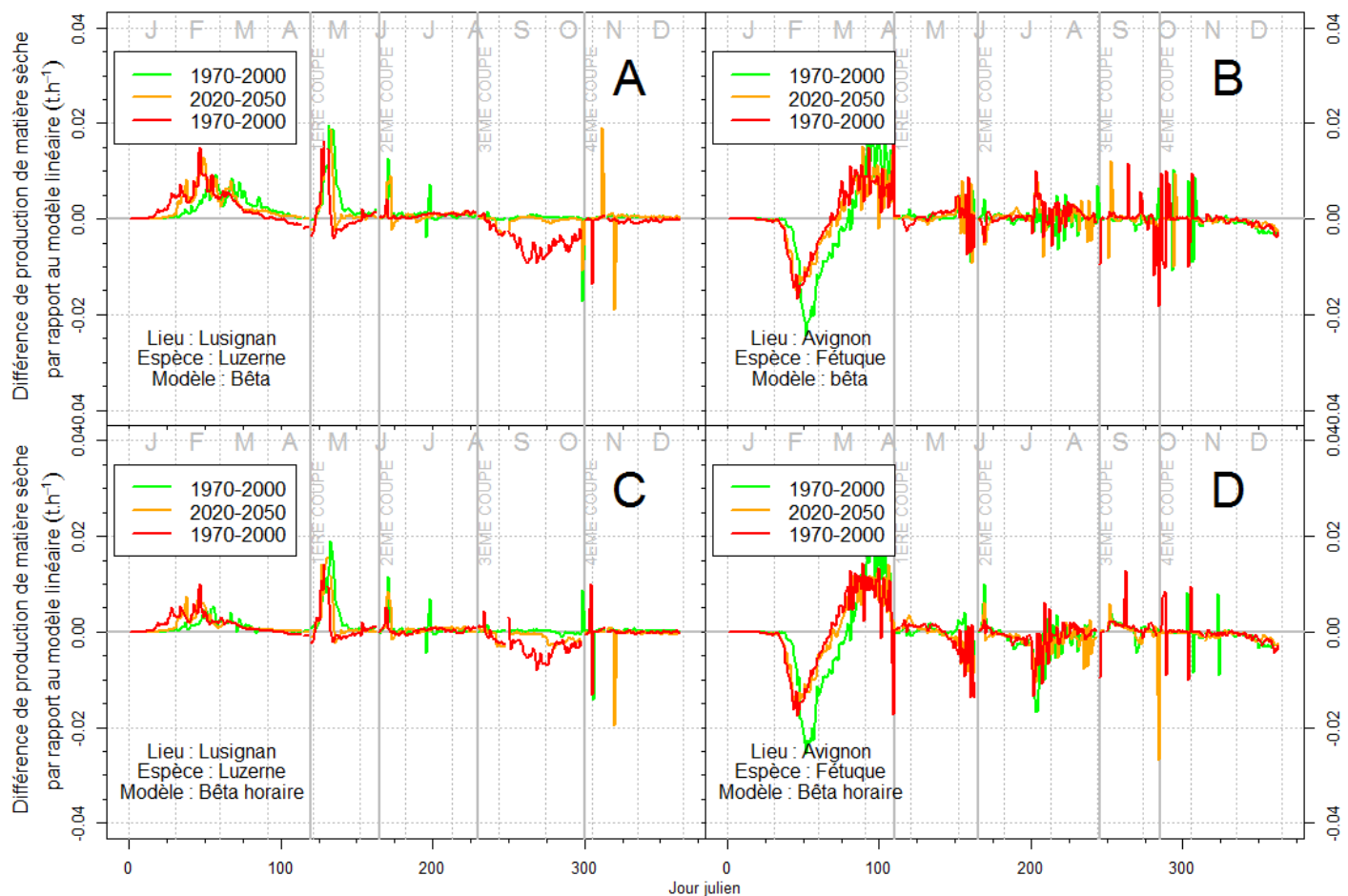


Figure 64 - Différence de production de matière sèche journalière (moyenne sur 30 ans) liée au changement du formalisme de réponse à la température (modèle « bêta » pour A et B ; modèle « bêta horaire » pour C et D) pour une fétuque à Avignon (A et C) et une luzerne à Lusignan (B et D). Le modèle « linéaire » est pris comme modèle de référence. Les trois périodes ont été simulées sans irrigation : 1970-2000 en **vert**, 2020-2050 en **orange** et 2070-2100 en **rouge**.

C—Impact sur la production fourragère

La comparaison des dynamiques de production de biomasse aérienne par les trois modèles dans deux cas extrêmes parmi les situations étudiées est présentée en [Figure 63](#). Dans un climat actuel, de façon générale, **les écarts de prédiction de production fourragère entre modèles sont faibles, aussi bien pour la luzerne que pour la fétuque** ([Figure 63 A et B](#)). Les écarts les plus importants concernent la fétuque au printemps ([Figure 64 B et D](#)), où une **différence significative** entre le modèle « linéaire » et les modèles « bêta » est visible avant la 1^{ère} coupe. Cette différence est observée pour les trois scénarios climatiques. La production de biomasse aérienne simulée par les modèles « bêta » est plus importante à la sortie de l'hiver jusqu'à mi-mars. La tendance devient progressivement jusqu'à la première coupe. Cette différence reste cependant faible ($<0.1 \text{ t.h}^{-1}$ à la 1^{ère} fauche). En ce qui concerne la luzerne ([Figure 63 B et D](#), [Figure 64 B et D](#)), on observe aucunes **différences significatives** ($<0.01 \text{ t.h}^{-1}.\text{j}^{-1}$ avant la 1^{ère} coupe et juste après les 2^{ème} et 3^{ème} coupes en climat présent).

Aucune divergence notable entre les prédictions des modèles n'est visible pour les scénarios climatiques futurs pour les deux espèces. Les cumuls de matière sèche simulées par les différents modèles restent **très proches tout au long de l'année** ([Figure 63 C et D](#)) et reflètent les différences entre modèles déjà notées dans un climat présent. L'écart de production printanière observé chez la fétuque tend à se réduire dans les scénarios futurs.

4—Interaction avec la contrainte hydrique : prédictions effectuées sous irrigation

Pour les simulations sans irrigation discutées jusqu'à présent, une tendance à l'accentuation des stress hydriques estivaux (*TURFAC* proche de 0) est observée pour les deux sites ([Figure 65A et B](#)). Pour les scénarios climatiques futurs, les périodes de contrainte apparaissent plus tôt au printemps et se prolongent plus tard en automne. Ils sont plus intenses en été. Des précipitations prédites plus abondantes font exception à Lusignan en septembre. Ces périodes de stress fort coïncident avec les périodes de température élevées et production fourragère faible. Afin de déconvoluer les effets thermiques et hydrique en période estivale, des simulations sous irrigation automatique ont été effectuées ([Figure 65C et D](#)).

Les [Figure 66](#) et [Figure 67](#) présentent les résultats pour la fétuque en zone méditerranéenne, situation pour laquelle les différences de prédiction entre modèles sont les plus marquées. Une modification des températures efficaces au développement et à la croissance foliaire est prédite en conditions irriguées par rapport aux conditions non irriguées ([Figure 59 B et F](#), [Figure 61 B et D](#), [Figure 63 B et D](#)). De juin à août, **la différence de température efficaces entre modèles est moins élevée pour l'ensemble des scénarios climatiques** (non irrigué [Figure 67 A](#) et irrigué [Figure 60 D](#)). Les différences de températures efficaces observables dès la période 1970-2000 entre conditions irriguées et non irriguées sont à rapprocher de températures de culture prédites plus basses sous irrigation.

Les différences de température efficaces entre modèles se traduisent par une différence notable dans la mise en place du LAI (jusqu'à $0.75 \text{ m}^2.\text{m}^{-2}$ aux dates de fauche) en conditions

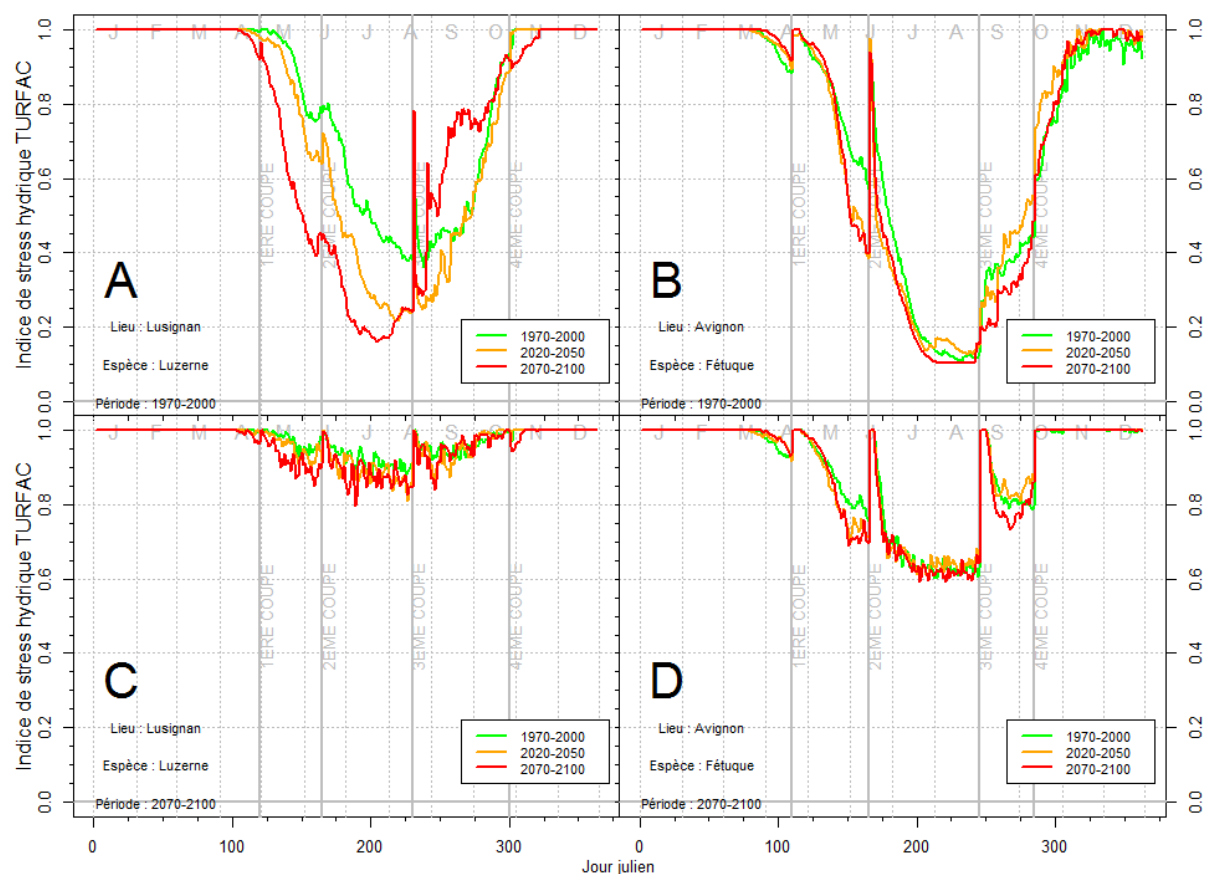


Figure 65—Stress hydrique (TURFAC, sans dimension) en condition non irriguée (A et B) et irriguée (C et D) pour une luzerne à Lusignan (A et C) et une fétuque à Avignon (B et D) selon différents scénarios climatiques : passé proche 1970-2000 (vert), futur proche 2020-2050 (orange) et futur lointain 2070-2100 (rouge).

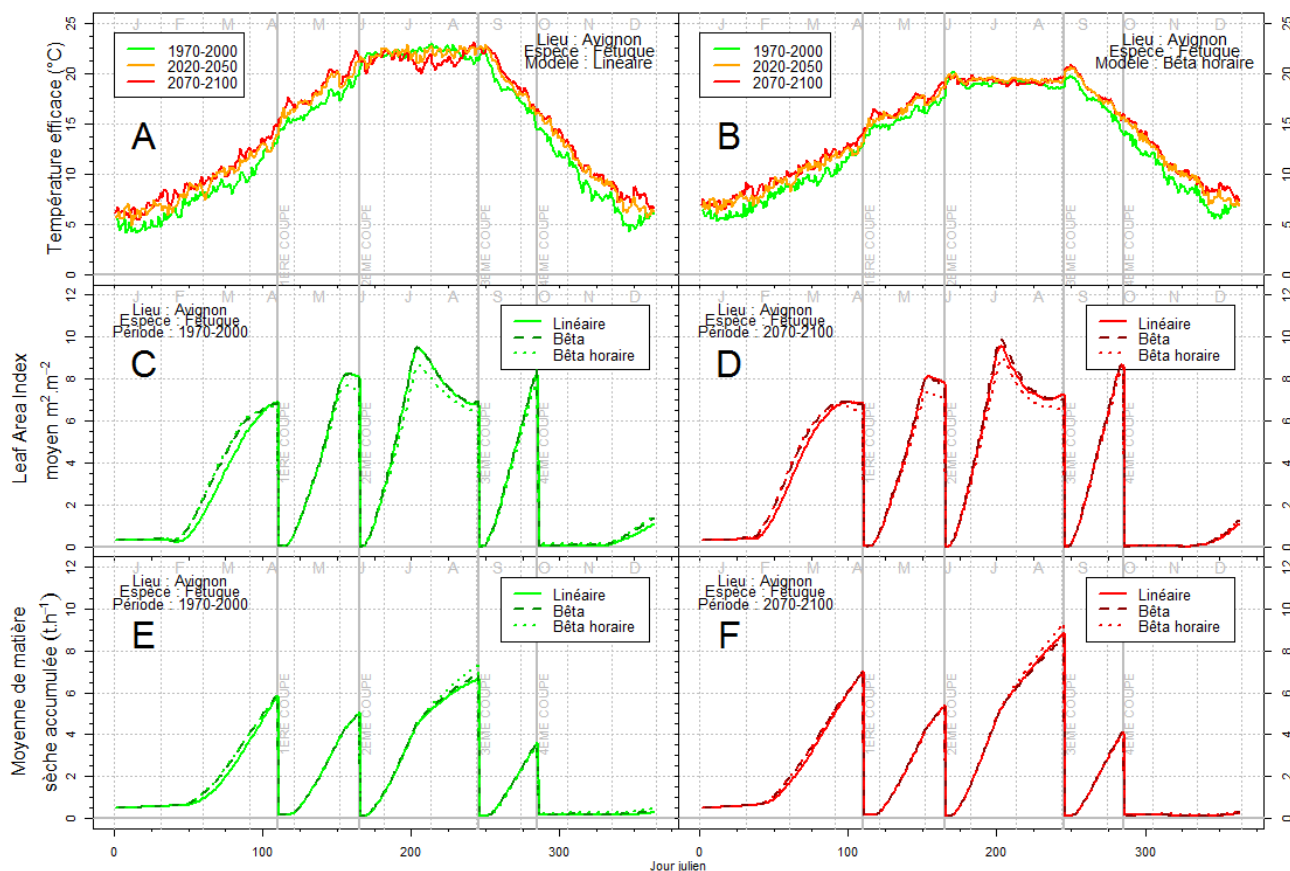


Figure 66—Evolution des températures efficaces journalières (A et B, °C) entre les trois périodes (passé proche, 1970-2000, vert ; futur proche, 2020-2050, orange ; futur lointain, 2070-2100, rouge) en conditions irriguées pour une fétuque en climat méditerranéen avec le modèle « linéaire » (A) et « bêta horaire » (B). Evolution de l'indice foliaire (C et D, $\text{m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$) entre les trois modèles (« linéaire », « bêta », « bêta horaire ») en conditions irriguées pour une fétuque en climat méditerranéen avec pour un scénario correspondant au passé proche (1970-2000, vert, C) ou futur lointain (2070-2100, rouge, D). Evolution du cumul de matière sèche aérienne (E et F, $\text{t} \cdot \text{ha}^{-1}$) entre les trois modèles (« linéaire », « bêta », « bêta horaire ») en conditions irriguées pour une fétuque en climat méditerranéen avec pour un scénario correspondant au passé proche (1970-2000, vert, E) ou futur lointain (2070-2100, rouge, F).

irriguées au printemps et en été (Figure 67 B). Cette **différence de LAI entre modèles est plus importante qu'en conditions non irriguées (Figure 62 D) malgré des différences de températures efficaces entre modèles plus faibles**. Les différences de croissance foliaires journalières entre les deux modèles (Figure 67 B) suivent le même patron que celles simulées pour les différences de températures efficaces tout au long de l'année (Figure 67 A).

En termes de production fourragère, les différences de prédiction entre modèles en absence de contrainte hydrique (Figure 67 C) restent tout aussi faibles qu'en conditions non irriguée (Figure 64 D). Les différences de LAI relevées ne se traduisent pas significativement en terme de production de matière sèche.

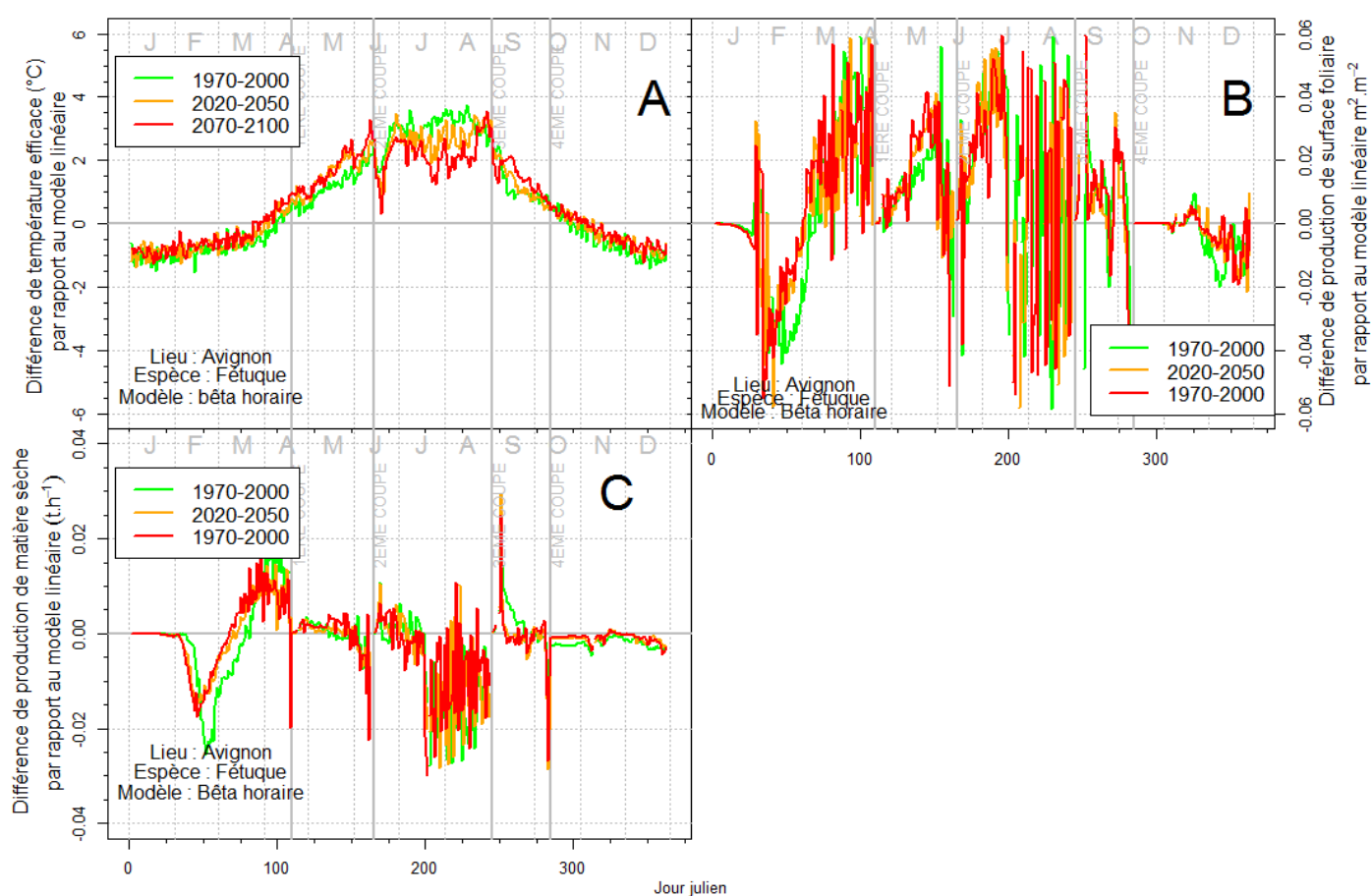


Figure 67—Différence de cumul de température efficaces (A), d'indice foliaire (B) et de production de matière sèche journalière (C) liée au changement du formalisme de réponse à la température du modèle « linéaire » au modèle « bêta horaire » pour une fétuque en climat méditerranéen en conditions irriguées. Le modèle « linéaire » est pris comme modèle de référence. Les trois périodes simulées : 1970-2000 en vert, 2020-2050 en orange et 2070-2100 en rouge.

IV — Discussion

1—Des prédictions du modèle linéaire globalement conformes à la littérature, dans le présent comme dans le futur

Les simulations obtenues à partir du modèle linéaire en scénario climatique actuel montrent une saisonnalité importante de la production de matière sèche et des niveaux de production en cohérence avec les différents reports de la littérature (Figure 58 et Annexe x, Ruget, Brisson et Levraut, 2010). Une plus grande régularité de production des légumineuses (luzerne) est bien prédite par rapport aux graminées (fétuque). La saisonnalité est plus marquée en zone méditerranéenne (Avignon), qu'en zone tempérée (Lusignan) où l'hiver est plus doux et les précipitations non limitantes ($P-ETP = 47$ mm) aboutissent à des stress hydriques estivaux moins marqués.

Pour l'ensemble des simulations d'impacts du changement climatique effectuées à partir du modèle « linéaire » (climat méditerranéen ou tempéré ; fétuque ou luzerne ; Figure 58 et Annexe x), on retrouve les **trois invariants** sur la répartition annuelle de la production de matière sèche (Brisson et Levraut, 2010). Une évolution plus ou moins marquée ressort à divers degrés pour des scénarios climatiques futurs :

- La hausse des températures moyennes (+2.5 à 3°C de température moyenne de l'air pour les deux sites de janvier à mars sur la période 2070-2100, Figure 54) couplée aux effets bénéfiques du CO₂ sur la croissance en biomasse (600 à 700 ppm de CO₂ sur la période 2070-2100, Équation 32, Equation 33, Figure 53 et Figure 56) et à la présence eau disponible dans le sol ($P-ETP > 100$ mm pour Lusignan et proche de 0 pour Avignon, Tableau 14) sont à l'origine de **l'avance et de l'accentuation du pic de production printanière**. Cette accentuation se fait jusqu'à ce que la **disponibilité en eau du sol devienne limitante pour la croissance**, c'est-à-dire dès avril à Avignon et fin mai à Lusignan ($P-ETP = -156$ mm et -170 mm à Lusignan et Avignon respectivement en 2070-2100 dès la deuxième coupe).
- L'arrivée plus précoce et l'accentuation des conditions estivales sèches ($P-ETP$ de -326 et -401 mm à Lusignan et Avignon respectivement en 2070-2100 lors de la troisième coupe, Tableau 14) mais également le ralentissement du cumul de températures efficaces dû à des températures supra-optimales (Figure 59) sont à l'origine d'une **accentuation du creux de production estival** en zone tempérée malgré l'effet du CO₂ bénéfique sur la résistance stomatique. La production estivale étant déjà très basse en climat actuel, cette tendance est nettement moins marquée à Avignon ($P-ETP$ de -336 mm à Avignon en 1970-2000 lors de la troisième coupe contre -151 mm à Lusignan, Tableau 14).
- Le retour de conditions plus humides à partir de septembre ($P-ETP > 0$ sur les deux sites pour les trois périodes, Tableau 14), couplées à des températures plus douces (Figure 54) et à un effet bénéfique du CO₂ sur la croissance en biomasse (Équation 32 et Figure 53) sont à l'origine d'une **légère hausse de la production de matière sèche automnale et**

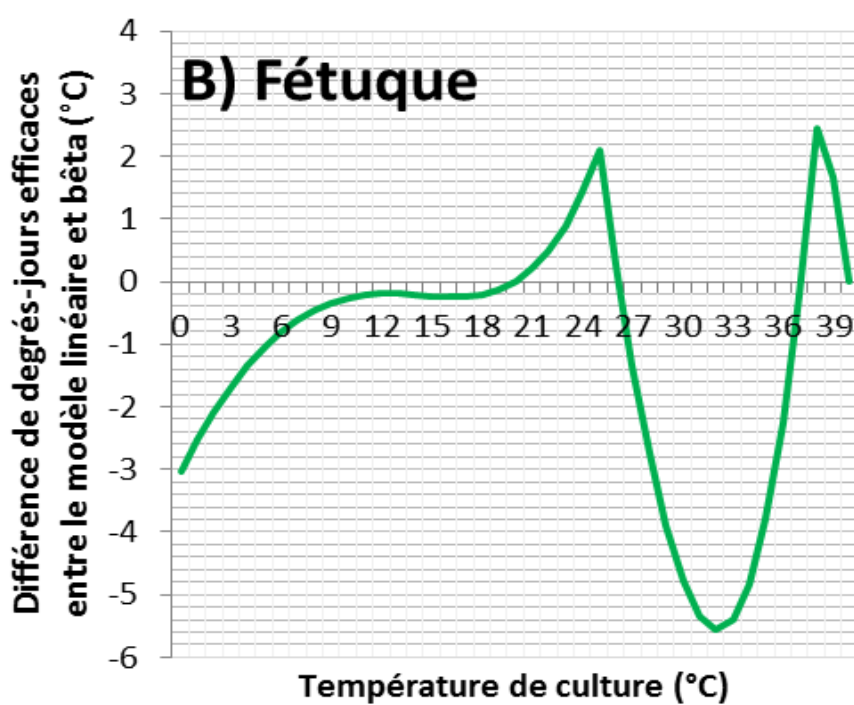
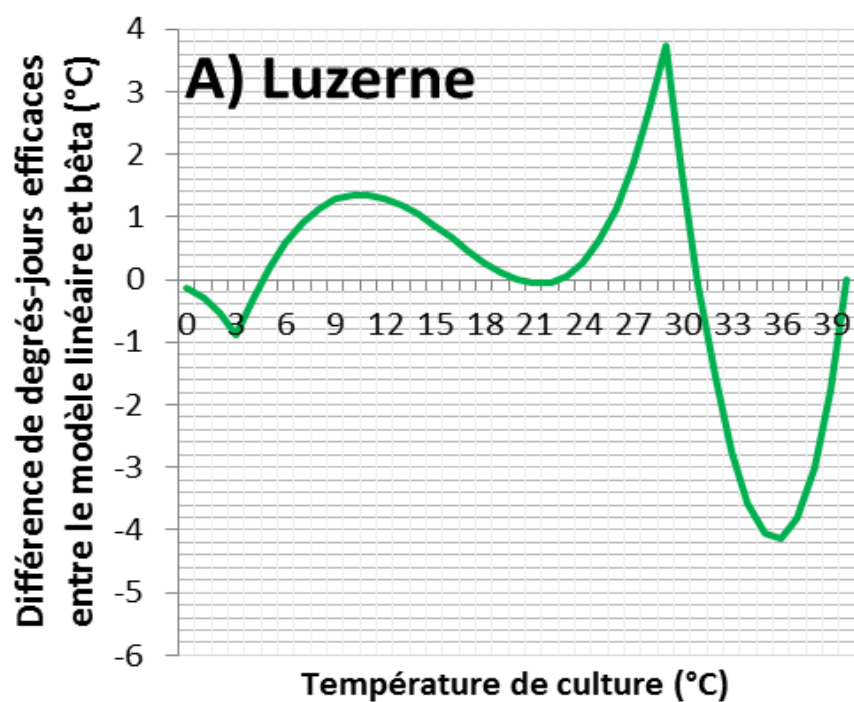


Figure 68 – Différence de degrés-jours efficaces (°C) entre le modèle « linéaire » et « bêta » pour la luzerne (A) et pour la fétuque (B) à partir des courbes de la [Figure 52](#).

hivernale. Cependant, la production de surface foliaire ou de matière sèche étant parfois nulle en été sur la période 2070-2100, la 3^{ème} coupe de l'année n'est parfois pas effectuée par le modèle (surface foliaire et/ou matière sèche inférieure au seuil minimal induisant la coupe : *laresiduel* et *msresiduel* respectivement). Dans ce cas, les stades phénologiques et les indices de production de surface foliaire ne sont pas remis à zéro par la coupe et la culture atteint un stade d'arrêt de production de surface foliaire (stade *L4X*) dans l'automne qui peut être à l'origine d'une importante baisse de la production moyenne automnale prédite.

Ces évolutions ont également été prédites dans plusieurs études précédentes (Soussana et Lemaire, 2007 ; Graux, 2011 ; Ruget et al., 2013), notamment sur la fétuque élevée et le ray grass anglais en climat océanique (Rennes) avec le même scénario d'émission médian A1B dans le projet CLIMATOR (Brisson et Levrault, 2010, Figure 6). Sur l'ensemble de l'année, ces trois principales variations de production contribuent à une augmentation de l'irrégularité saisonnière de la production (accentuation du problème de surproduction au printemps et de manque de fourrage en été). Les simulations montrent une compensation du déficit estival par la surproduction printanière si bien que la production totale annuelle est stable voire en légère hausse. Ces tendances obtenues sont conformes aux simulations réalisées à l'aide du modèle STICS ou PASIM (+12 à + 22% pour la fétuque, Brisson et Levrault, 2010). Elles sont également conformes aux observations rapportées de différentes expérimentations, réalisées en condition naturelles et atmosphère enrichie en CO₂ (entre +0 et +34 % pour le ray-grass, Lüscher et al., 1998). Du fait de l'augmentation de l'irrégularité saisonnière, des adaptations des pratiques de gestion devront être envisagées tout au long de l'année (Soussana et al., 2002).

2—Des différences de températures efficaces prédites entre modèles, dans le présent comme dans le futur

Pour un scénario climatique actuel, **une modification du formalisme de réponse à la température a peu d'effet sur le cumul de température efficace lorsque le pas de temps d'intégration des effets de la température est journalier** (différences entre le modèle « linéaire » et « bêta » majoritairement comprises entre -1 et 1°C pour l'ensemble des situations). La majorité de la gamme de température moyenne annuelle (1970-2000) pour le deux sites se situe entre 7 et 23°C, gamme au niveau de laquelle les modèles « linéaire » et « bêta » sont proches (Figure 52 et Figure 54). Le décalage des gammes de températures vers des températures plus élevées sur les périodes 2020-2050 et 2070-2100 engendre **une accentuation des différences de températures efficaces entre les versions « linéaire » et « bêta » intégrées au pas de temps journalier** (Figure 68). Avec une température optimale de développement plus basse, cette accentuation est d'autant plus importante pour la fétuque (jusqu'à 4°C de différence en 2070-2100 en climat méditerranéen).

Cependant, **l'effet d'une modification du formalisme de réponse à la température sur le cumul de degrés jours devient importante dès le scénario climatique actuel lorsque le pas de temps est horaire** dans le cas de la fétuque ($T_{\min}$ et T_{opt} plus basses ; différence estivale entre le modèle « linéaire » et « bêta horaire » allant jusqu'à 5°C en climat actuel). Lors-

que la température maximale journalière est supérieure à l'optimum, l'indice de développement et de croissance moyen journalier calculé à partir de la température moyenne journalière est plus élevé que celui calculé à partir de la moyenne des effets horaires de la température (Figure 48 – Porter et Semenov, 2005 ; Southworth et al., 2000). Ainsi, le passage au pas de temps horaire appliqué à la fonction « bêta » a tendance à accentuer l'effet de températures élevées par rapport au pas de temps journalier. Le décalage des gammes de températures vers des températures plus élevées sur les périodes 2020-2050 et 2070-2100 engendre **une accentuation des différences entre les versions « linéaire » et « bêta horaire »**. Cette différence accrue durant la saison estivale s'explique par une différence plus importante entre la courbe de réponse à la température du modèle « linéaire » et celle du modèle « bêta » à partir des températures optimales de croissance et de développement (forte surestimation du modèle linéaire entre 24 et 32°C pour la luzerne, forte sous-estimation entre 27 et 36°C pour la fétuque ; Figure 68). L'utilisation d'un **pas de temps adapté à la fonction de réponse** à la température (ou inversement, d'un reparamétrage tenant compte des effets induits par le pas de temps d'intégration) est donc primordial (Southworth et al., 2000 ; Schär et al., 2004 ; Porter et Semenov, 2005) et ce dès le scénario climatique actuel (pour les espèces ayant une température optimale de développement basse) et dès les scénarios climatiques futurs (pour les espèces ayant une température optimale de développement élevée).

Les différences de températures efficaces prédites entre modèle sont **fortement dépendantes du paramétrage de courbe de réponse à la température** (linéaire ou bêta). Le choix d'un paramétrage des températures cardinales de la courbe linéaire proche de celui obtenus par expérimentation pour la courbe bêta a abouti à des effets du changement du formalisme de réponse à la température faibles. Notre étude suggère au total qu'un paramétrage cohérent des réponses des plantes (paramètre/pas de temps) est sans doute plus important à considérer que le choix fin d'un formalisme particulier de réponse non-linéaire.

Une **calibration de chaque version du modèle n'a pas été effectuée** dans cette étude, en partie du fait du manque de données observées au champ dans les gammes de température non linéaires. Nos résultats suggèrent que dès les conditions actuelles placent déjà les espèces dans des gammes de températures à effets non linéaires. L'ajout d'observations **en conditions pédoclimatiques méditerranéennes** à la base de données de calibration devrait apporter une diversification importante des conditions thermiques et hydriques et aider à améliorer la calibration du modèle pour des conditions futures (Tableau 8).

3—Cependant peu de répercussions sur les prédictions de production fourragères par les différents modèles testés

Alors que les différences de températures efficaces cumulées par les différents modèles testés sont importantes, on n'observe que **très peu de différences dans la production de matière sèche** quel que soit l'espèce, le climat ou le scénario climatique. C'est paradoxalement au printemps et en été, alors que les différences de températures efficaces entre modèles sont maximales, qu'aucune différence de production de matière sèche n'est observée, même pour des scénarios climatiques futurs. En condition non irriguées, l'indice de stress hydrique

(compris entre 0 et 1 et multiplié à une fonction potentielle de croissance), très bas à cette période notamment pour des scénarios climatiques futurs (Figure 65), **réduit fortement les écarts de croissance foliaire et donc de croissance en biomasse entre les modèles**. Pour s'affranchir du stress hydrique, les simulations effectuées en condition irriguées montrent des différences de LAI allant jusqu'à $0.75 \text{ m}^2.\text{m}^{-2}$ (Figure 66). Cependant, tout comme en condition non irriguées, aucune différence n'est observée dans le cumul de matière sèche. Le rayonnement intercepté par l'appareil photosynthétique actif suit une loi de Beer Lambert à plateau en fonction du LAI. Une **rapide saturation du rayonnement intercepté** est constatée dès un LAI d'environ $2 \text{ m}^2.\text{m}^{-2}$ pour la luzerne et de 3 pour la fétuque (Figure 39). Seule une faible différence de production journalière est observée lors de la pousse de printemps (février et mars) ou après une coupe lorsque le LAI est bas. Ces différences ont cependant des conséquences limitées sur le cumul de matière sèche (Figure 61 et Figure 62). En conclusion, **il y a peu d'effets d'une modification du formalisme de réponse à la température, ni du formalisme d'intégration de cette réponse (horaire/journalier) sur la production fourragère quel que soit le scénario climatique ou le climat**. A la différence de nombreuses études sur les cultures annuelles attestant d'une diminution du rendement en climat futur, notamment due à une forte sensibilité de la phase reproductive durant la mise en place des composante du rendement (Teixeira et al., 2013 ; Challinor et al., 2005 ; Deryng et al. 2014 ; Rezaci et al., 2015 ; Webber et al., 2015), les composantes du rendement fourrager sont peu altérées. Le rendement d'une prairie s'apprécie par la biomasse aérienne totale produite, essentiellement en phase végétative de croissance, évitant ainsi les phases sensibles de mise en place du nombre de grains et de remplissage sensibles chez les annuelles.



Coup de foudre sous multicellulaire peu organisé

Vierge de Monton, Puy de Dôme, 18 juillet 2015

D

iscussion générale



Mon objectif n'est pas de construire la société de demain, c'est de montrer qu'elle ne doit pas ressembler à celle d'aujourd'hui.



Albert Jacquard (1925-2013)
Chercheur et essayiste français

I — Bilan

La thèse avait pour objectif général d'approfondir la compréhension de la réponse des espèces herbacées pérennes à une large gamme de températures de croissance et d'évaluer dans quelle mesure l'introduction de telles réponses dans un modèle de prairie pouvait contribuer à améliorer les projections effectuées pour des climats futurs. Deux espèces fourragères pérennes (luzerne et fétuque élevée), jusqu'ici moins bien caractérisées (Brown et al., 2005) que la plupart des espèces annuelles de grande culture (Porter et Semenov, 2005 ; Luo, 2011 ; Parent et Tardieu, 2012), ont fait l'objet de ce travail. Une démarche expérimentale nous a permis d'investiguer en conditions contrôlées les effets de la température sur le développement, la croissance et l'assimilation nette des deux espèces pour des génotypes d'origine géographiques contrastées en phase végétative (Chapitres 2 et 3). La réponse de processus de la phase hétérotrophe de croissance, issu de la thèse de Ahmed (2015), ont également été intégrés à cette l'étude. Enfin, un volet de travail complémentaire de modélisation, basé sur le modèle de culture STICS, a été réalisé. L'évaluation de la sensibilité du modèle au paramétrage des fonctions de réponse à la température et la hiérarchisation des paramètres de réponse a été réalisée dans un premier temps pour des conditions thermiques contrastées (Chapitre 4). L'impact d'amélioration de la prise en compte des réponses sur une large gamme de température a ensuite été quantifiée pour des cultures fourragères simulées avec STICS (Chapitre 5). Les conclusions tirées de ces travaux font ressortir un certain nombre d'acquis listés ci-dessous.

1—Conclusion 1 : Une variabilité intra-spécifique des réponses à la température limitée

Parmi les connaissances principales apportées par la thèse, nous avons confirmé **l'existence d'une hiérarchie forte entre les niveaux de variabilité génétique inter- et intra-spécifique de la réponse à la température** (chapitre 2). Rejoignant des travaux précédents (Parent et Tardieu, 2012 ; Durr et al., 2015) des différences spécifiques fortes entre espèces ont été confirmées. Avec une température optimale autour de 28-29°C, la luzerne est mieux adaptée aux températures élevées que la fétuque (26-27°C), confirmant de précédentes valeurs de la littérature (Wolf et al., 1979 ; Moot et al., 2011). A l'inverse, avec des température minimales nettement inférieures, la fétuque s'avèrent mieux adaptée aux contre-saisons. Les différences intra-spécifiques de réponse à la température de la croissance et du développement n'étaient jusqu'à présent pas renseignées chez ces espèces. **Les résultats de la thèse n'ont pas permis de mettre en évidence une variabilité intra-spécifique de la réponse à la température pour les processus de croissance et de développement.** Ce résultat étend aux espèces herbacées pérennes de précédentes observations, obtenues par le biais de méta-analyses sur des annuelles issues de lignées tempérées et tropicales (Parent et al., 2010 ; Parent et Tardieu, 2012). De même, concernant la variabilité génétique de la réponse de la photosynthèse à la température, peu de différences ont pu être relevées entre les génotypes de luzerne d'origines méditerranéennes et tempérées étudiés (chapitre 3). **Aucune différence n'a été observée ni dans les**

réponses instantanées entre 5 et 35°C, ni dans l'acclimatation de l'optimum thermique de la photosynthèse à la température de croissance. Cette absence de variabilité de la réponse à la température pourrait être une des conséquences d'une **uniformisation due à la sélection variétale** (Parent et Tardieu, 2012). Nos résultats ne confirment ainsi pas l'hypothèse émise par Cooper (1964) s'appuyant sur des différences de réponses à la température pour expliquer les **différences en terme de saisonnalité de production** des variétés d'origines méditerranéennes et tempérées (Volaire and Norton, 2006; Norton et al., 2006 ; Gastal et al., 2015). Notre étude s'étant limitée à l'étude de processus en **phase végétative**, elle n'intègre pas d'éventuelles différences de durée de phase phénologiques entre génotypes (Cooper et McWilliam, 1966 ; Groves, 1975 ; Aronson et al., 1992) et/ou d'évolution de la réponse à la température après l'**induction florale** (Peacock, 1975; Parsons and Robson, 1980 ; Gastal et al., 1992). Le **rôle de la photopériode** dans ces différences saisonnières de production serait à préciser, d'autant plus qu'elle détermine, au même titre que la température, la durée de la phase végétative (Ellis et al., 1992 ; Cookson et al., 2007).

Des différences intra-spécifiques ont toutefois été constatées aux températures élevées (>35°C) pour la photosynthèse, en lien avec la vitesse maximum de carboxylation de la Rubisco. Les génotypes d'origines méditerranéennes se sont montrés plus sensibles aux températures élevées que ce soit après une croissance continue à température élevée (effet « bleaching » plus marqué après une croissance à 35°C) ou lors de mesures transitoires à température élevée après une croissance à température inférieure à 30°C. Une désactivation réversible de la Rubisco (Salvucci and Crafts-Brandner, 2004; Yamori et al., 2012) est suggérée par nos analyses aux hautes températures, pouvant résulter d'une réduction de l'activité de la Rubisco activase (Kurek et al., 2007; Sage et al., 2008; Kumar et al., 2009). Cette différence de sensibilité des systèmes photosynthétiques aux stress thermiques chauds n'explique à priori pas à elle seule la baisse de production estivale des génotypes d'origines méditerranéennes. Les différences au champs en conditions naturelles entre génotypes d'origines contrastées ont en effet été observée à des températures beaucoup plus basses (Volaire and Norton, 2006; Norton et al., 2006 ; Gastal et al., 2015).

2—Conclusion 2 : Une variabilité des réponses entre processus confirmée et mieux caractérisée

Nous avons également montré que, malgré l'existence d'une **variabilité de la réponse à la température selon les processus physiologiques en phase végétative**, les **différences restaient faibles pour beaucoup d'entre eux (développement, croissance foliaire, croissance des racines)**. Par contre, une **dualité des réponses à la température** a été mise en évidence entre, d'une part, la croissance de la tige / entre-nœuds / coléoptile (fenêtres de croissance $T_{\min}$ - $T_{\max}$ restreintes) et, d'autre part, la croissance des premiers organes (racine) et la croissance et le développement foliaire (fenêtres de croissance $T_{\min}$ - $T_{\max}$ plus larges). Nos résultats ne supportent donc pas l'hypothèse d'une coordination des réponses intégrées à la température (chez le maïs – Warrington et Kanemasu, 1983 ; Ben Haj Salah, 1995 ; chez le kiwi – Streck, 2003 ; pour plusieurs annuelles – Parent et Tardieu, 2012), les réponses de certains processus de croissance / développement se distinguant particulièrement aux températures ex-

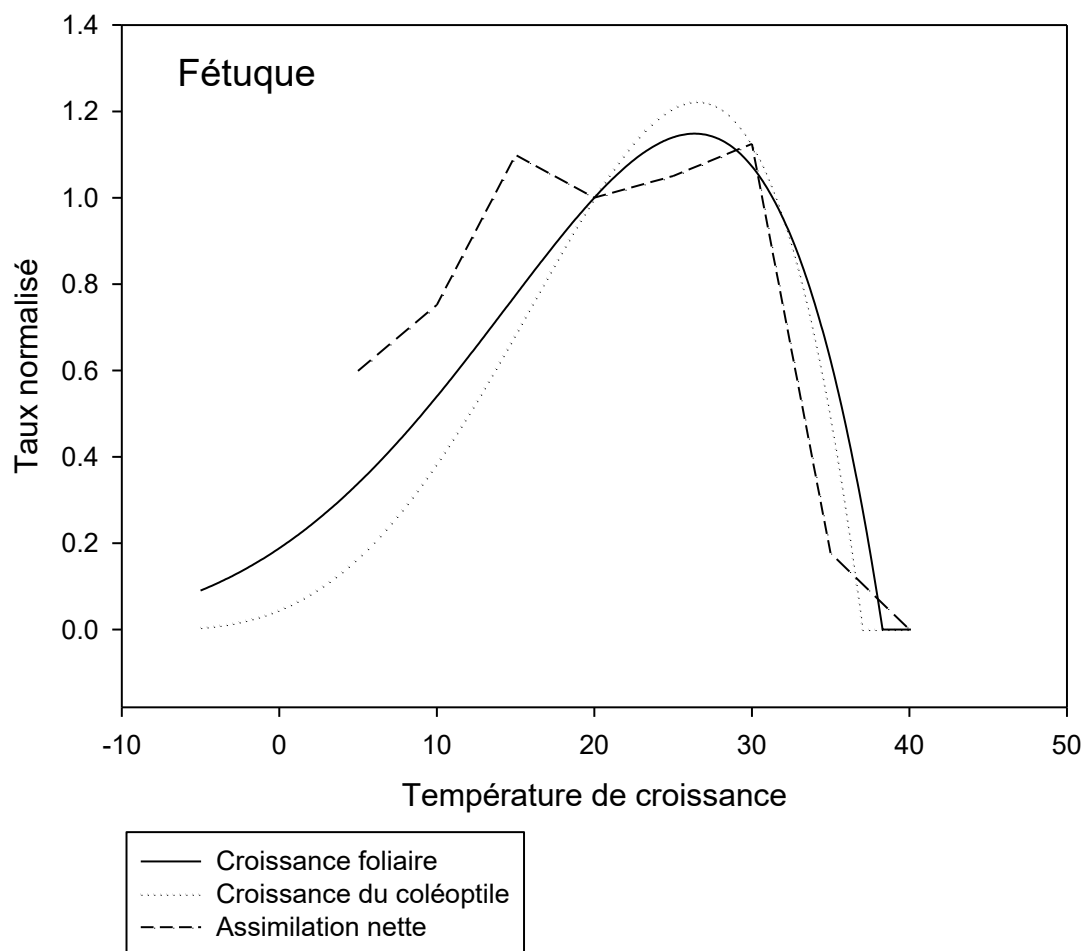
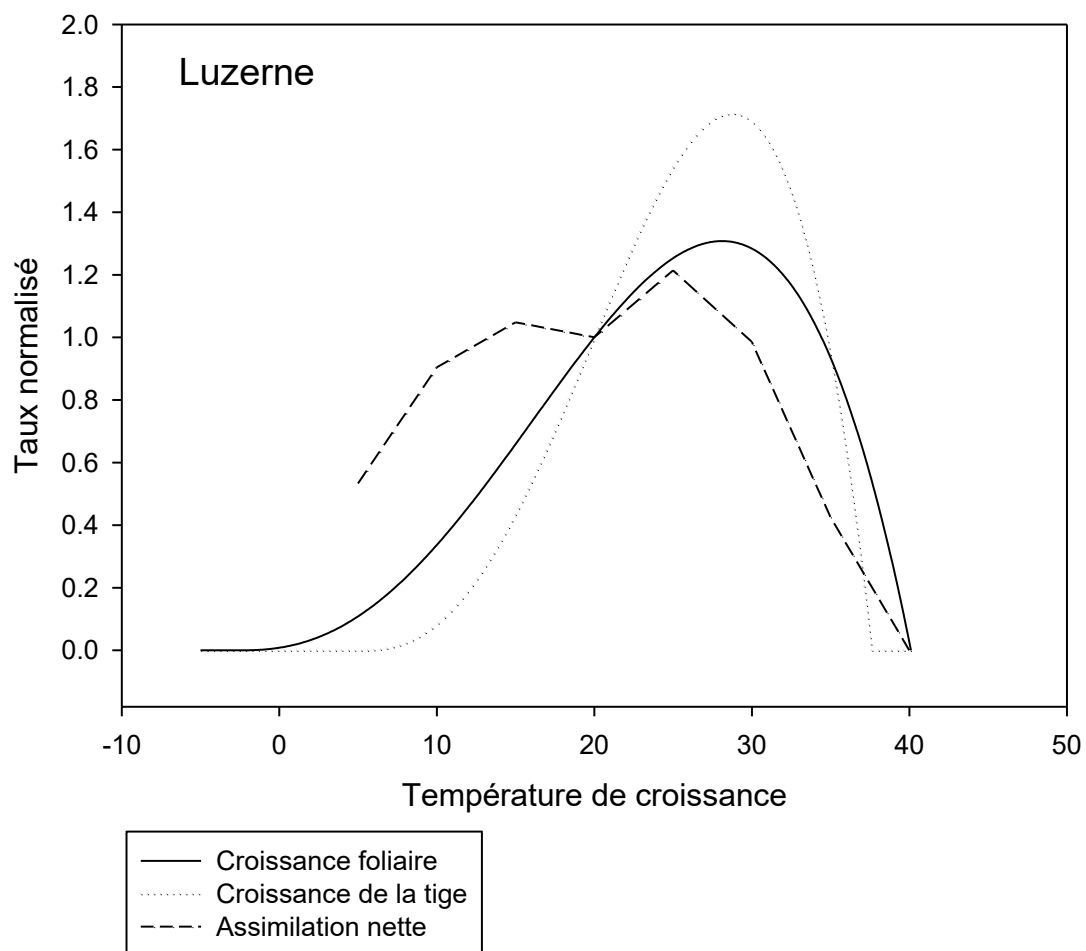


Figure 69—Superposition des réponses normalisées à 20°C de la croissance foliaire, de la croissance de la tige et de l'assimilation pour les populations Harpe et Barméd de luzerne (haut) ; de la croissance foliaire, de la croissance du coléoptile et de l'assimilation nette pour les populations Soni et Centurion de fétuque (bas).

trêmes ($T_{\min}$ en particulier chez la luzerne).

Ces résultats, sans remettre en cause l'intérêt des **méta-analyses** pour déterminer les optimums thermiques de réponse à la température (Parent et Tardieu, 2012 ; Sanchez et al., 2014 ; Dürr et al., 2015), appellent toutefois à une vigilance particulière dans la sélection des données pour établir des réponses sur une gamme large de températures. L'agrégation de données normalisées pour établir une réponse du développement par exemple, devrait éviter d'inclure des observations de croissance de tige, sous peine d'affecter fortement la valeur du paramètre $T_{\min}$, particulièrement sensible. Ces conclusions rejoignent de nombreuses études soulignant les différences de sensibilités entre processus aux températures extrêmes comme par exemple la sensibilité de processus impliqués dans la mise en place de composantes du rendement chez les annuelles (Rezaei et al., 2015) ou la sensibilité des racines aux températures élevées et son rôle dans la réduction de la croissance aérienne (chez le blé, Kuroyanagi and Paulsen, 1988 ; chez les haricots, Udomprasert et al., 1995 ; chez le maïs, Caers et al., 1985) en témoignent les évolutions d'allocation entre la partie aérienne et souterraine observées chez la fétuque élevée suivant une modification des conditions thermiques (Prud'Homme et al., 1993).

Nos résultats confirment également qu'il existe de fortes différences de réponses entre les processus de croissance/développement et celui de la photosynthèse (Körner, 2006). Du fait d'une forte acclimatation, **la réponse de l'assimilation nette à la température de croissance est beaucoup moins accentuée (Figure 69). Le maintien d'une assimilation nette élevée a été observé sur une gamme de température allant de 10 à 30°C.** La courbe de l'assimilation nette donc beaucoup plus aplatie que celles relatives à la croissance et au développement.

Une **modification du partitionnement de l'azote** au sein des différentes voies de la photosynthèse, à l'origine une **évolution du point de co-limitation** de l'assimilation nette par la voie de carboxylation ou celle de la régénération du RuPB (Onoda et al., 2005; Yamori et al., 2010), a été mise en cause dans ce décalage de l'optimum. Cette capacité d'acclimatation, déjà explorée pour de nombreuses espèces en C_3 (héliotrope de Curaçao - Mooney, 1980; huit herbacées pérennes - Bunce, 2000; blé - Yamasaki et al., 2002; épinard - Yamori et al., 2005), est remarquable pour la luzerne puisqu'elle couvre l'ensemble de la gamme définie par Yamori et al. (2014) pour les espèces en C_3 . Cette plasticité peut être mise en parallèle avec la vaste gamme de températures aux quelles font face les espèces herbacées comme la luzerne tout au long de l'année, en leur différentes zones géographiques de culture. Des stress **thermiques irréversibles endommageant l'appareil photosynthétique** aux températures de croissance extrêmes (photo-inhibition aux basses températures – Jones et Kok, 1966 a, b ; « bleaching » aux températures élevées – Feierabend and Mikus, 1977; Dhir et al., 2011) expliquent la **chute du taux maximum de l'assimilation nette est observée à 5 et 35°C** pour les deux espèces (Figure 69).

3—Conclusion 3 : Un impact des températures supra-optimales sur le développement accru dans le futur

Les chapitres 2, 4 et 5 ont également permis de mettre en évidence l'évolution de la sensibilité des prédictions de cumul de températures efficaces selon les paramétrage et les conditions thermiques (climats actuels /futurs ; région tempérée / méditerranéenne). Sans surprise, nos

analyses montrent **une forte sensibilité aux paramètres de température minimale de développement sur l'ensemble des saisons et pour l'ensemble des scénarios climatiques** ce qui conforte de précédents travaux sur STICS (Ruget et al., 2002) et sur d'autres modèles de culture (Welch et al., 2010 ; Lui et al., 2014). Au-delà de ce constat, nos résultats mettent aussi en évidence l'importance que prend le paramétrage des températures optimales (et dans une moindre mesure maximales) en climat futur. L'exploration d'une nouvelle gamme de températures lors de scénarios climatiques futurs est à l'origine d'**une redistribution des sensibilités relatives depuis les paramètres de températures minimales vers ceux correspondant aux températures optimales du printemps à l'automne**. Ce résultat s'observe pour les deux espèces étudiées, mais s'exprime de façon plus prononcée chez la fétuque qui a un optimum de température plus bas. Il explique aussi le peu d'importance accordée jusqu'à présent aux effets des températures optimales et supra-optimales en climat tempéré actuel, et pourquoi la gamme souvent restreinte sur laquelle s'est opéré le paramétrage des réponses a jusque là fonctionné (5-25°C, Garcia-Huidobro et al., 1982; Covell et al., 1986; Ellis et al., 1986; Gastal et al., 1992 ; Luo, 2011). Dans le futur toutefois, une bonne prédiction de l'avancée des stades phénologiques nécessitera une bonne caractérisation des températures optimales.

4—Conclusion 4 : Le choix de formalismes de réponse à la température cohérents est primordial

L'analyse d'impact des formalismes de réponse à la température (chapitre 5) a souligné **l'importance d'un pas de temps horaire** dans le calcul des effets sur le développement lorsque les températures sont proches du minimum ou de l'optimum de croissance / développement. Plus que la forme de la réponse (bilinéaire ou bêta), c'est bien le pas d'intégration qui compte pour capter l'effet des températures extrêmes. L'évolution des sensibilités des températures optimales suggèrent qu'il sera **nécessaire d'accorder plus d'importance à un calage précis des paramètres** de températures optimales pour des climats plus chauds (Southworth et al., 2000 ; Challinor et al., 2005; Challinor et al., 2006 ; Zhang et al., 2008). Des paramétrages équivalents semblent cependant pouvoir être trouvés avec différentes formes de réponses non linéaires. L'avantage de modèles de type bêta pourrait être évalué pour les périodes hivernales. **L'adaptation du pas de temps d'intégration** sera en revanche cruciale quelles que soit la forme des réponses (Southworth et al., 2000 ; Schär et al., 2004 ; Porter et Semenov, 2005).

De la même façon, compte tenu de l'importance du phénomène d'acclimatation des réponses à la température de la photosynthèse (Chapitre 3), il semble **difficilement tenable de ne considérer qu'une unique réponse à la température indépendante des conditions de croissance pour les modèles de photosynthèse foliaire** utilisés pour des espèces herbacées pérennes (type Farquhar, e.g. PaSim). L'hypothèse d'une acclimatation totale n'apparaît pas si fausse, même si elle n'est probablement pas généralisable à toutes les espèces (Yamori et al., 2011). Ainsi, l'hypothèse d'une croissance en biomasse indépendant de la température sur une large gamme (correspondant à un plateau de non réponse et une R.U.E. constante) semble cohérente avec l'acclimatation de l'assimilation nette observée chez la luzerne. En conséquence, un large plateau de conditions thermiques non stressantes pour la croissance en biomasse a été

conservé dans le modèle STICS.

5—Conclusion 5 : Des effets directs probablement limités sur le rendement fourrager

Contrairement aux effets sur le cumul de temps thermique et l'avancée de la phénologie, la modification du formalisme de réponse à la température n'a eu que très peu de conséquences sur les prédictions de surface foliaire et de production de matière sèche pour des scénarios climatiques futurs. L'effet majoritaire d'autres stress conjoints (stress hydrique) durant les périodes de stress thermique, et une **rapide saturation du rayonnement intercepté**, ont réduit considérablement les écarts de croissance foliaire et d'accumulation de biomasse entre les modèles testés. **L'utilisation répandue du modèle linéaire, simple et peu contraignant, semble donc sans conséquence pour des climats méditerranéens et tempérés actuels mais également futurs** pour des études de productions de biomasse prairiale. Pourtant, de nombreuses études sur les annuelles prédisent une diminution du rendement en climat futur, notamment due à une forte sensibilité aux épisodes de chaleur à certain stades clés du développement reproducteur, phase déterminante dans l'élaboration du rendement en grains (Teixeira et al., 2013 ; Challinor et al., 2005 ; Deryng et al. 2014 ; Rezaei et al., 2015 ; Webber et al., 2015). **A la différence des annuelles, le rendement d'une prairie s'apprécie par la biomasse aérienne récoltée, évitant ainsi les phases sensibles de mise en place du nombre de grains et de leur remplissage.**

Il est à noter que **le choix d'un paramétrage des températures cardinales proches entre les modèles linéaire et bêta a pu atténuer les conséquences du changement du formalisme.** La prise en compte d'une température maximale de 30°C (au lieu de 40°C ici), initialement paramétrée dans STICS pour la luzerne (modèle linéaire), aurait considérablement accentué les différences entre modèles. Notre étude ne prend également pas en compte la possibilité d'adaptation des pratiques des agriculteurs (travaux agricoles à dates fixes). Une multiplication des coupes au printemps dans un climat chaud pourrait jouer sur l'effet de saturation de rayonnement intercepté. De plus, les modèles climatiques actuels ne permettent pas de prévoir de façon fiable les épisodes extrêmes tels que les canicules ou la répartition spatiale et temporelle des pluies estivales. Il est envisageable de penser qu'elles auront un impact non négligeable sur la mortalité des prairies, due aux effets combinés des températures élevées et des sécheresses (Brisson et Levraut, 2010). La prise en compte de la **diminution de la vitesse de croissance racinaire aux températures très élevées** pourrait également avoir un impact significatif sur la reprise de la croissance végétative en automne après une canicule estivale prolongée.

II — Perspectives de recherche

Jusque-là peu explorée pour les espèces prairiales pérennes, la thèse a permis de caractériser la réponse à la température sur une large gamme de multiples processus relatifs au développement, à la croissance et à l'assimilation nette de la luzerne et de la fétuque. Cependant, en déconvoluant les effets des stress thermiques et hydriques, notre approche ne traite pas des conséquences de **combinaisons de stress** auxquels sont régulièrement exposées les plantes en champs (Rizhsky et al., 2004 ; Mittler et Blumwald, 2010 ; Atkinson et Urwin, 2012). Les efforts de recherche se sont jusqu'à présent majoritairement orientés vers l'étude spécifique d'un stress indépendamment des interactions possibles avec d'autres stress (Alexieva et al., 2003 ; Atkinson et Urwin, 2012). L'introduction d'un gradient de conditions hydriques ou la conduite d'une expérimentation similaire à celle de la thèse en condition hydrique limitante en chambre de culture permettrait de **combinaisons de stress** auxquels sont régulièrement exposées les plantes en champs (Rizhsky et al., 2004 ; Mittler et Blumwald, 2010 ; Atkinson et Urwin, 2012). De nombreux auteurs suggèrent que l'effet d'une combinaison des stress ne peut être prédite par l'étude de chaque stress pris séparément (Rizhsky et al., 2004 ; Mittler et Blumwald, 2010 ; Atkinson et Urwin, 2012). En activant une réponse génétique spécifique et unique (Atkinson et Urwin, 2012), chaque combinaison de stress doit être traitée comme un nouveau stress (Mittler, 2006). La conjonction d'un stress hydrique et thermique peut en particulier causer des dégâts disproportionnés comparés à l'impact de chaque stress séparément (Keles and Oncel, 2002; Rizhsky et al., 2002; Mittler, 2006; Barnabas et al., 2008). L'équilibre entre l'ouverture de stomates pour diminuer la température de la feuille et la perte d'eau par transpiration lors d'une exposition à des températures élevées sans apport d'eau est un exemple parlant (Rizhsky et al., 2004). Les interactions entre stress peuvent également être bénéfiques comme par exemple l'exposition à un manque d'eau permet d'augmenter la résistance au froid chez les agrumes (Yelenovsy 1979a, b), le blé (Cloutier and Siminovitch 1982; Willemot and Pelletier 1979) ou le seigle (Siminovitch and Cloutier 1982). Bien que faible chez les espèces en C₄ (Kim et al., 2007), les connaissances sur l'interaction entre les effets de la température et du CO₂ sont également à approfondir chez les espèces en C₃. La baisse de la conductance stomatique et de la transpiration à des niveaux élevés en CO₂ pourraient contribuer à l'augmentation de la température foliaire (Bunce, 2004 ; Siebke et al., 2002 ; Kim et al., 2007) et donc à accentuer les effets de stress thermiques en scénario climatique futur. D'autre part, les formalismes de fertilisation par de hautes concentrations en CO₂ implémentés dans les modèles actuels sont pour la plupart obsolètes (Long et al., 2006). Des études impliquées dans le programme FACE (« Free-air concentration enrichment ») ont récemment permis de conduire des cultures en champs avec une forte concentration en CO₂. Les premiers résultats montrent un effet de compensation des stress hydrique et thermique du changement climatique par le CO₂ deux fois moins importants qu'initialement suggéré (Long et al., 2006 ; Roy et al., 2013). Avec le changement climatique en cours, de nouvelles combinaisons de stress biotiques ou abiotiques sont susceptibles de se produire (notamment thermiques, hydriques et fertilisation en CO₂). La prise en compte des interactions entre stress dans les modèles de culture trouve donc encore plus son intérêt. Cependant, **les possibilités**

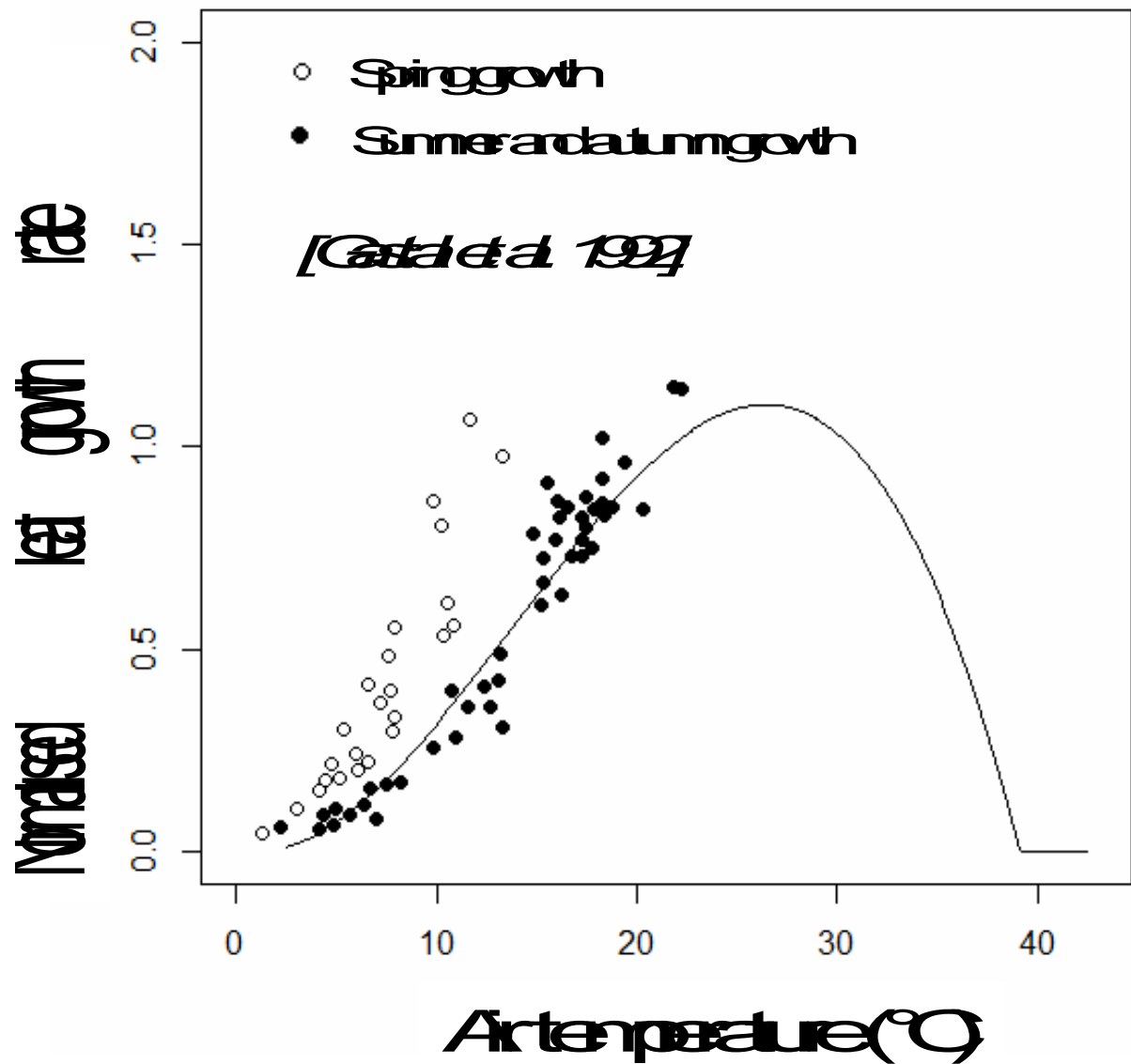


Figure 70—La courbe de réponse à la température de la croissance foliaire caractérisée dans le cadre de la thèse (trait noir) est cohérente les observations en champs de Gastal et al. (1992) (Figure 20) pour les repousses d'été et d'automne.

d'interaction de différents stress ne sont pas encore suffisamment prises en compte dans le modèle STICS (Brisson et al., 2008) et, plus généralement, dans beaucoup de modèles de culture (Atkinson et Urwin, 2012). Toujours concernant les stress, bien que les effets de température gélives soient généralement implémentés, **les effets non réversibles des températures extrêmes** (« heat stress »), couplés ou non avec d'autres stress, ne sont également peu ou pas pris dans le modèle de culture (Moriondo et al., 2011 ; Eitzinger et al., 2013 ; Rezaei et al., 2015). Par exemple, les formalismes liés à la **mortalité estivale** des espèces prairiales restent à améliorer et valider dans le modèle STICS (Ruget et al., 2009). Leurs implémentations pourraient avoir des conséquences non négligeables sur le rendement lors d'études enchaînant plusieurs années de simulations. Le stress thermique peut également être à l'origine d'**effets « bleaching »** dont les causes sont encore méconnues (Williams et al., 1986 ; Dhir and Harkess, 2011), bien que rarement observés en champs du fait de conditions hydriques généralement limitantes lors d'épisodes caniculaires. Les effets de « heat stress » sont également importants pour les cultures annuelles lors de la mise en place des composantes du rendement lors de la floraison (nombre d'épi, nombre de grain, remplissage etc. ; Rezaei et al., 2015).

De nouvelles expérimentations sont également à envisager pour caractériser la **réponse de la respiration**, connue pour sa forte capacité d'acclimatation chez les annuelles (Atkin, 2003 ; Noguchi et al., 2015), pour caractériser la **réponse de la fixation** de l'azote atmosphérique, où de fortes disparités entre modèles existent (Liu et al., 2011), pour déterminer le rôle de la photopériode dans les durées de stades phénologiques (Ellis et al., 1992 ; Cookson et al., 2007) ou pour préciser l'évolution de la réponse à la température à la suite de l'induction florale (Peacock, 1975 ; Parsons and Robson, 1980 ; Gastal et al., 1992 ; Figure 70). La durée allant de la germination à la floraison pourrait ainsi être caractérisée, pour des génotypes d'origines climatiques contrastées et sous divers régimes de température, par une expérimentation plus longue que celle entreprise dans le cadre de la thèse. Les réponses de croissance et de développement après floraison pourront également être déterminées et comparées à la fois entre génotypes ou avec la phase végétative.

Pour finir, la thèse a permis de confirmer la forte capacité d'acclimatation de l'assimilation nette. Le modèle STICS, étant basé sur une approche de type RUE, permet d'introduire de façon aisée une certaine indépendance à la température grâce à un large plateau de conditions thermique non stressant. L'introduction de l'acclimatation à la température pour des modèles plus mécanistes, basée sur un pas de temps court à l'échelle de la feuille et généralement dérivé sur modèle de Farquhar (1980), est plus complexe. Elle suppose une mise en mémoire de la température de croissance de chaque feuille afin de moduler les courbes de réponse à la température des différentes voies impliquées dans l'assimilation du carbone. Ces réponses à la température sont, pour le moment, proposées comme non dépendantes de la température de croissance (Bernacchi et al., 2001). L'introduction de formalismes relevant de l'acclimatation à la température de croissance est par conséquent nécessaire pour les modèles dérivés de Farquhar (1980) et pourrait avoir des conséquences importantes sur les simulations d'impact du changement climatique.



Coup de foudre bifide ramifié proche.

Mansle, Charente, 05 juillet 2015

Références bibliographiques



Mon objectif n'est pas de construire la société de demain, c'est de montrer qu'elle ne doit pas ressembler à celle d'aujourd'hui.



Albert Jacquard (1925-2013)
Chercheur et essayiste français

- Agreste. 2015a.** Glossaire. <http://agreste.agriculture.gouv.fr/definitions/glossaire/article/192> (Page consultée le 10/02/2016).
- Agreste. 2015b.** Grandes cultures, fourrages, prairies. <http://agreste.agriculture.gouv.fr/thematiques-872/productions-vegetales-874/grandes-cultures-fourrages-875/> (Page consultée le 10/02/2016)
- Ahmed L. 2015.** Analysis of inter- and -intra specific variability of five pasture species in response to temperature during germination and initial heterotrophic growth. PhD thesis, University of Poitiers, France.
- Akaike H. 1987.** Factor analysis and AIC. *Psychometrika* **52**, 317–332.
- Alexieva V, Ivanov S, Sergiev I, Karanov E. 2003.** Interaction between stresses. *Bulg J Plant Physiol* **29**, 1–17.
- Allirand JM. 1998.** Modelisation morphologique de la croissance de la luzerne (*Medicago sativa* L.) en fonction de la temperature. PhD thesis, University of Paris-Sud, Orsay, France.
- Allmaras RR, Burrows WC, Larson WE. 1964.** Early Growth of Corn as Affected by Soil Temperature. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **28**, 271–275.
- Almeida JF, Hartwig UA, Frehner M, Nösberger J, Lüscher A. 2000.** Evidence that P deficiency induces N feedback regulation of symbiotic N₂ fixation in white clover (*Trifolium repens* L.). *J. Exp. Bot.* **51**, 1289–1297.
- Altieri MA. 2002.** Agroecology: the science of natural resource management for poor farmers in marginal environments. *Agric. Ecosyst. Environ.* **93**, 1–24.
- Analytis S. 1977.** Über die Relation zwischen biologischer Entwicklung und Temperatur bei phytopathogenen Pilzen. *J. Phytopathol.* **90**, 64–76.
- Annicchiarico P, Pecetti L, Abdelguerfi A, Bouzerzour H, Kallida R, Porqueddu C, Simões NM, Volaire F. 2013.** Optimal forage grass germplasm for drought-prone Mediterranean environments. *Field Crops Research* **148**, 9–14.
- Antolín MC, Hekneby M, Sánchez-Díaz M. 2005.** Contrasting responses of photosynthesis at low temperatures in different annual legume species. *Photosynthetica* **43**: 65–74.
- Aronson, J, Kigel J, Shmida A, Klein J. 1992.** Adaptive phenology of desert and mediterranean populations of annual plants grown with and without water stress. *Oecologia* **89**, 17–26.
- Arrhenius S. 1967.** Paper 2 - on the reaction velocity of the inversion of cane sugar by acids, in: Laidler, M.H.B.J. (Ed.), *Selected Readings in Chemical Kinetics*. Pergamon. 31–35.
- Atkin OK, Scheurwater I, Pons TL. 2006.** High thermal acclimation potential of both photosynthesis and respiration in two lowland *Plantago* species in contrast to an alpine congeneric. *Global Change Biology* **12**, 500–515.
- Atkin OK, Edwards EJ, Loveys BR. 2000.** Response of root respiration to changes in temperature and its relevance to global warming. *New Phytol.* **147**, 141–154.
- Atkin OK, Tjoelker MG. 2003.** Thermal acclimation and the dynamic response of plant respi-

ration to temperature. *Trends Plant Sci.* **8**, 343–351.

- Atkinson NJ, Urwin PE. 2012.** The interaction of plant biotic and abiotic stresses: from genes to the field. *J. Exp. Bot.* **63**, 3523–3543.
- Atwell BJ, Kriedemann PE, Turnbull CGN. 1999.** *Plants in Action: Adaptation in Nature, Performance in Cultivation.* Macmillan Education AU.
- Avia K. 2008.** Colocalisation de gènes candidats positionnels avec des QTL de la tolérance au gel chez *Medicago truncatula*. Compiègne.
- Baldissera TC, Frak E, de Faccio Carvalho PC, Louarn G. 2014.** Plant development controls leaf area expansion in alfalfa plants competing for light. *Annals of botany* **113**(1), 145–157.
- Barnabás B, Jäger K, Fehér A. 2008.** The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. *Plant Cell Environ.* **31**, 11–38.
- Bassu S, Brisson N, Durand J-L, Boote K, Lizaso J, Jones JW, Rosenzweig C, Ruane AC, Adam M, Baron C, Basso B, Biernath C, Boogaard H, Conijn S, Corbeels M, Deryng D, De Sanctis G, Gayler S, Grassini P, Hatfield J, Hoek S, Izaurralde C, Jongschaap R, Kemanian AR, Kersebaum KC, Kim S-H, Kumar NS, Makowski D, Müller C, Nendel C, Priesack E, Pravia MV, Sau F, Shcherbak I, Tao F, Teixeira E, Timlin D, Waha K 2014.** How do various maize crop models vary in their responses to climate change factors? *Glob. Change Biol.* **20**, 2301–2320.
- Bazzaz FA. 1996.** *Carbon Dioxide, Populations, and Communities.* Academic Press.
- Beaudoin N, Armas-Herrera C, Le Bas C, Buis S, Garcia De Cortazar Atauri I, Ruget F, Ripoche D, Launay M. 2015.** Création de IDE-STICS (base de données intercontinentale pour l'évaluation de STICS). In: Xe séminaire des utilisateurs et concepteurs du modèle STICS - 1^{er} séminaire du réseau scientifique STICS p. 57–58.
- Bélanger G, Gastal F, Gilles L. 1992.** Growth analysis of a Tall Fescue sward fertilized with different rates of nitrogen. *Crop Science* **32**.
- Ben-Haj-Salah H, Tardieu F. 1995.** Temperature affects expansion rate of maize leaves without change in spatial distribution of cell length (analysis of the coordination between cell division and cell expansion). *Plant Physiology* **109**, 861–870.
- Bernacchi CJ, Singsaas EL, Pimentel C, Portis Jr AR, Long SP. 2001.** Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis. *Plant, Cell & Environment* **24**: 253–259.
- Bernacchi CJ, Pimentel C, Long SP. 2003.** In vivo temperature response functions of parameters required to model RuBP-limited photosynthesis. *Plant, Cell and Environment* **26**:1419–1430.
- Berry J, Bjorkman O. 1980.** Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology* **31**: 491–543.
- Betts RA, Boucher O, Collins M, Cox PM, Falloon PD, Gedney N, Hemming DL, Huntingford C, Jones CD, Sexton DMH, Webb MJ. 2007.** Projected increase in con-

tinental runoff due to plant responses to increasing carbon dioxide. *Nature* **448**, 1037–1041.

- Bjorkman O, Mooney HA, Ehleringer J. 1975.** Photosynthetic responses of plants from habitats with contrasting thermal environments. *Carnegie Institution of Washington Yearbook* **74**: 743–748.
- Black AD, Moot DJ, Lucas RJ. 2006.** Development and growth characteristics of Caucasian and white clover seedlings, compared with perennial ryegrass. *Grass and Forage Science* **61**, 442–453.
- Blacklow WM. 1972.** Influence of temperature on germination and elongation of the radicle and shoot of corn (*Zea mays* L.). *Crop Sci.* **12**, 647–650.
- Bolton JL. 1962.** Alfalfa. Botany cultivation and utilization.
- Bonhomme R. 2000.** Bases and limits to using ‘degree.day’ units. *European Journal of Agronomy* **13**, 1–10.
- Boote KJ, Rybak MR, Scholberg JMS, Jones JW. 2012.** Improving the CROPGRO-Tomato Model for Predicting Growth and Yield Response to Temperature. *HortScience* **47**, 1038–1049.
- Briere J-F, Pracros P. 1998.** Comparison of temperature-dependent growth models with the development of *Lobesia botrana* (Lepidoptera: Tortricidae). *Environ. Entomol.* **27**, 94–101.
- Briere J-F, Pracros P, Le Roux A-Y, Pierre J-S. 1999.** A novel rate model of temperature-dependent development for arthropods. *Environ. Entomol.* **28**, 22–29.
- Brisson N, Launay M, Mary B, Beaudoin N. 2008.** Conceptual basis, formalisations and parametrization of the STICS crop model. Edition Quae, Versailles, France.
- Brisson N, Levrault F. 2010.** Climate change, agriculture and forests in France: simulations of the Impacts on the main species. The Green Book of the CLIMATOR project (2007–2010). ADEME.
- Brisson N, Marie L, Bruno M, Beaudoin N. 1998.** Conceptual basis, formalisations and parameterization of the STICS crop model. Edition Quae. Collection Update Sciences & technologies.
- Brown HE, Moot DJ, Teixeira EI. 2005.** The components of lucerne (*Medicago sativa*) leaf area index respond to temperature and photoperiod in a temperate environment. *European Journal of Agronomy* **23**, 348–358.
- Brussaard L, de Ruiter PC, Brown GG. 2007.** Soil biodiversity for agricultural sustainability. *Agric. Ecosyst. Environ.* **121**, 233–244.
- Buis S, Wallach D, Guillaume S, Varella H, Lecharpentier P, Launay M, Guérif M, Bergez J-E, Justes E. 2011.** The STICS Crop Model and Associated Software for Analysis, Parameterization, and Evaluation. *Methods Introd. Syst. Models Agric. Res. advances in agric.* 395–426.

- Bula RJ. 1972.** Morphological characteristics of alfalfa plants grown at several temperatures. *Crop Science* **12**: 683–686.
- Bulson HaJ, Snaydon RW, Stopes CE. 1997.** Effects of plant density on intercropped wheat and field beans in an organic farming system. *J. Agric. Sci.* **128**, 59–71.
- Bunce JA. 2000.** Acclimation of photosynthesis to temperature in eight cool and warm climate herbaceous C3 species: temperature dependence of parameters of a biochemical photosynthesis model. *Photosynthesis Research* **63**: 59–67.
- Bunce JA. 2004.** A comparison of the effects of carbon dioxide concentration and temperature on respiration, translocation and nitrate reduction in darkened soybean leaves. *Ann. Bot.* **93**, 665–669.
- Burholt DR, Hof JV. 1971.** Quantitative Thermal-Induced Changes in Growth and Cell Population Kinetics of Helianthus Roots. *Am. J. Bot.* **58**, 386–393.
- Burke JJ. 2001.** Identification of genetic diversity and mutations in higher plant acquired thermotolerance. *Physiologia Plantarum* **112**., 167-170.
- Buxton DR. 1996.** Quality-related characteristics of forages as influenced by plant environment and agronomic factors. *Animal Feed Science and Technology* **59**, 37–49.
- Caers M, Rudelsheim P, Onckelen HV, Horemans S. 1985.** Effect of Heat Stress on Photosynthetic Activity and Chloroplast Ultrastructure in Correlation with Endogenous Cytokinin Concentration in Maize Seedlings. *Plant Cell Physiol.* **26**, 47–52.
- Carberry PS, Muchow RC, Hammer GL. 1993.** Modelling genotypic and environmental control of leaf area dynamics in grain sorghum. II. Individual leaf level Field Crop Research. **33**, 311–328.
- Ceglar A, Črepinšek Z, Kajfež-Bogataj L, Pogačar T. 2011.** The simulation of phenological development in dynamic crop model: the Bayesian comparison of different methods. *Agricultural and Forest Meteorology*, **151**(1), 101-115.
- Challinor AJ, Wheeler TR, Craufurd PQ, Slingo JM. 2005.** Simulation of the impact of high temperature stress on annual crop yields. *Agricultural and Forest Meteorology* **135**, 180-189.
- Challinor AJ, Wheeler TR, Hemming D, Upadhyaya HD. 2009.** Ensemble yield simulations: crop and climate uncertainties, sensitivity to temperature and genotypic adaptation to climate change. *Climate Research* **38**, 117–127.
- Challinor AJ, Wheeler TR, Craufurd PQ, Ferro CAT, Stephenson DB. 2006.** Adaptation of crops to climate change through genotypic responses to mean and extreme temperatures. *Agric. Ecosyst. Environ.* **119**, 190–204.
- Chuine I, de Cortazar-Atauri IG, Kramer K, Hänninen H. 2013.** Plant Development Models, in: Schwartz, M.D. (Ed.), *Phenology: An Integrative Environmental Science*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 275–293.
- Clawson KL, Jackson RD, Pinter PJ. 1989.** Evaluating Plant Water Stress with Canopy Tem-

perature Differences. *Agron. J.* **81**, 858–863.

- CLIMFOUREL. 2008.** Textes de synthèse. http://climfourel.agropolis.fr/index.php?option=com_docman&task=cat_view&gid=1&Itemid=3 (page consultée le 11/02/2016)
- Cloutier Y, Siminovitch D. 1982.** Correlation between Cold- and Drought-Induced Frost Hardiness in Winter Wheat and Rye Varieties 1. *Plant Physiol.* **69**, 256–258.
- Conant RT, Paustian K, Elliott ET. 2001.** Grassland Management and Conversion into Grassland: Effects on Soil Carbon. *Ecol. Appl.* **11**, 343–355.
- Confalonieri R, Bellocchi G, Bregaglio S, Donatelli M, Acutis M. 2010.** Comparison of sensitivity analysis techniques: A case study with the rice model WARM. *Ecol. Model.* **221**, 1897–1906.
- Cookson SJ, Chenu K, Granier C. 2007.** Day length affects the dynamics of leaf expansion and cellular development in *Arabidopsis thaliana* partially through floral transition timing. *Annals of Botany.* **99**, 703–711.
- Cookson SJ, Van Lijsebettens M, Granier C. 2005.** Correlation between leaf growth variables suggest intrinsic and early controls of leaf size in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Environ.* **28**, 1355–1366.
- Cooper JP, McWilliam JR. 1966.** Climatic variation in forage grasses. II. Germination, flowering and leaf development in Mediterranean populations of *Phalaris tuberosa*. *Journal of Applied Ecology* **3**, 191–212.
- Cooper JP. 1964.** Climatic variation in forage grasses. I. Leaf development in climatic races of *Lolium* and *Dactylis*. *Journal of applied ecology* **1**, 45–61.
- Coquillard P and Hill D. 1997.** Modélisation et simulation d'écosystèmes. Des modèles déterministes aux simulations à événements discrets. Masson publ., Paris, France, 273 pp.
- Covell S, Ellis RH, Roberts EH, Summerfield RJ. 1986.** The influence of temperature on seed germination rate in grain legumes I. A comparison of chickpea, lentil, soyabean and cowpea at constant temperatures. *Journal of Experimental Botany* **37**, 705–715.
- Covey-Crump EM, Attwood RG, Atkin OK. 2002.** Regulation of root respiration in two species of *Plantago* that differ in relative growth rate: the effect of short- and long-term changes in temperature. *Plant Cell Environ.* **25**, 1501–1513.
- Cowling SA, Sage RF. 1998.** Interactive effects of low atmospheric CO₂ and elevated temperature on growth, photosynthesis and respiration in *Phaseolus Vulgaris*. *Plant, Cell & Environment* **21**: 427–435.
- Craufurd PQ, Qi A, Ellis RH, Summerfield RJ, Roberts EH, Mahalakshmi V. 1998.** Effect of temperature on time to panicle initiation and leaf appearance in *Sorghum*. *Crop Science* **38**, 942–947.
- Craufurd PQ, Qi A, Summerfield RJ, Ellis RH, Roberts EH. 1996.** Development in Cowpea (*Vigna unguiculata*). III. Effects of Temperature and Photoperiod on Time to Flowering in Photoperiod-sensitive Genotypes and Screening for Photothermal Responses.

Exp. Agric. **32**, 29–40.

- Cuccia C, Bois B, Richard Y, Parker AK, De Cortazar-Atauri IG, Van Leeuwen C, Castel T. 2014.** Phenological model performance to warmer conditions: application to pinot noir in burgundy. *J. Int. Sci. Vigne Vin* **48**, 169–178.
- Cunningham S, Read J. 2002.** Comparison of temperate and tropical rainforest tree species: photosynthetic responses to growth temperature. *Oecologia* **133**: 112–119.
- Dart PJ, Day JM. 1971.** Effects of incubation temperature and oxygen tension on nitrogenase activity of legume root nodules. *Plant Soil* **35**, 167–184.
- Delaney RH, Dobrenz AK. 1974.** Morphological and anatomical features of Alfalfa leaves as related to CO₂ exchange. *Crop Science* **14**: 444–447.
- Dell AI, Pawar S, Savage VM. 2011.** Systematic variation in the temperature dependence of physiological and ecological traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **108**, 10591–10596.
- Deryng D, Conway D, Ramankutty N, Price J, Warren R. 2014.** Global crop yield response to extreme heat stress under multiple climate change futures. *Environ. Res. Lett.* **9**.
- Dhir R, Harkess, RL, Bi G. 2011.** Elevated Air Temperatures Cause Foliar Bleaching of Ivy Geranium “Beach” and “Butterfly.” *HortScience* **46**, 411–415.
- Duc G, Mignolet C, Carrouée B, Huyghe C. 2010.** Importance économique passée et présente des légumineuses: Rôle historique dans les assolements et les facteurs d’évolution. *Innov. Agron.* **11**, 1–24.
- Dürr C, Dickie JB, Yang XY, Pritchard HW. 2015.** Ranges of critical temperature and water potential values for the germination of species worldwide: contribution to a seed trait database. *Agricultural and Forest Meteorology* **200**, 222–232.
- Eitzinger J, Thaler S, Schmid E, Strauss F, Ferrise R, Moriondo M, Bindi M, Palosuo T, Rötter R, Kersebaum KC, Olesen JE, Patil RH, Şaylan L, Çaldağ B, Çaylak O. 2013.** Sensitivities of crop models to extreme weather conditions during flowering period demonstrated for maize and winter wheat in Austria. *J. Agric. Sci.* **151**, 813–835.
- El Hassani TA, Persoons E. 1994.** Agronomie moderne. Bases physiologiques et agronomiques de la production végétale. Hatier.
- Ellis RH, Covell S, Roberts EH, Summerfield RJ. 1986.** The influence of temperature on seed germination rate in grain legumes II. Intraspecific variation in chickpea (*Cicer arietinum* L.) at constant temperatures. *Journal of Experimental Botany* **37**, 1503–1515.
- Ellis RH, Summerfield RJ, Edmeades GO, Roberts EH. 1992.** Photoperiod, temperature, and the interval from sowing to tassel initiation in diverse cultivars of maize. *Crop Sci.* **1225**.
- Eurostat. 2009. DataBase.** <http://ec.europa.eu/eurostat/web/agriculture/data/database> (page consultée le 11/02/2016)
- Evans JR. 1989.** Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants. *Oecologia*

78: 9–19.

- Evans HJ, Savage JRK. 1959.** The effect of temperature on mitosis and on the action of colchicine in root meristem cells of *Vicia faba*. *Exp. Cell Res.* **18**, 51–61.
- Ewel JJ. 1999.** Natural systems as models for the design of sustainable systems of land use. *Agrofor. Syst.* **45**, 1–21.
- Eyring H. 1935.** The Activated Complex in Chemical Reactions. *J. Chem. Phys.* **3**, 107–115.
- F. Lehman DCE. 1987.** Non dormant alfalfa, past, present, and future.
- F.A.O. 2009.** How to feed the world in 2050. http://www.fao.org/fileadmin/templates/wsfs/docs/expert_paper/How_to_Feed_the_World_in_2050.pdf (Page consultée le 10/02/2016)
- Farquhar GD, Von Caemmerer S, Berry JA. 1980.** A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta* **149**: 78–90.
- Farquhar GD, Von Caemmerer S. 1982.** Modelling of photosynthetic response to environmental conditions. In: Lange OL, Nobel PS, Osmond CB, Ziegler H, eds. *Physiological Plant Ecology II*. Berlin: Springer Berlin Heidelberg, 549–587.
- Feierabend JR, Mikus M. 1977.** Occurrence of a high temperature sensitivity of chloroplast ribosome formation in several higher plants. *Plant Physiology* **59**: 863–867.
- Feierabend J. 1977.** Capacity for chlorophyll synthesis in heat-bleached 70S ribosome-deficient rye leaves. *Planta* **135**, 83–8.
- Field CB, Mooney HA. 1986.** Photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. In: Givnish TJ eds. *The economy of plant form and function*. Cambridge: Cambridge University Press, 25–56
- Gabrielle B, Laville P, Duval O, Nicoulaud B, Germon JC, Hénault C. 2006.** Process-based modeling of nitrous oxide emissions from wheat-cropped soils at the subregional scale. *Glob. Biogeochem. Cycles* **20**, GB4018.
- Gallagher JN. 1979.** Field Studies of Cereal Leaf Growth I. initiation and expansion in relation to temperature and ontogeny. *J. Exp. Bot.* **30**, 625–636.
- Gallais A, Bannerot H. 1992.** Amélioration des espèces végétales cultivées : objectifs et critères de sélection. Editions Quae.
- Garcia-Huidobro J, Monteith JL, Squire GR. 1982.** Time, temperature and germination of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S. & H.) I. Constant temperature. *Journal of Experimental Botany* **33**, 288–296.
- Garnier E, Salager J-L, Laurent G, Sonié L. 1999.** Relationships between photosynthesis, nitrogen and leaf structure in 14 grass species and their dependence on the basis of expression. *New Phytologist* **143**: 119–129.
- Gastal F, Belanger G, Lemaire G. 1992.** A model of the leaf extension rate of Tall Fescue in response to nitrogen and temperature. *Annals of Botany* **70**, 437–442.
- Gastal F, Fernandez L, Louarn G, Julier B, Barradas A, Crespo D, Godinho B. 2015.** Les

mélanges de variétés méditerranéennes/tempérées comme stratégie d'adaptation des espèces fourragères au changement climatique? In Actes du colloque présentant les méthodes et résultats du projet climagie, 223. Poitiers.

- Gibson DJ, Newman JA. 2001.** *Festuca arundinacea* Schreber (*F. elatior* L. ssp. *arundinacea* (Schreber) Hackel). *J. Ecol.* **89**, 304–324.
- Giller KE, Beare MH, Lavelle P, Izac A-MN, Swift MJ. 1997.** Agricultural intensification, soil biodiversity and agroecosystem function. *Appl. Soil Ecol., Soil Biodiversity, Agricultural Intensification and Agroecosystem Function* **6**, 3–16.
- González-Meler MA, Ribas-Carbo M, Giles L, Siedow JN. 1999.** The Effect of Growth and Measurement Temperature on the Activity of the Alternative Respiratory Pathway. *Plant Physiol.* **120**, 765–772.
- Graux A-I, Bellocchi G, Lardy R, Soussana J-F. 2013.** Ensemble modelling of climate change risks and opportunities for managed grasslands in France. *Agric. For. Meteorol., Agricultural prediction using climate model ensembles* **170**, 114–131.
- Graux AI. 2011.** Modelling climate change impacts on grassland ecosystems. Ways to adapt forage systems. PhD Thesis, Blaise Pascal University, Clermont-Ferrand, France, 535p.
- Groves RH. 1975.** Growth and development of five populations of *Themeda australis* in response to temperature. *Australian Journal of Botany* **23**, 951–963.
- Guilioni L, Cellier P, Ruget F, Nicoullaud B, Bonhomme R. 2000.** A model to estimate the temperature of a maize apex from meteorological data. *Agric. For. Meteorol.* **100**, 213–230.
- Guillaume J-EB. 2011.** Methodological comparison of calibration procedures for durum wheat parameters in the STICS model. *Eur. J. Agron.* **35**, 115–126.
- Gunderson CA, Keiran HO, Christina MC, Walker AV, Edwards NT. 2010.** Thermal plasticity of photosynthesis: the role of acclimation in forest responses to a warming climate. *Global Change Biology* **16**: 2272–2286.
- Gunderson CA, O'Hara KH, Champion CM, Walker AV, Edmards NT. 2010.** Thermal plasticity of photosynthesis: the role of acclimation in forest responses to a warming climate. *Glob. Change Biol.* **16**, 2272–2286.
- Gurr GM, Wratten SD, Luna JM. 2003.** Multi-function agricultural biodiversity: pest management and other benefits. *Basic Appl Ecol* **4**, 107–116.
- Guy P, Blondon F, Durand J. 1971.** Action de la température et de la durée d'éclairement sur la croissance et la floraison de deux types éloignés de la luzerne cultivée, *Medicago Sativa* L. *Ann. Amélioration Plantes* 409–422.
- Hall AE, Camacho-B SE, Kaufmann MR. 1975.** Regulation of Water Loss by Citrus Leaves. *Physiol. Plant.* **33**, 62–65.
- Hall AE, Schulze E-D, Lange OL. 1976.** Current Perspectives of Steady-state Stomatal Responses to Environment, in: Lange, O.L., Kappen, L., Schulze, E.-D. (Eds.), *Water and*

Plant Life, Ecological Studies. Springer Berlin Heidelberg, pp. 169–188.

- Hammer GL, van Oosterom E, McLean G, Chapman SC, Broad I, Harland P, Muchow RC. 2010.** Adapting APSIM to model the physiology and genetics of complex adaptive traits in field crops. *Journal of Experimental Botany* **61**, 2185–2202.
- Hand ML, Cogan NO, Stewart AV, Forster JW. 2010.** Evolutionary history of tall fescue morphotypes inferred from molecular phylogenetics of the *Lolium-Festuca* species complex. *BMC Evol. Biol.* **10**, 303.
- Hanson AA, Barnes DK, Hill RR. 1988.** Environmental physiology and crop growth. *Seedling* **5**: 1–2.
- Harley PC, Thomas RB, Reynolds JF, Strain BR. 1992.** Modelling photosynthesis of cotton grown in elevated CO₂. *Plant, Cell & Environment* **15**: 271–282.
- Hart J. 1997.** Nonparametric Smoothing and Lack-of-Fit Tests. Springer Science & Business Media.
- Hartwig UA, Lüscher A, Daepf M, Blum H, Soussana J-F, Nösberger J. 2000.** Due to symbiotic N₂ fixation, five years of elevated atmospheric pCO₂ had no effect on the N concentration of plant litter in fertile, mixed grassland. *Plant Soil* **224**, 43–50.
- Hay R, Kirby E. 1991.** Convergence and synchrony—a review of the coordination of development in wheat. *Aust. J. Agric. Res.* **42**, 661–700.
- Hebeisen T, Lüscher A, Zanetti S, Fischer B, Hartwig U, Frehner M, Hendrey G, Blum H, Nösberger J. 1997.** Growth response of *Trifolium repens* L. and *Lolium perenne* L. as monocultures and bi-species mixture to free air CO₂ enrichment and management. *Glob. Change Biol.* **3**, 149–160.
- Heckathorn SA, Downs CA, Sharkey TD, Coleman JS. 1998.** The small, methionine-rich chloroplast heat-shock protein protects photosystem II electron transport during heat stress. *Plant Physiol.* **116**, 439–444.
- Heichel GH, Delaney RH, Cralle HT. 1988.** Carbon assimilation, partitioning and utilization. In: Hanson AA, Barnes DK, Hill RR, eds. *Alfalfa and alfalfa improvement*. Madison, WI: American Society of Agronomy, 195–228
- Hikosaka K, Ishikawa K, Borjigidai A, Muller O, Onoda Y. 2006.** Temperature acclimation of photosynthesis: mechanisms involved in the changes in temperature dependence of photosynthetic rate. *Journal of Experimental Botany* **57**: 291–302.
- Hikosaka K. 2004.** Interspecific difference in the photosynthesis–nitrogen relationship: patterns, physiological causes and ecological importance. *Journal of Plant Research* **117**: 481–494.
- Hikosaka K. 2005.** Nitrogen partitioning in the photosynthetic apparatus of *Plantago Asiatica* leaves grown under different temperature and light conditions: similarities and differences between temperature and light acclimation. *Plant and Cell Physiology* **46**: 1283–1290.
- Hunt LA, Pararajasingham S. 1995.** CROPSIM-WHEAT: A model describing the growth

and development of wheat. *Can. J. Plant Sci.* **75**, 619–632.

- Huyghe C. 2009.** Evolution des prairies et cultures fourragères et de leurs modalités culturales et d'utilisation en France au cours des cinquante dernières années. *Fourrages*. **200**, 407–428.
- Huyghe C, Vlieghe AD, Van Gils B, Peeters A. 2014.** Grasslands and Herbivore Production in Europe and Effects of Common Policies. Editions Quae. 287p.
- I.N.R.A. 2009.** Agriculture et biodiversité. Valoriser les synergies, Expertises Collectives.
- 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.
- Idso SB. 1991.** A general relationship between CO₂-induced increases in net photosynthesis and concomitant reductions in stomatal conductance. *Environ. Exp. Bot.* **31**, 381–383.
- IPCC. 2007.** Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, ed. S. Solomon, D. Qin, M. Manning *et al.* New York: Cambridge Univ. Press
- Ishikawa K, Onoda Y, Hikosaka K. 2007.** Intraspecific variation in temperature dependence of gas exchange characteristics among *Plantago Asiatica* ecotypes from different temperature regimes. *New Phytologist* **176**: 356–364.
- Jamieson PD, Porter JR, Goudriaan J, Ritchie JT, van Keulen H, Stol W. 1998.** A comparison of the models AFRCWHEAT2, CERES-Wheat, Sirius, SUCROS2 and SWHEAT with measurements from wheat grown under drought. *Field Crops Research* **55**, 23–44.
- Janisch E. 1932.** The influence of temperature on the life-history of insects. *Trans. R. Entomol. Soc. Lond.* **80**, 137–168.
- Johnson FH, Eyring H, Williams RW. 1942.** The nature of enzyme inhibitions in bacterial luminescence: Sulfanilamide, urethane, temperature and pressure. *J. Cell. Comp. Physiol.* **20**, 247–268.
- Johnson IR, Thorney JHM, Frantz JM, Bugbee B. 2010.** A temperature response function for modeling leaf growth and development of the African violet (*Saintpaulia ionantha* Wendl.). *Ann. Bot.* **34**, 55–62.
- Jones LW, Kok B. 1966a.** Photoinhibition of chloroplast reactions. II. Multiple effects. *Plant Physiology* **41**: 1044–1049.
- Jones LW, Kok B. 1966b.** Photoinhibition of chloroplast reactions. I. Kinetics and action spectra. *Plant Physiology* **41**: 1037–1043.
- Jones RJ, Nelson CJ, Sleper DA. 1979.** Seedling selection for morphological characters associated with yield of Tall Fescue. *Crop Science* **19**, 631–634.
- Julier B, Huyghe C, Ecalle C. 2000.** Within- and among-cultivar genetic variation in alfalfa: forage quality, morphology, and yield. *Crop Science* **40**: 365–369.

- Kattge J, Knorr W. 2007.** Temperature acclimation in a biochemical model of photosynthesis: a reanalysis of data from 36 species. *Plant Cell Environment* **30**: 1176–1190.
- Kim S-H, Gitz DC, Sicher RC, Baker JT, Timlin DJ, Reddy VR. 2007.** Temperature dependence of growth, development, and photosynthesis in maize under elevated CO₂. *Environ. Exp. Bot.* **61**, 224–236.
- Klikoff LG. 1966.** Temperature Dependence of the Oxidative Rates of Mitochondria in *Danthonia intermedia*, *Penstemon davidsonii* and *Sitanion hystrix*. *Nature* **212**, 529–530.
- Kontodimas DC, Eliopoulos PA, Stathas GJ, Economou LP. 2004.** Comparative temperature-dependent development of *Nephus includens* (Kirsch) and *Nephus bisignatus* (Boheman)(Coleoptera: Coccinellidae) preying on *Planococcus citri* (Risso)(Homoptera: Pseudococcidae): evaluation of a linear and various nonlinear models using specific criteria. *Environ. Entomol.* **33**, 1–11.
- Körner C. 2006.** Significance of Temperature in Plant Life, in: Morison, J.I.L., Morecroft, M.D. (Eds.), *Plant Growth and Climate Change*. Blackwell Publishing Ltd, pp. 48–69.
- Kreyling J, Thiel D, Simmnacher K, Willner E, Jentsch A, Beierkuhnlein C. 2012.** Geographic origin and past climatic experience influence the response to late spring frost in four common grass species in central Europe. *Ecography* **35**, 268–275.
- Ku SB, Hunt LA. 1973.** Effects of temperature on the morphology and photosynthetic activity of newly matured leaves of alfalfa. *Canadian Journal of Botany* **51**: 1907–1916.
- Kumar A, Li C, Portis AR. 2009.** Arabidopsis *Thaliana* expressing a thermostable chimeric Rubisco activase exhibits enhanced growth and higher rates of photosynthesis at moderately high temperatures. *Photosynthesis Research* **100**: 143–153.
- Kurek I, Chang TK, Bertain SM, Madrigal A, Liu L, Lassner MW, Zhu G. 2007.** Enhanced thermostability of arabidopsis rubisco activase improves photosynthesis and growth rates under moderate heat stress. *The Plant Cell* **19**: 3230–3241.
- Kuroyanagi T, Paulsen GM. 1988.** Mediation of high-temperature injury by roots and shoots during reproductive growth of wheat. *Plant Cell Environ.* **11**, 517–523.
- Kwak KS, Lee CK. 2006.** How will the increase air temperature by global warming influence on the yield capacity and quality of rice in Korea. In: *Proceedings of the Japanese Society of Crop Science Symposium (Spring) on “Current Research Topics on Crop Eco-physiology in Asia with Emphasis on the Impact of Global Warming on Rice Eco-physiology”*.
- Lactin DJ, Holliday NJ, Johnson DL, Craigen R. 1995.** Improved rate model of temperature-dependent development by arthropods. *Environ. Entomol.* **24**, 68–75.
- Lafarge M, Durand JL. 2011.** Comment l’herbe pousse. Développement végétatif, structures clonales et spatiales des graminées. Synthèses. Quae.
- Lal R. 2004.** Soil Carbon Sequestration Impacts on Global Climate Change and Food Security. *Science*. **304**, 1623–1627.
- Lamboni M, Makowski D, Lehuger S, Gabrielle B, Monod H. 2009.** Multivariate global

sensitivity analysis for dynamic crop models. *Field Crops Res.* **113**, 312–320.

- Ledoux E, Gomez E, Monget JM, Viavattene C, Viennot P, Ducharne A, Benoit M, Mignolet C, Schott C, Mary B. 2007.** Agriculture and groundwater nitrate contamination in the Seine basin. The STICS–MODCOU modelling chain. *Sci. Total Environ., Human activity and material fluxes in a regional river basin: the Seine River watershed* *Seine Special Issue* **375**, 33–47.
- Lehenbauer PA. 1914.** Growth of Maize Seedlings in Relation to Temperature. University of Illinois.
- Lelièvre F, Volaire F. 1993.** Rythmes saisonniers de croissance de quelques espèces fourragères utilisables en complément des parcours naturels en Corse. *Fourrages* **133**, 59–81.
- Lemaire G, Allirand JM. 1993.** Relation entre croissance et qualité de la luzerne : interaction génotype-mode d'exploitation. *Fourrages* **134**, 183–198.
- Leuning R. 1997.** Scaling to a common temperature improves the correlation between the photosynthesis parameters J_{max} and V_{cmax} . *Journal of Experimental Botany* **48**: 345–347.
- Leuning R. 2002.** Temperature dependence of two parameters in a photosynthesis model. *Plant, Cell & Environment* **25**: 1205–1210.
- Li L, McMaster GS, Yu Q, Du J. 2008.** Simulating winter wheat development response to temperature: Modifying Malo's exponential sine equation. *Comput. Electron. Agric.* **63**, 274–281.
- Liu Y, Wu L, Baddeley JA, Watson CA. 2011.** Models of biological nitrogen fixation of legumes. A review. *Agron. Sustain. Dev.* **31**, 155–172.
- Lobell DB, Burke MB. 2008.** Why are agricultural impacts of climate change so uncertain? The importance of temperature relative to precipitation. *Environmental Research Letters* **3**.
- Logan JA, Wollkinds DJ, Hoyt SC, Tanigoshi LK. 1976.** An analytic model for description of temperature dependent rate phenomena in Arthropods. *Environmental Entomology* **5**, 1133–1142.
- Long SP, Bernacchi CJ. 2003.** Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of error. *Journal of Experimental Botany* **54**: 2393–2401.
- Long SP, Ainsworth EA, Leakey ADB, Nösberger J, Ort DR. 2006.** Food for Thought: Lower-Than-Expected Crop Yield Stimulation with Rising CO₂ Concentrations. *Science* **312**, 1918–1921.
- Louarn G, Andrieu B, Giauffret C. 2010.** A size-mediated effect can compensate for transient chilling stress affecting maize (*Zea mays*) leaf extension. *New Phytologist* **187**: 106–118.
- Louarn G, Chenu K, Fournier C, Andrieu B, Giauffret C. 2008.** Relative contributions of light interception and radiation use efficiency to the reduction of maize productivity un-

der cold temperatures. *Functional Plant Biology* **35**, 885–899.

- Louarn G, Frak E, Zaka S, Prieto J, Lebon E. 2015.** An empirical model that uses light attenuation and plant nitrogen status to predict within-canopy nitrogen distribution and upscale photosynthesis from leaf to whole canopy. *AoB Plants* **7**, plv116.
- Luo Q. 2011.** Temperature thresholds and crop production: a review. *Clim. Change* **109**, 583–598.
- Luo RSL. 1992.** Simulation of soil temperature in crops. *Agric. For. Meteorol. - Agr For. Meteorology* **61**, 23–38.
- Lüscher A, Hendrey GR, Nösberger J. 1997.** Long-term responsiveness to free air CO₂ enrichment of functional types, species and genotypes of plants from fertile permanent grassland. *Oecologia* **113**, 37–45.
- Maamouri A, Louarn G, Gastal F, Béguier V, Julier B. 2015.** Effects of lucerne genotype on morphology, biomass production and nitrogen content of lucerne and tall fescue in mixed pastures. *Crop and Pasture Science*, **66(2)**, 192–204.
- MacColl D, Cooper JP. 1967.** Climatic variation in forage grasses. III. Seasonal changes in growth and assimilation in climatic races of *Lolium*, *Dactylis* and *Festuca*. *Journal of Applied Ecology* **4**: 113–127.
- Macel M, Lawson CS, Mortimer SR, Šmilauerova M, Bischoff A, Crémieux L, Doležal J, Edwards AR, Lanta V, Bezemer TM, van der Putten WH, Igual JM, Rodriguez-Barrueco C, Müller-Schärer H, Steinger T. 2007.** Climate vs. soil factors in local adaptation of two common plant species. *Ecology*. **88**, 424–433.
- Maire V. 2009.** Des traits des graminées au fonctionnement de l'écosystème prairial : une approche de modélisation mécaniste. Université d'Auvergne Blaise Pascal, Clermont-Ferrand.
- Malézieux E, Crozat Y, Dupraz C, Laurans M, Makowski D, Ozier-Lafontaine H, Rapi-del B, Tourdonnet S, Valantin-Morison M. 2009.** Mixing plant species in cropping systems: concepts, tools and models. A review. *Agron. Sustain. Dev.* **29**, 43–62.
- Malik CP, 1967.** Hybridization of *Festuca* species. *Can. J. Bot.* **45**, 1025–1029.
- Malo JE. 2002.** Modelling unimodal flowering phenology with exponential sine equations. *Funct. Ecol.* **16**, 413–418.
- Masiunas JB, Carpenter PL. 1984.** Radicle growth of grasses and legumes in response to temperature. *HortScience* **19**, 298–300.
- McKenzie JS, Paquin R, Duke SH. 1988.** Cold and heat tolerance. In: Hanson AA, Barnes DK, Hill RR, eds. *Alfalfa and alfalfa improvement*. Madison, WI: American Society of Agronomy. 259–302.
- McLaughlin RJ, Christie BR. 1980.** Genetic variation for temperature response in alfalfa (*Medicago sativa* L.). *Canadian Journal of Plant Science* **60**, 547–554.
- Medlyn BE, Dreyer E, Ellsworth D, Forstreuter M, Harley PC, Kirschbaum MUF, Le**

- Roux X, Montpied P, Strassemeyer J, Walcroft A. 2002.** Temperature response of parameters of a biochemically based model of photosynthesis. II. A review of experimental data. *Plant, Cell & Environment* **25**: 1167–1179.
- Meersmans J, Martin MP, Lacarce E, Baets SD, Jolivet C, Boulonne L, Lehmann S, Saby NPA, Bispo A, Arrouays D. 2012.** A high resolution map of French soil organic carbon. *Agron. Sustain. Dev.* **32**, 841–851.
- Michaud R, Lehman WF, Rumbaugh MD. 1988.** World distribution and historical development. In: Hanson AA, Barnes DK, Hill RR, eds. *Alfalfa and alfalfa improvement*. Madison, WI: American Society of Agronomy, 25-91.
- Miroslavov EA, Kravkina IM. 1991.** Comparative Analysis of Chloroplasts and Mitochondria in Leaf Chlorenchyma from Mountain Plants Grown at Different Altitudes. *Ann. Bot.* **68**.
- Mirschel W, Wenkel K-O, Schultz A, Pommerening J, Verch G. 2005.** Dynamic phenological model for winter rye and winter barley. *Eur. J. Agron.* **23**, 123–135.
- Mittler R. 2006.** Abiotic stress, the field environment and stress combination. *Trends Plant Sci.* **11**, 15–19.
- Mittler R, Blumwald E. 2010.** Genetic Engineering for Modern Agriculture: Challenges and Perspectives. *Annu. Rev. Plant Biol.* **61**, 443–462.
- Monique D. 1983.** Le cycle mitotique chez les plantes : revues bibliographiques. *Agronomie* **3**, 595–605.
- Monteith JL and Unsworth MH. 1990.** Principles of Environmental Physics, 2nd Ed., Edward Arnold, New York.
- Mooney HA, Björkman O, Collatz GJ. 1978.** Photosynthetic acclimation to temperature in the desert shrub, *Larrea Divaricata*: I. Carbon dioxide exchange characteristics of intact leaves. *Plant Physiology* **61**: 406–410.
- Mooney HA. 1980.** Photosynthetic plasticity of populations of *Heliotropium Curassavicum*. I. Originating from differing thermal regimes. *Oecologia* **45**: 372–376.
- Moreau JC, Ruget F, Ferrand M, Souverain F, Poisson S, Lannuzel F, Lacroix B. 2008.** Prospective autour du changement climatique : adaptation de systèmes fourragers. *Rencontres Autour Rech. Sur Rumin.* **15**, 193–200.
- Moreau P, Ruiz L, Raimbault T, Vertès F, Cordier MO, Gascuel-Odoux C, Masson V, Salmon-Monviola J, Durand P. 2012.** Modeling the potential benefits of catch-crop introduction in fodder crop rotations in a Western Europe landscape. *Sci. Total Environ.* **437**, 276–284.
- Morgan JA Pataki DE, Körner C, Clark H, Del Grosso SJ, Grünzweig JM, Knapp AK, Mosier AR, Newton PCD, Niklaus PA, Nippert JB, Nowak RS, Parton WJ, Polley HW, Shaw MR. 2004.** Water relations in grassland and desert ecosystems exposed to elevated atmospheric CO₂. *Oecologia*. **140**, 11–25.
- Moriondo M, Giannakopoulos C, Bindi M. 2010.** Climate change impact assessment: the

role of climate extremes in crop yield simulation. *Clim. Change* **104**, 679–701.

- Murin A. 1966.** The effect of temperature on the mitotic cycle and its time parameters in root tips of *Vicia faba*. *Naturwissenschaften*. **53**, 312-313.
- N.O.A.A. 2016.** Global Analysis – Annual 2015. <https://www.ncdc.noaa.gov/sotc/global/201513> (Page consultée le 10/02/2016)
- Nelder JA, Mead R. 1965.** A Simplex Method for Function Minimization. *Comput. J.* **7**, 308–313.
- Nelson CJ, Treharne KJ, Cooper JP. 1978.** Influence of temperature on leaf growth of diverse populations of tall fescue. *Crop Science* **18**, 217–220.
- Nelson, C. J., Asay, K. H., & Sleper, D. A. 1977.** Mechanisms of canopy development of tall fescue genotypes. *Crop science*, **17**(3), 449-452.
- Nishida I, Murata N. 1996.** Chilling sensitivity in plants and cyanobacteria: the crucial contribution of membrane lipids. *Annu. Rev. Plant Biol.* **47**, 541–568.
- Noguchi K, Yamori W, Hikosaka K, Terashima I. 2015.** Homeostasis of the temperature sensitivity of respiration over a range of growth temperatures indicated by a modified Arrhenius model. *New Phytol.*
- Norton MR, Volaire F, Lelièvre F. 2006.** Summer dormancy in *Festuca arundinacea* S.; the influence of season of sowing and a simulated mid-summer storm on two contrasting cultivars. *Australian Journal of Agricultural Research* **57**, 1267-1277.
- Ofir M, Kigel J. 2010.** Ecotypic variation of summer dormancy relaxation associated with rainfall gradient in the geophytic grass *Poa bulbosa*. *Ann. Bot.* **105**, 617–625.
- Onillon B, Durand J-L, Gastal F, Tournabize R. 1995.** Drought effects on growth and carbon partitioning in a tall fescue sward grown at different rates of nitrogen fertilization. *European Journal of Agronomy* **4**, 91-99.
- Ong CK. 1983.** Response to temperature in a stand of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S. & H.) 4. Extension of individual leaves. *J. Exp. Bot.* **34**, 1731–1739.
- Onoda Y, Hikosaka K, Hirose T. 2004.** Allocation of nitrogen to cell walls decreases photosynthetic nitrogen-use efficiency. *Functional Ecology* **18**: 419–425.
- Onoda Y, Hikosaka K, Hirose T. 2005.** The balance between RuBP carboxylation and RuBP regeneration: a mechanism underlying the interspecific variation in acclimation of photosynthesis to seasonal change in temperature. *Functional Plant Biology* **32**: 903–910.
- Padilla JM. 2005.** Co-ordination between Leaf Initiation and Leaf Appearance in Field-grown Maize (*Zea mays*): Genotypic Differences in Response of Rates to Temperature. *Ann. Bot.* **96**, 997–1007.
- Parcevaux SD, Huber L. 2007.** Bioclimatologie. Concepts et applications. Editions Quae.
- Parent B, Tardieu F. 2012.** Temperature responses of developmental processes have not been affected by breeding in different ecological areas for 17 crop species. *New Phytologist* **194**, 760–774.

- Parent B, Tardieu F.** 2014. Can current crop models be used in the phenotyping era for predicting the genetic variability of yield of plants subjected to drought or high temperature? *Journal of Experimental Botany* **65**, 6179–6189.
- Parent B, Turc O, Gibon Y, Stitt M, Tardieu F.** 2010. Modelling temperature-compensated physiological rates, based on the co-ordination of responses to temperature of developmental processes. *Journal of Experimental Botany* **61**, 2057–2069.
- Parsons AJ, Robson MJ.** 1980. Seasonal changes in the physiology of S24 perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). 1. Response of leaf extension to temperature during the transition from vegetative to reproductive growth. *Annals of Botany* **46**, 435–444.
- Peacock JM.** 1975. Temperature and leaf growth in *Lolium perenne*. II. The site of temperature perception. *Journal of Applied Ecology* **12**, 115–123.
- Pearcy RW.** 1977. Acclimation of photosynthetic and respiratory carbon dioxide exchange to growth temperature in *Atriplex Lentiformis* (Torr.) Wats. *Plant Physiology* **59**: 795–799.
- Penfield S.** 2008. Temperature perception and signal transduction in plants. *New Phytologist* **179**, 615–628.
- Perfecto I, Mas A, Dietsch T, Vandermeer J.** 2003. Conservation of biodiversity in coffee agroecosystems: a tri-taxa comparison in southern Mexico. *Biodivers. Conserv.* **12**, 1239–1252.
- Peyraud JL, Peeters A, De Vliegheer A.** 2012. Place et atouts des prairies permanents en France et en Europe. *Prairies Perm. Nouv. Atouts Pour Demain Actes Journ. AEPF* 3–4.
- Picon-Cochard C, Teyssonneyre F, Besle JM, Soussana J-F.** 2004. Effects of elevated CO₂ and cutting frequency on the productivity and herbage quality of a semi-natural grassland. *Eur. J. Agron.* **20**, 363–377.
- Pollock CJ, Eagles CF.** 1988. Low temperature and the growth of plants. *Symp. Soc. Exp. Biol.* **42**, 157–180.
- Porter JR, Gawith M.** 1999. Temperatures and the growth and development of wheat: a review. *European Journal of Agronomy* **10**, 23–36.
- Porter JR, Semenov MA.** 2005. Crop responses to climatic variation. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* **360**, 2021–2035.
- Pottier E, Michaud A, Farrié JP, Plantureux S, Baumont R.** 2012. Les prairies permanentes françaises au cœur d'enjeux agricoles et environnementaux. *Innov. Agron.* **25**, 85–97.
- Prieto JA, Louarn G, Perez Peña J, Ojeda H, Simmoneau T, Lebon E.** 2012. A leaf gas exchange model that accounts for intra-canopy variability by considering leaf nitrogen content and local acclimation to radiation in grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Plant, Cell & Environment* **35**: 1313–1328.
- Prud'homme MP, Gastal F, Belanger G, Boucaud J.** 1993. Temperature effects on partitioning of ¹⁴C assimilates in tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.). *New Phytol.* **123**, 255–261.

- Queitsch C, Hong S-W, Vierling E, Lindquist S. 2000.** Heat Shock Protein 101 Plays a Crucial Role in Thermotolerance in Arabidopsis. *Plant Cell* **12**, 479–492.
- Quinn PJ. 1981.** The fluidity of cell membranes and its regulation. *Prog. Biophys. Mol. Biol.* **38**, 1–104.
- Ratkowsky DA, Lowry RK, McMeekin TA, Stokes AN, Chandler RE. 1983.** Model for bacterial culture growth rate throughout the entire biokinetic temperature range. *J. Bacteriol.* **154**, 1222–1226.
- Reed KFM, Clement SL, Feely WF, Clark B. 2004.** Improving tall fescue (*Festuca arundinacea*) for cool-season vigour. *Aust. J. Exp. Agric.* **44**, 873–881.
- Reich PB, Ellsworth DS, Walters MB. 1998.** Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis–nitrogen relations: evidence from within and across species and functional groups. *Functional Ecology* **12**: 948–958.
- Reymond M. 2001.** Variabilité génétique des réponses de la croissance foliaire du maïs à la température et au déficit hydrique. Combinaison d'un modèle écophysiologique et d'une analyse QTL. Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier, Montpellier.
- Rezaei E, Webber H, Gaiser T, Naab J, Ewert F. 2015.** Heat stress in cereals: Mechanisms and modelling. *Eur. J. Agron.* **64**, 98–113.
- Richter GM, Acutis M, Trevisiol P, Latiri K, Confalonieri R. 2010.** Sensitivity analysis for a complex crop model applied to Durum wheat in the Mediterranean. *Eur. J. Agron.* **32**, 127–136.
- Riedo M, Grub A, Rosset M, Fuhrer J. 1998.** A pasture simulation model for dry matter production, and fluxes of carbon, nitrogen, water and energy. *Ecol. Model.* **105**, 141–183.
- Riou C, Itier B, Seguin B. 1988.** The influence of surface roughness on the simplified relationship between daily evaporation and surface temperature. *Int. J. Remote Sens.* 1529–1533.
- Ritchie JR, Otter S. 1985.** Description and performance of CERES-Wheat: a user-oriented wheat yield model. ARS - United States Department of Agriculture, Agricultural Research Service, juin.
- Ritchie JT, Nesmith DS. 1991.** Temperature and crop development. In: Hanks J and Ritchie JT eds. Modeling plant and soil systems. Madison: American Society of Agronomy, Inc, 5□.29
- Rizhsky L, Liang H, Shuman J, Shulaev V, Davletova S, Mittler R. 2004.** When Defense Pathways Collide. The Response of Arabidopsis to a Combination of Drought and Heat Stress. *Plant Physiol.* **134**, 1683–1696.
- Robson MJ, Jewiss OR. 1968.** A comparison of british and north african varieties of Tall Fescue (*Festuca arundinacea* S.). III. Effects of light, temperature and day length on relative growth rate and its components. *Journal of Applied Ecology* **5**, 191□.204
- Robson MJ. 1967.** A Comparison of British and North African Varieties of Tall Fescue (*Festuca*

arundinacea). I. Leaf Growth During Winter and the Effects on it of Temperature and Daylength. *J. Appl. Ecol.* **4**, 475–484.

Roughley RJ. 1970. The influence of root temperature, Rhizobium strain and host selection on the structure and nitrogen-fixing efficiency of the root nodules of *Trifolium subterraneum*. *Ann. Bot.*, **34**, 631–646.

Roughley RJ, Dart PJ. 1970. Root temperature and root-hair infection of *Trifolium subterraneum* L. cv. Cranmore. *Plant Soil* **32**, 518–20.

Roy J, Ravel O, Landais D, Piel C, Defosse M, Escape C, Devidal S, Didier P, Bahn M, Volaire F, Augusti A, Soussana J-F, Picon-Cochard C. 2013. Summer extreme climatic event in the future: impact on the net CO₂ and water fluxes of an upland grassland and buffering impact of elevated atmospheric CO₂. Presented at the EGU General Assembly Conference Abstracts, pp. EGU2013–12713.

Ruget F, Durand JL, Ripoche D, Graux AI, Bernard F, Lacroix B, Moreau JC. 2013. Impact des changements climatiques sur les productions de fourrages (prairies, luzerne, maïs) : variabilité selon les régions et les saisons. *Fourrages* **214**, 99–109.

Ruget F, Brisson N, Delcolle R, Faivre R. 2002. Sensitivity analysis of a crop simulation model, STICS, in order to choose the main parameters to be estimated. *Agronomie* **22**, 133–158.

Sadok W, Naudin P, Boussuge B, Muller B, Welcker C, Tardieu F. 2007. Leaf growth rate per unit thermal time follows QTL-dependent daily patterns in hundreds of maize lines under naturally fluctuating conditions. *Plant, Cell & Environment* **30**, 135–146.

Sadras VO, Monzon JP. 2006. Modelled wheat phenology captures rising temperature trends: Shortened time to flowering and maturity in Australia and Argentina. *Field Crops Res.* **99**, 136–146.

Sage RF, Kubien DS. 2007. The temperature response of C₃ and C₄ photosynthesis. *Plant, Cell & Environment* **30**: 1086–1106.

Sage RF, Way DA, Kubien DS. 2008. Rubisco, Rubisco activase and global climate change. *Journal of Experimental Botany* **59**: 1581–1595.

Sakanoue S. 2010. Thermal time approach to predicting seedling emergence dates of Red Clover, White Clover and Lucerne in farm fields: predicting seedling emergence dates of forage legumes. *Grass and Forage Science* **65**, 212–219.

Saltelli A, Chan K, Scott EM. 2008. Sensitivity Analysis. Wiley.

Saltelli A, Tarantola S, Chan KP-S. 1999. A Quantitative Model-Independent Method for Global Sensitivity Analysis of Model Output. *Technometrics* **41**, 39–56.

Salvucci ME, Crafts-Brandner SJ. 2004. Inhibition of photosynthesis by heat stress: the activation state of Rubisco as a limiting factor in photosynthesis. *Physiologia Plantarum* **120**: 179–186.

Sánchez B, Rasmussen A, Porter JR. 2014. Temperatures and the growth and development

of maize and rice: a review. *Glob. Change Biol.* **20**, 408–417.

- Sándor R, Fodor N. 2012.** Simulation of Soil Temperature Dynamics with Models Using Different Concepts. *Sci. World J.*
- Sato K. 1971.** Growth and Development of Alfalfa Plant under Controlled Environment : I. The effects of daylength and temperature on the growth and chemical composition. *Jpn J Crop Sci* **40**, 120–126.
- Schär C, Vidale PL, Lüthi D, Frei C, Häberli C, Liniger MA, Appenzeller C. 2004.** The role of increasing temperature variability in European summer heatwaves. *Nature* **427**, 332–336.
- Schlenker W, Roberts MJ. 2009.** Nonlinear temperature effects indicate severe damages to US crop yields under climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **106**, 15594–15598.
- Schwarz G. 1978.** Estimating the Dimension of a Model. *Ann. Stat.* **6**, 461–464.
- Scopel E, Findeling A, Chavez Guerra E, Corbeels M. 2005.** Impact of direct sowing mulch-based cropping systems on soil carbon, soil erosion and maize yield. *Agron. Sustain. Dev.* **25**, 425–432.
- Seguin B, Itier B. 1983.** Using midday surface temperature to estimate daily evaporation from satellite thermal IR data. *Int. J. Remote Sens.* **4**, 371–383.
- Shabani F, Kumar L. 2014.** Sensitivity Analysis of CLIMEX Parameters in Modeling Potential Distribution of *Phoenix dactylifera* L. *PLoS ONE* **9**.
- Sharkey TD, Bernacchi CJ, Farquhar GD, Singsaas EL. 2007.** Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C3 leaves. *Plant, Cell & Environment* **30**: 1035–1040.
- Shuttleworth WJ, Wallace JS. 1985.** Evaporation from sparse crops-an energy combination theory. *Q. J. R. Meteorol. Soc.* **111**, 839–855.
- Siebert S, Ewert F, Rezaei EE, Kage H, Groß R. 2014.** Impact of heat stress on crop yield—on the importance of considering canopy temperature. *Environ. Res. Lett.* **9**, 044012.
- Siebke K, Ghannoum O, Conroy JP, Caemmerer S von. 2002.** Elevated CO₂ increases the leaf temperature of two glasshouse-grown C4 grasses. *Funct. Plant Biol.* **29**, 1377–1385.
- Siminovitch D, Cloutier Y. 1982.** Twenty-four-hour induction of freezing and drought tolerance in plumules of winter rye seedlings by desiccation stress at room temperature in the dark. *Plant Physiol.* **69**, 250–255.
- Sinskaya EN. 1961.** Flora of cultivated plants of the USSR: XIII Perennial leguminous plants. Israel Program for Scientific Translation.
- Small E. 2011.** Alfalfa and Relatives: Evolution and Classification of Medicago. NRC Research Press.
- Smillie RM, Henningsen KW, Bain JM, Critchley C, Fester T, Von Wettstein D. 1978.** Mutants of Barley heat-sensitive for chloroplast development. *Carlsberg Research Communi-*

cations **43**: 351–364.

- Smits N, Briere J-F, Fargues J. 2003.** Comparison of non-linear temperature-dependent development rate models applied to in vitro growth of entomopathogenic fungi. *Mycol. Res.* **107**, 1476–1484.
- Soussana JF, Lüscher A. 2007.** Temperate grasslands and global atmospheric change: a review. *Grass and Forage Science* **62**, 127–134.
- Soussana JF, Hartwig UA. 1995.** The effects of elevated CO₂ on symbiotic N₂ fixation: a link between the carbon and nitrogen cycles in grassland ecosystems. *Plant Soil* **187**, 321–332.
- Southworth J, Randolph JC, Habeck M, Doering OC, Pfeifer RA, Rao DG, Johnston JJ. 2000.** Consequences of future climate change and changing climate variability on maize yields in the midwestern United States. *Agric. Ecosyst. Environ.* **82**, 139–158.
- Steinfeld H, Gerber P, Wassenaar TD, Castel V, Haan C. 2006.** *Livestock's Long Shadow: Environmental Issues and Options.* Food & Agriculture Org. Rome. 399p.
- Stidham MA, Uribe EG. 1982.** Temperature Dependence of Photosynthesis in *Agropyron smithii* Rydb.: II. Contribution from Electron Transport and Photophosphorylation. *Plant Physiol.* **69**, 929–934.
- Stinner RE, Gutierrez AP, Butler GDJ. 1974.** An algorithm for temperature-dependent growth rate simulation. *Can. Entomol.* **106**, 519–524.
- Stockle CO, Williams JR, Rosenberg NJ, Jones CA. 1992.** A method for estimating the direct and climatic effects of rising atmospheric carbon dioxide on growth and yield of crops: Part I—Modification of the EPIC model for climate change analysis. *Agric. Syst.* **38**, 225–238.
- Stöcklin J, Schweizer K, Körner C. 1998.** Effects of elevated CO₂ and phosphorus addition on productivity and community composition of intact monoliths from calcareous grassland. *Oecologia* **116**, 50–56.
- Streck NA. 2003.** A generalized nonlinear temperature response function for some growth and developmental parameters in kiwifruit (*Actinidia deliciosa* (A. Chev.) C. F. Liang & A. R. Ferguson). *Ciênc. Rural* **33**, 255–262.
- Strullu L, Ferchaud F, Yates N, Shield I, Beaudoin N, Cortazar-Atauri IG de, Besnard A, Mary B. 2015.** Multisite Yield Gap Analysis of *Miscanthus × giganteus* Using the STICS Model. *BioEnergy Res.* **8**, 1735–1749.
- Taylor F. 1982.** Sensitivity of physiological time in arthropods to variation of its parameters. *Environ. Entomol.* **11**, 573–577.
- Teixeira EI, Fischer G, van Velthuisen H, Walter C, Ewert F. 2013.** Global hot-spots of heat stress on agricultural crops due to climate change. *Agric. For. Meteorol.* **170**, 206–215.
- Teskey RO, Will RE. 1999.** Acclimation of Loblolly Pine (*Pinus taeda*) seedlings to high tem-

peratures. *Tree Physiology* **19**: 519–525.

- Therond O, Hengsdijk H, Casellas E, Wallach D, Adam M, Belhouchette H, Oomen R, Russell G, Ewert F, Bergez J-E, Janssen S, Wery J, Van Ittersum MK. 2011.** Using a cropping system model at regional scale: Low-data approaches for crop management information and model calibration. *Agric. Ecosyst. Environ., Scaling methods in integrated assessment of agricultural systems* **142**, 85–94.
- Tilman D, Cassman KG, Matson PA, Naylor R, Polasky S. 2002.** Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature* **418**, 671–677.
- Tollenaar TBD. 1979.** Effect of Temperature on Rate of Leaf Appearance and Flowering Date in Maize1. *Crop Sci. - CROP SCI* **19**.
- Tubiello FN, Soussana JF, Howden SM. 2007.** Crop and pasture response to climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **104**, 19686–19690.
- Udomprasert N, Li PH, Davis DW, Markhart AH. 1995.** Effects of Root Temperatures on Leaf Gas Exchange and Growth at High Air Temperature in *Phaseolus acutifolius* and *Phaseolus vulgaris*. *Crop Sci.* **35**, 490–495.
- Van Oosterom EJ, Carberry PS, O’leary GJ. 2001.** Simulating growth, development, and yield of tillering pearl millet: I. Leaf area profiles on main shoots and tillers. *Field Crops Res.* **72**, 51–66.
- Vandermeer JH. 1992.** *The Ecology of Intercropping*. Cambridge University Press.
- Vanlerberghe GC, McIntosh L. 1992.** Lower Growth Temperature Increases Alternative Pathway Capacity and Alternative Oxidase Protein in Tobacco. *Plant Physiol.* **100**, 115–119.
- Varella H, Buis S, Launay M, Guérif M. 2012.** Global sensitivity analysis for choosing the main soil parameters of a crop model to be determined. *Agric. Sci.* **03**, 949–961.
- Vavilov NI. 1951.** *The Origin, Variation, Immunity and Breeding of Cultivated Plants*. N. I. Vavilov; trans. from the Russian by K. Starr Chester. Waltham, Mass.: Chronica Botanica; New York: Stechert-Hafner, 1951. 364 pp. *Science* **115**, 433–434.
- Volaire F, Barkaoui K, Norton MR. 2014.** Designing resilient and sustainable grasslands for a drier future: adaptive strategies, functional traits and biotic interactions. *European Journal of Agronomy* **52**: Part B, 81–89.
- Volaire F, Lelièvre F. 2001.** Drought Survival in *Dactylis Glomerata* and *Festuca Arundinacea* under similar rooting conditions in tubes. *Plant and Soil* **229**, 225–234.
- Volaire F, Norton M. 2006.** Summer dormancy in perennial temperate grasses. *Annals of Botany* **98**, 927–933.
- Volaire F, Norton MR, Lelievre F. 2009.** Summer drought survival strategies and sustainability of perennial temperate forage grasses in Mediterranean areas. *Crop Science* **49**: 2386–2392.
- Volaire F, Seddaiu G, Ledda L, Lelièvre F. 2009.** Water deficit and induction of summer

dormancy in perennial Mediterranean grasses. *Annals of Botany* **103**, 1337–1346.

Volenc JJ, Cherney JH, Johnson, K. 1987. Yield components, plant morphology, and forage quality of alfalfa as influenced by plant population. *Crop science*, **27**(2), 321–326.

Volk M, Niklaus PA, Korner C. 2000. Soil moisture effects determine CO₂ responses of grassland species. *Oecologia*. **125**, 380–388.

Walgama RS, Zalucki MP. 2006. Evaluation of different models to describe egg and pupal development of *Xyleborus fornicatus* Eichh. (Coleoptera: Scolytidae), the shot-hole borer of tea in Sri Lanka. *Insect Sci.* **13**, 109–118.

Wall GW, Garcia RL, Kimball BA, Hunsaker DJ, Pinter PJ, Long SP, Osborne CP, Hendrix DL, Wechsung F, Wechsung G, Leavitt SW, LaMorte RL, Idso SB. 2006. Interactive Effects of Elevated Carbon Dioxide and Drought on Wheat. *Agron. J.* **98**, 354–381.

Wang E, Engel T. 1998. Simulation of phenological development of wheat crops. *Agricultural Systems* **58**, 1–24.

Wang JY. 1960. A Critique of the Heat Unit Approach to Plant Response Studies. *Ecology* **41**, 785–790.

Warrington IJ, Kanemasu ET. 1983. Corn growth response to temperature and photoperiod I. Seedling emergence, tassel initiation and anthesis. *Agronomy Journal* **75**, 749–754.

Waughman GJ. 1977. The Effect of Temperature on Nitrogenase Activity. *J. Exp. Bot.* **28**, 949–960.

Way DA, Yamori W. 2014. Thermal acclimation of photosynthesis: on the importance of adjusting our definitions and accounting for thermal acclimation of respiration. *Photosynthesis Research* **119**: 89–100.

Webber H, Martre P, Asseng S, Kimball B, White J, Ottman M, Wall GW, De Sanctis G, Doltra J, Grant R, Kassie B, Maiorano A, Olesen JE, Ripoche D, Rezaei EE, Semenov MA, Stratonovitch P, Ewert F. 2015. Canopy temperature for simulation of heat stress in irrigated wheat in a semi-arid environment: A multi-model comparison. *Field Crops Res.*

Welch JR, Vincent JR, Auffhammer M, Moya PF, Dobermann A, Dawe D. 2010. Rice yields in tropical/subtropical Asia exhibit large but opposing sensitivities to minimum and maximum temperatures. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **107**, 14562–14567.

Welcker C, Boussuge B, Bencivenni C, Ribaut JM, Tardieu F. 2007. Are source and sink strengths genetically linked in maize plants subjected to water deficit? A QTL study of the responses of leaf growth and of anthesis-silking interval to water deficit. *Journal of Experimental Botany* **58**, 339–349.

Willemot C, Pelletier L. 1979. Effect of drought on frost resistance and fatty acid content of young winter wheat plants. *Can. J. Plant Sci.* **59**, 639–643.

Williams WP, Sen A, Fork DC. 1986. Selective photobleaching of PSI-related chlorophylls in

heat-stressed pea chloroplasts. *Photosynth. Res.* **10**, 75–92.

- Wolf DD, Brown RH, Blaser RE. 1979.** Physiology of growth and development. p. 75–92. In R.C. Buckner and L.P. Bush (ed.) *Tall fescue. Agron. Monogr.* 20. ASA, CSSA, and SSSA, Madison, WI.
- Xue Q, Weiss A, Baenziger PS. 2004.** Predicting leaf appearance in field-grown winter wheat: evaluating linear and non-linear models. *Ecol. Model.* **175**, 261–270.
- Yamasaki T, Yamakawa T, Yamane Y, Koike H, Satoh K, Katoh S. 2002.** Temperature acclimation of photosynthesis and related changes in photosystem II electron transport in Winter Wheat. *Plant Physiology* **128**: 1087–1097.
- Yamori W, Hikosaka K, Way DA. 2014.** Temperature response of photosynthesis in C3, C4, and CAM plants: temperature acclimation and temperature adaptation. *Photosynthesis Research* **119**: 101–117.
- Yamori W, Masumoto C, Fukayama H, Makino A. 2012.** Rubisco activase is a key regulator of non-steady-state photosynthesis at any leaf temperature and, to a lesser extent, of steady-state photosynthesis at high temperature: regulation of photosynthesis by Rubisco activase. *The Plant Journal* **71**: 871–880.
- Yamori W, Noguchi K, Hikosaka K, Terashima I. 2010.** Phenotypic plasticity in photosynthetic temperature acclimation among crop species with different cold tolerances. *Plant Physiology* **152**: 388–399.
- Yamori W, Noguchi KO, Terashima I. 2005.** Temperature acclimation of photosynthesis in spinach leaves: analyses of photosynthetic components and temperature dependencies of photosynthetic partial reactions. *Plant, Cell & Environment* **28**: 536–547.
- Yamori W, Suzuki K, Noguchi KO, Nakai M, Terashima I. 2006.** Effects of Rubisco kinetics and Rubisco activation state on the temperature dependence of the photosynthetic rate in spinach leaves from contrasting growth temperatures. *Plant, Cell & Environment* **29**: 1659–1670.
- Yan W, Hunt LA. 1999.** An equation for modelling the temperature response of plants using only the cardinal temperatures. *Annals of Botany* **84**: 607–614.
- Yang Z, Sinclair TR, Zhu M, Messina CD, Cooper M, Hammer GL. 2012.** Temperature effect on transpiration response of maize plants to vapour pressure deficit. *Environ. Exp. Bot.* **78**, 157–162.
- Yelenosky G. 1979a.** Accumulation of free proline in citrus leaves during cold hardening of young trees in controlled temperature regimes. *Plant Physiol.* **64**, 425–427.
- Yelenosky G. 1979b.** Water-stress-induced cold hardening of young citrus trees. *N. Z. J Bot* **6**, 427–49.
- Yin X, Kropff MJ, McLaren G, Visperas RM. 1995.** A nonlinear model for crop development as a function of temperature. *Agricultural and Forest Meteorology* **77**, 1–16.
- Yin X, Kropff MJ. 1996.** The effect of temperature on leaf appearance in rice. *Annals of Bota-*

ny 77, 215–221

Zaka S, Frak E, Julier B, Gastal F, Louarn G. 2016. The thermal acclimation of photosynthesis only presents limited intra-specific variations in a perennial crop selected over a broad climatic range. *AoB plants*, in press.

Zanetti S, Hartwig UA, Kessel C van, Lüscher A, Hebeisen T, Frehner M, Fischer BU, Hendrey GR, Blum H, Nösberger J. 1997. Does nitrogen nutrition restrict the CO₂ response of fertile grassland lacking legumes? *Oecologia* **112**, 17–25.

Zhang T, Zhu J, Yang X. 2008. Non-stationary thermal time accumulation reduces the predictability of climate change effects on agriculture. *Agricultural and Forest Meteorology* **148**, 1412–1418.

Zhang T, Zhu J, Yang X. 2008. Non-stationary thermal time accumulation reduces the predictability of climate change effects on agriculture. *Agric. For. Meteorol.* **148**, 1412–1418.

nb



© Serge Zaka

Multiplies coups de foudre sous cellule jeune.

Mansle, Charente, 22 août 2015

A nnexes



On ne triomphe de la nature qu'en
lui obéissant.

Francis Bacon (1561-1626)
Philosophe et scientifique anglais



Annexe 1.1—Equation utilisée pour le modèle de photosynthèse et de conductance stomatique. Tableau repris de [Louarn et al. \(2015\)](#).

Equation	Description
Photosynthesis model	
$A = V_c - 0.5V_o - R_d = V_c[1 - (\Gamma^*/C_i)] - R_d$	Net photosynthetic rate ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
$V_c = \min\{A_c, A_j, A_p\}$	Carboxylation rate ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
$A_c = (V_{\text{cmax}} C_i) / [C_i + K_c(1 + (O/K_o))]$	RUBISCO-limited photosynthetic rate
$A_j = (J C_i) / (4C_i + 8\Gamma^*)$	RuBP regeneration-limited photosynthetic rate
$A_p = (3\text{TPU}) / [1 - (\Gamma^*/C_i)]$	TPU-limited photosynthetic rate
$J = (\alpha \cdot \text{PPFD}) / \sqrt{1 + [(\alpha^2 \cdot \text{PPFD}^2) / J_{\text{max}}^2]}$	Electron transport rate, dependence on the radiance level
$p = e^{(c - (\Delta H_a / RT_k))}$	Arrhenius function, temperature dependence for K_c , K_o , Γ^* and R_d
$p = e^{(c - (\Delta H_a / RT_k))} / (1 + e^{(\Delta S T_k - (\Delta H_d / RT_k))})$	Arrhenius function, temperature dependence for V_{cmax} , J_{max} and TPU
$p^{25} = S_{\text{Na}} \cdot N_a - b$	Nitrogen dependence function for V_{cmax} , J_{max} , TPU and R_d at 25 °C
Stomatal conductance model	
$g_s = g_o + (a_1 A) / ([1 + (\text{VPD}/D_o)](C_s - \Gamma))$	Stomatal conductance
$C_s = C_o - A \cdot (1.37/g_b)$	CO ₂ partial pressure at the leaf surface
$C_i = C_o - A \cdot [(1.6/g_s) + (1.37/g_b)]$	C_i value by coupling A and g_s

Annexe 1.2—Symboles, valeurs et unités de différents paramètres, variables et constantes utilisées dans le modèle de photosynthèse et de conductance stomatique

¹ Valeurs obtenues à partir de [Schultz \(2003\)](#)

² Valeurs obtenues à partir de [Harley et al. \(1992\)](#)

³ Constante utilisée pour des mesures d'échanges gazeux avec le LcPro (ADC LcPro, BioScientific Ltd, Hoddesdon, Hertfordshire, UK).

Symbol	Value	Unit	Description
Photosynthesis model			
α	0.20 ¹	$\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol photon}^{-1}$	Photochemical efficiency or initial quantum yield
Γ^*	–	Pa	Compensation point for CO ₂ in the absence of mitochondrial respiration
A	–	$\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Net photosynthetic rate
A_c	–	$\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$	RUBISCO-limited photosynthetic rate
A_j	–	$\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Electron transport rate-limited photosynthetic rate
A_p	–	$\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Triose phosphate utilization-limited photosynthetic rate
c	–	–	Scaling constant
C_a	–	Pa	Ambient CO ₂ partial pressure
C_i	–	Pa	Intercellular CO ₂ partial pressure
ΔH_a	–	kJ mol^{-1}	Enthalpy of activation
ΔH_d	200 ²	kJ mol^{-1}	Enthalpy of deactivation
K_c	–	Pa	Michaelis–Menten constant of RUBISCO for CO ₂
K_o	–	kPa	Michaelis–Menten constant of RUBISCO for O ₂
J	–	$\mu\text{mol electron m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Electron transport rate
J_{max}	–	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Maximum electron transport rate
N_a	–	g m^{-2}	Area based N content
N_{amin}	–	g m^{-2}	Minimum value of N_a at which $P^{25} \rightarrow 0$
O	21	kPa	Oxygen partial pressure
P^{25}	–	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Value of V_{cmax} , J_{max} , TPU or R_d at 25 °C
PPFD	–	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Photosynthetic photon flux density
R	0.00831	$\text{kJ mol}^{-1} \text{K}^{-1}$	Universal gas constant for perfect gases
R_d	–	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Mitochondrial respiration in light
ΔS	0.635 ²	kJ mol^{-1}	Entropy term
S_{N_a}	–	$\mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$	Slope of the relationship between N_a and V_{cmax} , J_{max} , TPU or R_d
T_{leaf}	–	°C	Leaf temperature in degrees Celsius
T_k	–	Kelvin degrees	Leaf temperature in Kelvin
TPU	–	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Triose phosphate utilization rate
V_c	–	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Carboxylation rate
V_o	–	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Oxygenation rate
V_{cmax}	–	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Maximum rate of RUBISCO carboxylation
Stomatal conductance model			
C_s	–	Pa	CO ₂ partial pressure at the leaf surface
g_b	2.357 ³	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Boundary layer conductance
g_s	–	$\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Stomatal conductance
g_o	0.020	$\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Residual stomatal conductance when $A \rightarrow 0$
VPD	–	kPa	Water VPD
D_o	2.86	kPa	Empirical factor assessing stomata sensitivity to VPD
a_1	12.5	–	Empirical stomatal conductance factor

Annexe 2— Principales fonctions mathématiques utilisées pour représenter l'action de la température en biologie végétale, entomologie ou microbiologie.

		N°	Equations	Estimations des T° cardinales
Linéaires	Bi-	Équation 35	$y = \min(aT + b, cT + d)$ ($a > 0$ et $c < 0$)	$T_{min} = -b / a$ $T_{max} = -d / c$ $T_{opt} = (d - b) / (a - c)$
	Tri-	Équation 36	$y = \min(aT + b, cT + d, R_{max})$ (a et $e > 0$, $c < 0$)	$T_{min} = -b / a$ $T_{max} = -d / c$
Polynômes		Équation 37	$y = aT^2 + bT + c$	-
		Équation 38	$y = axT^3 + bxT^2 + cxT + d$	-
		Équation 39	$y = axT^4 + bxT^3 + cxT^2 + dxT + e$	-
		Équation 40	$y = axT^5 + bxT^4 + cxT^3 + dxT^2 + eT + f$	-
Exponentielles	Janisch, 1932	Équation 41	$y = \frac{R_{min}}{2} * [exp^{k*(T-T_{opt})} + exp^{-a*(T-T_{opt})}]$	-
	Stinner et al., 1974	Équation 42	$y = \min(\frac{c}{1 + e^{(a+b*T)}}, \frac{c}{1 + e^{(a+b*(2*T_{opt}-T))}})$	-
	Logan et al., 1976	Équation 43 Logan 10	$y = a * (\frac{1}{1 + b * exp(-d + T)} - exp(-\frac{T_{max} - T}{c}))$	-
	Taylor, 1982	Équation 44	$y = R_{max} * e^{-0.5 * (\frac{T - T_{opt}}{a})^2}$	-
	Ratkowsky et al., 1983	Équation 45	$y = [b(T - T_{min})]^2 \{1 - exp[c(T - T_{max})]\}$	-
	Carberry et al., 1993	Équation 46	$y = R_{max} * e^{(a(T-T_{opt})^2 + b(T-T_{opt})^3)}$	-
	Lactin et al., 1995	Équation 47	$y = (exp^{a*T} - exp^{(a+T_{max}-\frac{T_{max}-T}{\beta})})$	$T_{opt} = T_{max} - \frac{\beta * \ln(\alpha + \beta)}{\alpha * \beta - 1}$
	Mirschel et al., 2005	Équation 48	$y = R_{max} * exp(-4.605 * \frac{T_{min} + 273.15}{T + 273.15} * \frac{(T - T_{opt})^2}{(T_{opt} - T_{min})^2})$	-
	Parent et al., 2010	Équation 49	$y = \frac{1 + [exp(\frac{-\Delta H_a}{293R})]^{a(1-\frac{293}{T_0})}}{293 * exp(\frac{-\Delta H_a}{293R})} * T * exp(\frac{-\Delta H_a}{RT})$ $y = \frac{1 + [exp(\frac{-\Delta H_a}{RT})]^{a(1-\frac{T}{T_0})}}{1 + [exp(\frac{-\Delta H_a}{RT})]^{a(1-\frac{T}{T_0})}}$	$\frac{1}{T_{opt}} = \frac{1}{T_0} + \frac{R}{\alpha \Delta H_a} * log\left(\frac{(\alpha - 1)\Delta H_a - RT}{\Delta H_a + RT}\right)$ R – La constante des gaz parfaits 8.3144 J.mol ⁻¹ .K ⁻¹
Sinusoïdale	Malo, 2002	Équation 50	$y = R_{max} * \left\{ \sin \left[\pi \left(\frac{T - T_{min}}{T_{max} - T_{min}} \right)^a \right] \right\}^\beta$	$T_{opt} = T_{min} + \left(\frac{1}{2}\right)^{1/a} (T_{max} - T_{min})$ Cas particulier : $\alpha = log_{\frac{T_{max}-T_b}{T_c-T_b}}^2$ (Li et al., 2008)
Bêta-dérivées	Analysis, 1977 Kontodimas, 2004	Équation 51	$y = a * (T - T_{min})^n * (T_{max} - T)^m$	$T_{opt} = T_{max} - (m/n + m)(T_{max} - T_{min})$
		Équation 52	$y = a * (T - T_{min})^2 * (T_{max} - T)$	Cas particulier : $m=1$ et $n=2$ (Kontodimas, 2004) $T_{opt} = T_{max} - (1/3)(T_{max} - T_{min})$
	Brière et al., 1999	Équation 53 Brière 1	$y = a * T * (T - T_{min}) * (T_{max} - T)^{1/m}$	-
		Équation 54 Brière 2	$y = a * T * (T - T_{min}) * (T_{max} - T)^{1/2}$	Cas particulier : $m=2$
	Yin et al., 1995	Équation 55 Bêta1	$y = R_{max} \left[\left(\frac{T - T_{min}}{T_{opt} - T_{min}} \right) \left(\frac{T_{max} - T}{T_{max} - T_{opt}} \right)^{\frac{T_{max} - T_{opt}}{T_{max} - T_{min}}} \right]^c$	-
		Équation 56 Bêta 2	$y = R_{max} \left(\frac{T - T_{min}}{T_{opt} - T_{min}} \right) \left(\frac{T_{max} - T}{T_{max} - T_{opt}} \right)^{\frac{T_{max} - T_{opt}}{T_{max} - T_{min}}}$	Cas particulier : $c=1$ et/ou $T_{min}=0$ (Yan & Hunt, 1999)
	Graux, 2011	Équation 57	$y = R_{ref} \left(\frac{T - T_{min}}{T_{ref} - T_{min}} \right)^q \left(\frac{T_{max} - T}{T_{max} - T_{ref}} \right)$	$T_{opt} = (T_{min} + q * T_{max}) / (1 + q)$ T_{ref} – Température de référence (où $y=R_{ref}$)

Annexe 3—Paramétrages de la courbe bêta de [Graux \(2011\)](#) (Equation 2) obtenus à la suite d'ajustements sur les données expérimentales de croissance et de développement de la luzerne et de la fêtuque élevée (LAR = leaf appearance rate ; LER = leaf elongation rate ; RER = radicle elongation rate ; IER = internode elongation rate ; SER = stem elongation rate ; CER = coleoptile elongation rate)

Specie	Cultivar	Process	Tmin	Topt	Tmax	Rtref	Rmax	q
Alfalfa	Harpe	LAR	-20.5 ± 6.2	29.3	40.0 ± 0.1	0.018 ± 0.0003	0.025	4.68 ± 0.69
	Barmed		-13.1 ± 3.4	29.1	40.0 ± 0.1	0.019 ± 0.0003	0.026	3.85 ± 0.38
	G3		-7.7 ± 12.7	29	40.0 ± 1.7	0.020 ± 0.0013	0.028	3.33 ± 1.78
	7_7		-15.9 ± 25.1	28.6	39.1 ± 1.5	0.021 ± 0.0012	0.029	4.25 ± 1.22
	6_10		-21.0 ± 23.1	29.8	40.1 ± 0.3	0.018 ± 0.0012	0.026	4.92 ± 2.65
	8_2		-18.3 ± 14.4	29.6	40.1 ± 0.2	0.019 ± 0.0008	0.028	4.57 ± 1.66
	Harpe + Barmed		-15.9 ± 3.1	29.2	40.0 ± 0.1	0.019 ± 0.0002	0.027	4.17 ± 0.35
	Harpe	LER	-4.2 ± 5.5	28.5	40.2 ± 0.5	0.18 ± 0.007	0.24	2.79 ± 0.66
	Barmed		-4.2 ± 5.6	27.9	39.3 ± 0.8	0.20 ± 0.006	0.26	2.81 ± 0.77
	G3		-0.2 ± 3.0	27.5	40.1 ± 0.4	0.22 ± 0.009	0.27	2.19 ± 0.37
	7_7		0.07 ± 5.1	27.5	40.1 ± 0.5	0.21 ± 0.009	0.26	2.18 ± 0.54
	6_10		-7.7 ± 12.9	28.7	39.6 ± 2.0	0.20 ± 0.009	0.27	3.35 ± 1.82
	8_2		0.2 ± 4.5	27.9	39.7 ± 1.5	0.16 ± 0.005	0.21	2.36 ± 0.66
	Harpe + Barmed		-2.7 ± 3.0	28.1	40.1 ± 0.3	0.19 ± 0.005	0.24	2.57 ± 0.36
	Harpe	RER	-3.5 ± 3.6	27.2	38.3 ± 0.5	0.66 ± 0.02	0.84	2.78 ± 0.50
	Barmed		-11.5 ± 8.3	29	39.6 ± 0.8	0.54 ± 0.02	0.76	3.81 ± 1.12
	Harpe + Barmed		-6.2 ± 3.7	28	39.0 ± 0.4	0.60 ± 0.01	0.79	3.12 ± 0.51
	Harpe	IER	-0.1 ± 5.5	27.6	37.2 ± 1.3	0.22 ± 0.01	0.31	2.89 ± 0.94
	Barmed		1.3 ± 3.6	28.4	38.1 ± 0.7	0.24 ± 0.01	0.36	2.79 ± 0.64
	Harpe + Barmed		1.5 ± 2.9	28.1	38.3 ± 0.7	0.23 ± 0.01	0.33	2.61 ± 0.49
	Harpe	SER	5.0 ± 3.1	28.7	37.4 ± 0.4	0.48 ± 0.02	0.83	2.72 ± 0.56
	Barmed		5.0 ± 3.3	28.8	37.8 ± 0.5	0.50 ± 0.02	0.85	2.63 ± 0.57
	Harpe + Barmed		5.0 ± 2.3	28.7	37.6 ± 0.3	0.49 ± 0.02	0.84	2.67 ± 0.40
Tall fescue	Soni	LAR	-90.2 ± 56.3	29.1	39.1 ± 0.4	0.0080 ± 0.0003	0.01	11.90 ± 14.4
	Centurion		-37.7 ± 38.1	27	38.7 ± 0.5	0.0091 ± 0.0003	0.01	5.52 ± 3.72
	Soni + Centurion		-84.5 ± 84.8	27.9	38.9 ± 0.3	0.0085 ± 0.0002	0.01	10.20 ± 8.31
	Soni	LER	-31.3 ± 13.9	26.5	38.1 ± 0.2	1.41 ± 0.02	1.63	4.96 ± 1.39
	Centurion		-27.5 ± 13.8	26.2	38.5 ± 0.4	1.39 ± 0.03	1.58	4.38 ± 1.35
	31_10		-9.2 ± 9.5	26.3	38.0 ± 0.4	0.98 ± 0.05	1.17	3.02 ± 0.72
	26_10		-38.0 ± 54.6	27.7	38.6 ± 0.5	0.80 ± 0.04	0.99	6.04 ± 5.71
	25_10		-18.6 ± 14.0	27.3	38.4 ± 0.3	0.92 ± 0.04	1.13	4.13 ± 1.60
	24_10		-33.0 ± 13.2	26.8	38.2 ± 1.2	0.69 ± 0.05	0.82	5.27 ± 3.69
	Soni + Centurion		-30.2 ± 10.1	26.4	38.3 ± 0.2	1.40 ± 0.02	1.60	4.74 ± 1.00
	Soni	RER	-21.1 ± 11.9	25.7	36.5 ± 0.3	0.38 ± 0.01	0.43	4.32 ± 1.36
	Centurion		-36.1 ± 13.4	25.7	36.1 ± 0.2	0.34 ± 0.02	0.39	5.94 ± 1.49
	Soni + Centurion		-27.4 ± 7.9	25.7	36.3 ± 0.2	0.36 ± 0.01	0.41	5.01 ± 0.88
	Soni	CER	-9.0 ± 2.5	26.6	36.9 ± 0.2	0.50 ± 0.02	0.61	3.46 ± 0.33
	Centurion		-10.5 ± 4.5	26.3	37.0 ± 0.3	0.47 ± 0.01	0.56	3.46 ± 0.56
	Soni + Centurion		-9.7 ± 2.5	26.5	37.0 ± 0.2	0.48 ± 0.01	0.58	3.45 ± 0.31

Annexe 4—Results of the sequence of pairwise statistical tests run to compare the different genotypes in their temperature response for a) absolute leaf elongation rate in tall fescue, b) absolute leaf elongation rate in alfalfa and c) absolute leaf appearance rate in alfalfa. P_1 , P_2 and P_3 refer to the p-values of the Kolmogorov-Smirnov, Student and lack-of-fit tests, respectively. The hypothesis of identical response curves was rejected if one test at least was rejected. Description of the statistical method used is given in Figure 22.

(a)	Centurion	Soni	24_10	25_10	26_10	31_10
Centurion		$P_1 = 0.26$ $P_2 = 0.27$ $P_3 = 0.97$	$P_1 = 0.24$ $P_2 < 10^{-10}$ $P_3 < 10^{-5}$	$P_1 = 0.04$ $P_2 < 10^{-10}$ $P_3 = 0.02$	$P_1 = 0.10$ $P_2 < 10^{-10}$ $P_3 < 10^{-2}$	$P_1 = 0.03$ $P_2 < 10^{-10}$ $P_3 < 10^{-2}$
Soni	$P_1 = 0.13$ $P_2 = 0.25$ $P_3 = 0.97$		$P_1 = 0.56$ $P_2 < 10^{-10}$ $P_3 < 10^{-6}$	$P_1 = 0.20$ $P_2 < 10^{-10}$ $P_3 < 10^{-2}$	$P_1 = 0.55$ $P_2 < 10^{-10}$ $P_3 < 10^{-3}$	$P_1 = 0.06$ $P_2 < 10^{-10}$ $P_3 < 10^{-2}$
24_10	$P_1 = 0.48$ $P_2 < 10^{-10}$ $P_3 < 10^{-10}$	$P_1 = 0.33$ $P_2 < 10^{-10}$ $P_3 < 10^{-10}$		$P_1 = 0.88$ $P_2 < 10^{-6}$ $P_3 < 10^{-2}$	$P_1 = 0.99$ $P_2 < 10^{-3}$ $P_3 = 0.09$	$P_1 = 0.66$ $P_2 < 10^{-5}$ $P_3 < 10^{-2}$
25_10	$P_1 = 0.45$ $P_2 < 10^{-10}$ $P_3 < 10^{-7}$	$P_1 = 0.56$ $P_2 < 10^{-10}$ $P_3 < 10^{-7}$	$P_1 = 0.96$ $P_2 < 10^{-3}$ $P_3 < 10^{-3}$		$P_1 = 0.96$ $P_2 = 0.06$ $P_3 = 0.11$	$P_1 = 0.60$ $P_2 = 0.23$ $P_3 = 0.12$
26_10	$P_1 = 0.72$ $P_2 < 10^{-8}$ $P_3 < 10^{-7}$	$P_1 = 0.72$ $P_2 < 10^{-8}$ $P_3 < 10^{-9}$	$P_1 = 0.87$ $P_2 < 10^{-3}$ $P_3 = 0.05$	$P_1 = 0.80$ $P_2 = 0.02$ $P_3 = 0.02$		$P_1 = 0.98$ $P_2 = 0.28$ $P_3 = 0.01$
31_10	$P_1 = 0.80$ $P_2 < 10^{-10}$ $P_3 < 10^{-5}$	$P_1 = 0.81$ $P_2 < 10^{-10}$ $P_3 < 10^{-5}$	$P_1 = 0.83$ $P_2 < 10^{-3}$ $P_3 = 0.05$	$P_1 = 0.99$ $P_2 = 0.57$ $P_3 = 0.73$	$P_1 = 0.99$ $P_2 = 0.14$ $P_3 = 0.41$	

(b)	Barmed	Harpe	G3	7_7	8_2	6_10
Barmed		$P_1 = 0.29$ $P_2 = 0.03$ $P_3 = 0.76$	$P_1 = 0.27$ $P_2 < 10^{-6}$ $P_3 = 0.53$	$P_1 = 0.23$ $P_2 = 0.42$ $P_3 = 0.68$	$P_1 = 0.24$ $P_2 < 10^{-10}$ $P_3 = 0.07$	$P_1 = 0.16$ $P_2 < 10^{-3}$ $P_3 = 0.33$
Harpe	$P_1 = 0.05$ $P_2 = 0.07$ $P_3 = 0.83$		$P_1 = 0.61$ $P_2 < 10^{-9}$ $P_3 = 0.35$	$P_1 = 0.60$ $P_2 = 0.009$ $P_3 = 0.59$	$P_1 = 0.20$ $P_2 < 10^{-8}$ $P_3 = 0.50$	$P_1 = 0.14$ $P_2 < 10^{-7}$ $P_3 = 0.28$
G3	$P_1 = 0.21$ $P_2 = 0.002$ $P_3 = 0.99$	$P_1 = 0.47$ $P_2 < 10^{-5}$ $P_3 = 0.10$		$P_1 = 0.13$ $P_2 = 0.007$ $P_3 = 0.46$	$P_1 = 0.72$ $P_2 < 10^{-10}$ $P_3 = 0.002$	$P_1 = 0.05$ $P_2 = 0.85$ $P_3 = 0.25$
7_7	$P_1 = 0.11$ $P_2 = 0.10$ $P_3 = 0.19$	$P_1 = 0.85$ $P_2 < 10^{-2}$ $P_3 = 0.19$	$P_1 = 0.68$ $P_2 = 0.10$ $P_3 = 0.16$		$P_1 = 0.91$ $P_2 < 10^{-9}$ $P_3 = 0.03$	$P_1 = 0.09$ $P_2 = 0.76$ $P_3 = 0.05$
8_2	$P_1 = 0.32$ $P_2 < 10^{-10}$ $P_3 = 0.05$	$P_1 = 0.21$ $P_2 < 10^{-6}$ $P_3 = 0.29$	$P_1 = 0.42$ $P_2 < 10^{-10}$ $P_3 = 0.001$	$P_1 = 0.59$ $P_2 < 10^{-10}$ $P_3 = 0.02$		$P_1 = 0.02$ $P_2 < 10^{-10}$ $P < 10^{-2}$
6_10	$P_1 = 0.43$ $P_2 = 0.10$ $P_3 = 0.72$	$P_1 = 0.17$ $P_2 = 0.002$ $P_3 = 0.62$	$P_1 = 0.84$ $P_2 = 0.38$ $P_3 = 0.80$	$P_1 = 0.90$ $P_2 = 0.26$ $P_3 = 0.76$	$P_1 = 0.20$ $P_2 < 10^{-7}$ $P_3 = 0.17$	

(c)	Barmed	Harpe	G3	7_7	8_2	6_10
Barmed		$P_1 = 0.47$ $P_2 = 0.89$ $P_3 = 0.67$	$P_1 = 0.18$ $P_2 = 0.04$ $P_3 = 0.49$	$P_1 = 0.83$ $P_2 < 10^{-6}$ $P_3 = 0.13$	$P_1 = 0.05$ $P_2 < 10^{-5}$ $P_3 = 0.28$	$P_1 = 0.07$ $P_2 = 0.18$ $P_3 = 0.56$
Harpe	$P_1 = 0.30$ $P_2 = 0.91$ $P_3 = 0.41$		$P_1 = 0.016$ $P_2 = 0.012$ $P_3 = 0.24$	$P_1 = 0.30$ $P_2 < 10^{-6}$ $P_3 = 0.04$	$P_1 = 0.005$ $P_2 < 10^{-6}$ $P_3 = 0.15$	$P_1 = 0.008$ $P_2 = 0.12$ $P_3 = 0.34$
G3	$P_1 = 0.31$ $P_2 = 0.54$ $P_3 = 0.93$	$P_1 = 0.34$ $P_2 = 0.57$ $P_3 = 0.88$		$P_1 = 0.67$ $P_2 = 0.51$ $P_3 = 0.77$	$P_1 = 0.67$ $P_2 = 0.40$ $P_3 = 0.90$	$P_1 = 0.32$ $P_2 = 0.93$ $P_3 = 0.93$
7_7	$P_1 = 0.98$ $P_2 = 0.21$ $P_3 = 0.66$	$P_1 = 0.97$ $P_2 = 0.21$ $P_3 = 0.57$	$P_1 = 0.99$ $P_2 = 0.44$ $P_3 = 0.81$		$P_1 = 0.97$ $P_2 = 0.91$ $P_3 = 0.61$	$P_1 = 0.94$ $P_2 = 0.38$ $P_3 = 0.57$
8_2	$P_1 = 0.24$ $P_2 = 0.16$ $P_3 = 0.39$	$P_1 = 0.27$ $P_2 = 0.15$ $P_3 = 0.38$	$P_1 = 0.56$ $P_2 = 0.46$ $P_3 = 0.53$	$P_1 = 0.14$ $P_2 = 0.77$ $P_3 = 0.18$		$P_1 = 0.32$ $P_2 = 0.30$ $P_3 = 0.58$
6_10	$P_1 = 0.83$ $P_2 = 0.75$ $P_3 = 0.81$	$P_1 = 0.96$ $P_2 = 0.72$ $P_3 = 0.81$	$P_1 = 0.85$ $P_2 = 0.80$ $P_3 = 0.79$	$P_1 = 0.84$ $P_2 = 0.34$ $P_3 = 0.42$	$P_1 = 0.53$ $P_2 = 0.42$ $P_3 = 0.80$	

Annexe 5—Results of the sequence of pairwise statistical tests run to compare the different genotypes in their temperature response for a) normalised leaf elongation rate in tall fescue, b) normalised leaf elongation rate in alfalfa and c) normalised leaf appearance rate in alfalfa. P_1 , P_2 and P_3 refer to the p-values of the Kolmogorov-Smirnov, Student and lack-of-fit tests, respectively. The hypothesis of identical response curves was rejected if one test at least was rejected.

(a)	Centurion	Soni	24_10	25_10	26_10	31_10
Centurion		$P_1 = 0.05$ $P_2 = 0.90$ $P_3 = 0.99$	$P_1 = 0.07$ $P_2 = 0.74$ $P_3 = 0.99$	$P_1 = 0.06$ $P_2 = 0.04$ $P_3 = 0.88$	$P_1 = 0.01$ $P_2 = 0.81$ $P_3 = 0.92$	$P_1 = 0.06$ $P_2 = 0.11$ $P_3 = 0.90$
Soni	$P_1 = 0.06$ $P_2 = 0.51$ $P_3 = 0.38$		$P_1 = 0.05$ $P_2 = 0.71$ $P_3 = 0.99$	$P_1 = 0.28$ $P_2 = 0.11$ $P_3 = 0.92$	$P_1 = 0.04$ $P_2 = 0.54$ $P_3 = 0.95$	$P_1 = 0.31$ $P_2 = 0.22$ $P_3 = 0.96$
24_10	$P_1 = 0.42$ $P_2 = 0.34$ $P_3 = 0.81$	$P_1 = 0.99$ $P_2 = 0.99$ $P_3 = 0.72$		$P_1 = 0.88$ $P_2 = 0.20$ $P_3 = 0.81$	$P_1 = 0.46$ $P_2 = 0.11$ $P_3 = 0.80$	$P_1 = 0.88$ $P_2 = 0.19$ $P_3 = 0.82$
25_10	$P_1 = 0.11$ $P_2 = 0.37$ $P_3 = 0.32$	$P_1 = 0.94$ $P_2 = 0.47$ $P_3 = 0.49$	$P_1 = 0.83$ $P_2 = 0.49$ $P_3 = 0.62$		$P_1 = 0.41$ $P_2 = 0.35$ $P_3 = 0.92$	$P_1 = 0.84$ $P_2 = 0.96$ $P_3 = 0.76$
26_10	$P_1 = 0.69$ $P_2 = 0.50$ $P_3 = 0.31$	$P_1 = 0.77$ $P_2 = 0.51$ $P_3 = 0.29$	$P_1 = 0.90$ $P_2 = 0.55$ $P_3 = 0.42$	$P_1 = 0.70$ $P_2 = 0.65$ $P_3 = 0.29$		$P_1 = 0.95$ $P_2 = 0.51$ $P_3 = 0.20$
31_10	$P_1 = 0.98$ $P_2 = 0.68$ $P_3 = 0.75$	$P_1 = 0.99$ $P_2 = 0.69$ $P_3 = 0.86$	$P_1 = 0.99$ $P_2 = 0.67$ $P_3 = 0.89$	$P_1 = 0.99$ $P_2 = 0.71$ $P_3 = 0.87$	$P_1 = 0.99$ $P_2 = 0.22$ $P_3 = 0.72$	

(b)	Barmed	Harpe	G3	7_7	8_2	6_10
Barmed		$P_1 = 0.43$ $P_2 = 0.18$ $P_3 = 0.89$	$P_1 = 0.22$ $P_2 = 0.45$ $P_3 = 0.96$	$P_1 = 0.36$ $P_2 = 0.83$ $P_3 = 0.96$	$P_1 = 0.63$ $P_2 = 0.44$ $P_3 = 0.96$	$P_1 = 0.41$ $P_2 = 0.21$ $P_3 = 0.73$
Harpe	$P_1 = 0.11$ $P_2 = 0.16$ $P_3 = 0.94$		$P_1 = 0.08$ $P_2 = 0.04$ $P_3 = 0.91$	$P_1 = 0.14$ $P_2 = 0.12$ $P_3 = 0.96$	$P_1 = 0.16$ $P_2 = 0.05$ $P_3 = 0.94$	$P_1 = 0.19$ $P_2 = 0.86$ $P_3 = 0.98$
G3	$P_1 = 0.09$ $P_2 = 0.45$ $P_3 = 0.62$	$P_1 = 0.11$ $P_2 = 0.11$ $P_3 = 0.52$		$P_1 = 0.13$ $P_2 = 0.73$ $P_3 = 0.70$	$P_1 = 0.15$ $P_2 = 0.97$ $P_3 = 0.68$	$P_1 = 0.10$ $P_2 = 0.11$ $P_3 = 0.51$
7_7	$P_1 = 0.58$ $P_2 = 0.96$ $P_3 = 0.29$	$P_1 = 0.41$ $P_2 = 0.57$ $P_3 = 0.27$	$P_1 = 0.74$ $P_2 = 0.67$ $P_3 = 0.36$		$P_1 = 0.64$ $P_2 = 0.62$ $P_3 = 0.64$	$P_1 = 0.38$ $P_2 = 0.58$ $P_3 = 0.26$
8_2	$P_1 = 0.02$ $P_2 = 0.70$ $P_3 = 0.80$	$P_1 = 0.03$ $P_2 = 0.41$ $P_3 = 0.92$	$P_1 = 0.03$ $P_2 = 0.92$ $P_3 = 0.98$	$P_1 = 0.03$ $P_2 = 0.95$ $P_3 = 0.99$		$P_1 = 0.06$ $P_2 = 0.41$ $P_3 = 0.93$
6_10	$P_1 = 0.53$ $P_2 = 0.96$ $P_3 = 0.90$	$P_1 = 0.73$ $P_2 = 0.77$ $P_3 = 0.93$	$P_1 = 0.95$ $P_2 = 0.66$ $P_3 = 0.93$	$P_1 = 0.81$ $P_2 = 0.76$ $P_3 = 0.91$	$P_1 = 0.75$ $P_2 = 0.60$ $P_3 = 0.89$	

(c)	Barmed	Harpe	G3	7_7	8_2	6_10
Barmed		$P_1 = 0.18$ $P_2 = 0.087$ $P_3 = 0.17$	$P_1 = 0.26$ $P_2 = 0.20$ $P_3 = 0.15$	$P_1 = 0.09$ $P_2 = 0.65$ $P_3 = 0.82$	$P_1 = 0.06$ $P_2 = 0.05$ $P_3 = 0.74$	$P_1 = 0.15$ $P_2 = 0.14$ $P_3 = 0.17$
Harpe	$P_1 = 0.58$ $P_2 = 0.10$ $P_3 = 0.12$		$P_1 = 0.24$ $P_2 = 0.05$ $P_3 = 0.12$	$P_1 = 0.26$ $P_2 = 0.05$ $P_3 = 0.46$	$P_1 = 0.15$ $P_2 = 0.65$ $P_3 = 0.56$	$P_1 = 0.08$ $P_2 = 0.14$ $P_3 = 0.13$
G3	$P_1 = 0.27$ $P_2 = 0.74$ $P_3 = 0.31$	$P_1 = 0.23$ $P_2 = 0.38$ $P_3 = 0.32$		$P_1 = 0.29$ $P_2 = 0.83$ $P_3 = 0.99$	$P_1 = 0.53$ $P_2 = 0.31$ $P_3 = 0.85$	$P_1 = 0.57$ $P_2 = 0.18$ $P_3 = 0.32$
7_7	$P_1 = 0.99$ $P_2 = 0.83$ $P_3 = 0.97$	$P_1 = 0.99$ $P_2 = 0.52$ $P_3 = 0.97$	$P_1 = 0.98$ $P_2 = 0.92$ $P_3 = 0.95$		$P_1 = 0.96$ $P_2 = 0.50$ $P_3 = 0.93$	$P_1 = 0.97$ $P_2 = 0.36$ $P_3 = 0.87$
8_2	$P_1 = 0.40$ $P_2 = 0.54$ $P_3 = 0.61$	$P_1 = 0.31$ $P_2 = 0.95$ $P_3 = 0.40$	$P_1 = 0.60$ $P_2 = 0.33$ $P_3 = 0.34$	$P_1 = 0.27$ $P_2 = 0.48$ $P_3 = 0.33$		$P_1 = 0.34$ $P_2 = 0.71$ $P_3 = 0.43$
6_10	$P_1 = 0.95$ $P_2 = 0.47$ $P_3 = 0.36$	$P_1 = 0.96$ $P_2 = 0.73$ $P_3 = 0.36$	$P_1 = 0.91$ $P_2 = 0.34$ $P_3 = 0.35$	$P_1 = 0.90$ $P_2 = 0.42$ $P_3 = 0.86$	$P_1 = 0.83$ $P_2 = 0.80$ $P_3 = 0.94$	

Annexe 6—Results of the sequence of pairwise statistical tests run to compare the temperate and Mediterranean cultivars in their temperature response for a) normalised leaf appearance, radicle elongation and coleoptile elongation rates in tall fescue and b) normalised radicle, internode and shoot elongation rates in alfalfa. P_1 , P_2 and P_3 refer to the p-values of the Kolmogorov-Smirnov, Student and lack-of-fit tests, respectively. The hypothesis of identical response curves was rejected if one test at least was rejected.

(a)	LAR	RER	CER
	Centurion		
Soni	$P_1 = 0.67$ $P_2 = 0.15$ $P_3 = 0.77$	$P_1 = 0.11$ $P_2 = 0.83$ $P_3 = 0.89$	$P_1 = 0.06$ $P_2 = 0.99$ $P_3 = 0.68$
	Soni		
Centurion	$P_1 = 0.19$ $P_2 = 0.12$ $P_3 = 0.73$	$P_1 = 0.91$ $P_2 = 0.83$ $P_3 = 0.86$	$P_1 = 0.07$ $P_2 = 0.94$ $P_3 = 0.76$

(b)	RER	IER	SER
	Barmed		
Harpe	$P_1 < 10^{-2}$ $P_2 < 10^{-5}$ $P_3 = 0.63$	$P_1 = 0.55$ $P_2 = 0.78$ $P_3 = 0.90$	$P_1 = 0.15$ $P_2 = 0.82$ $P_3 = 0.30$
	Harpe		
Barmed	$P_1 < 10^{-2}$ $P_2 < 10^{-5}$ $P_3 = 0.37$	$P_1 = 0.54$ $P_2 = 0.78$ $P_3 = 0.90$	$P_1 = 0.06$ $P_2 = 0.82$ $P_3 = 0.30$

Annexe 7—Results of the sequence of pairwise statistical tests run to compare the normalised temperature responses of different processes in a) tall fescue and b) alfalfa. Data from temperate and Mediterranean cultivars were analysed together. P_1 , P_2 and P_3 refer to the p-values of the Kolmogorov-Smirnov, Student and lack-of-fit tests, respectively. The hypothesis of identical response curves was rejected if one test at least was rejected.

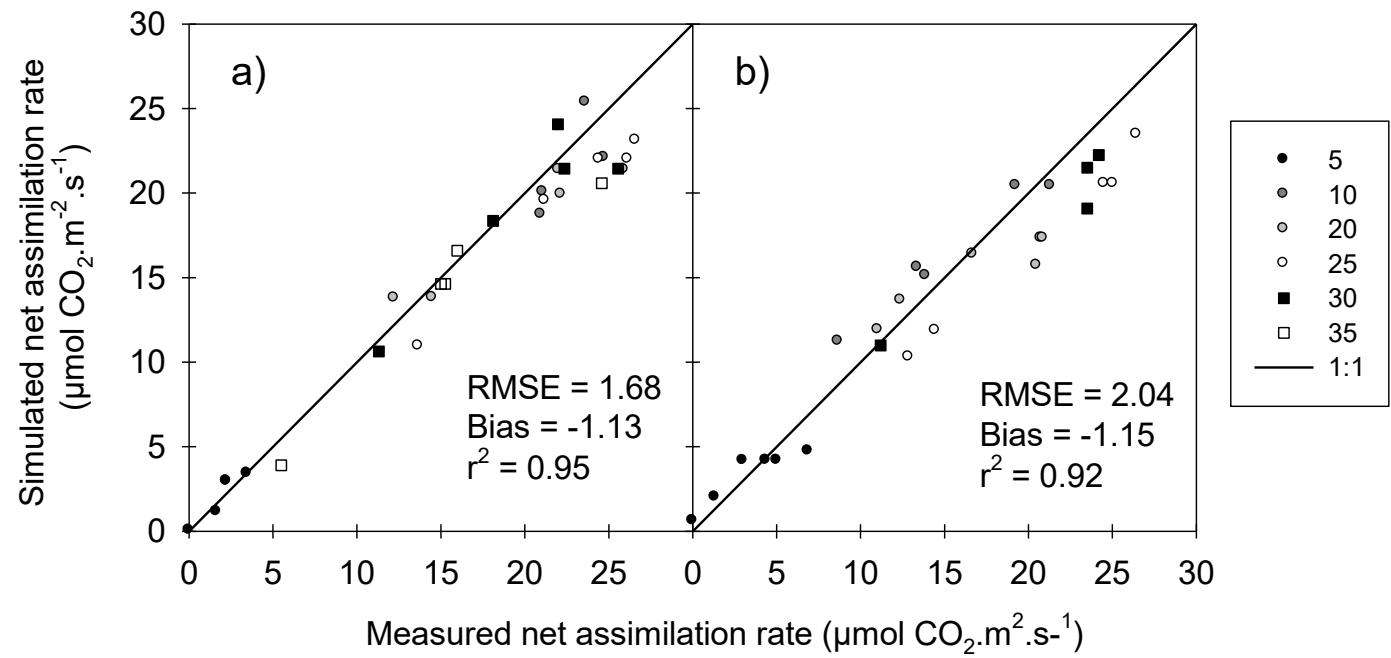
(a)	LAR	LER	RER	CER
LAR		$P_1 = 0.10$ $P_2 = 0.02$ $P_3 = 0.68$	$P_1 = 0.26$ $P_2 < 10^{-6}$ $P_3 = 0.15$	$P_1 = 0.07$ $P_2 < 10^{-7}$ $P_3 = 0.17$
LER	$P_1 = 0.02$ $P_2 < 10^{-10}$ $P_3 = 0.83$		$P_1 = 0.02$ $P_2 < 10^{-10}$ $P_3 = 0.80$	$P_1 = 0.05$ $P_2 < 10^{-10}$ $P_3 = 0.71$
RER	$P_1 = 0.04$ $P_2 < 10^{-10}$ $P_3 = 0.10$	$P_1 = 0.25$ $P_2 < 10^{-10}$ $P_3 = 0.52$		$P_1 < 10^{-2}$ $P_2 = 0.48$ $P_3 = 0.70$
CER	$P_1 = 0.001$ $P_2 < 10^{-10}$ $P_3 = 0.12$	$P_1 < 10^{-5}$ $P_2 < 10^{-10}$ $P_3 = 0.43$	$P_1 < 10^{-3}$ $P_2 = 0.88$ $P_3 = 0.49$	

(b)	LAR	LER	RER	SER	IER
LAR		$P_1 = 0.04$ $P_2 < 10^{-10}$ $P_3 = 0.37$	$P_1 < 10^{-2}$ $P_2 < 10^{-10}$ $P_3 = 0.21$	$P_1 < 10^{-5}$ $P_2 < 10^{-2}$ $P < 10^{-5}$	$P_1 = 0.11$ $P_2 < 10^{-10}$ $P = 0.03$
LER	$P_1 = 0.04$ $P_2 = 0.001$ $P_3 = 0.91$		$P_1 = 0.06$ $P_2 = 0.64$ $P_3 = 0.97$	$P_1 = 0.02$ $P_2 = 0.79$ $P = 0.01$	$P = 0.09$ $P_2 = 0.04$ $P_3 = 0.79$
RER	$P_1 = 0.003$ $P_2 < 10^{-5}$ $P_3 = 0.81$	$P_1 = 0.06$ $P_2 = 0.93$ $P_3 = 0.96$		$P_1 < 10^{-7}$ $P_2 = 0.99$ $P_3 = 0.13$	$P_1 < 10^{-2}$ $P_2 < 10^{-2}$ $P_3 = 0.81$
SER	$P_1 < 10^{-10}$ $P_2 = 0.09$ $P = 0.05$	$P_1 < 10^{-10}$ $P_2 = 0.30$ $P = 0.05$	$P_1 < 10^{-10}$ $P_2 = 0.23$ $P_3 = 0.08$		$P_1 < 10^{-8}$ $P_2 < 10^{-2}$ $P_3 = 0.23$
IER	$P = 0.34$ $P_2 = 10^{-7}$ $P_3 = 0.42$	$P_1 = 0.15$ $P_2 < 10^{-3}$ $P_3 = 0.64$	$P_1 = 0.11$ $P_2 < 10^{-3}$ $P_3 = 0.70$	$P_1 = 0.02$ $P_2 < 10^{-2}$ $P_3 = 0.36$	

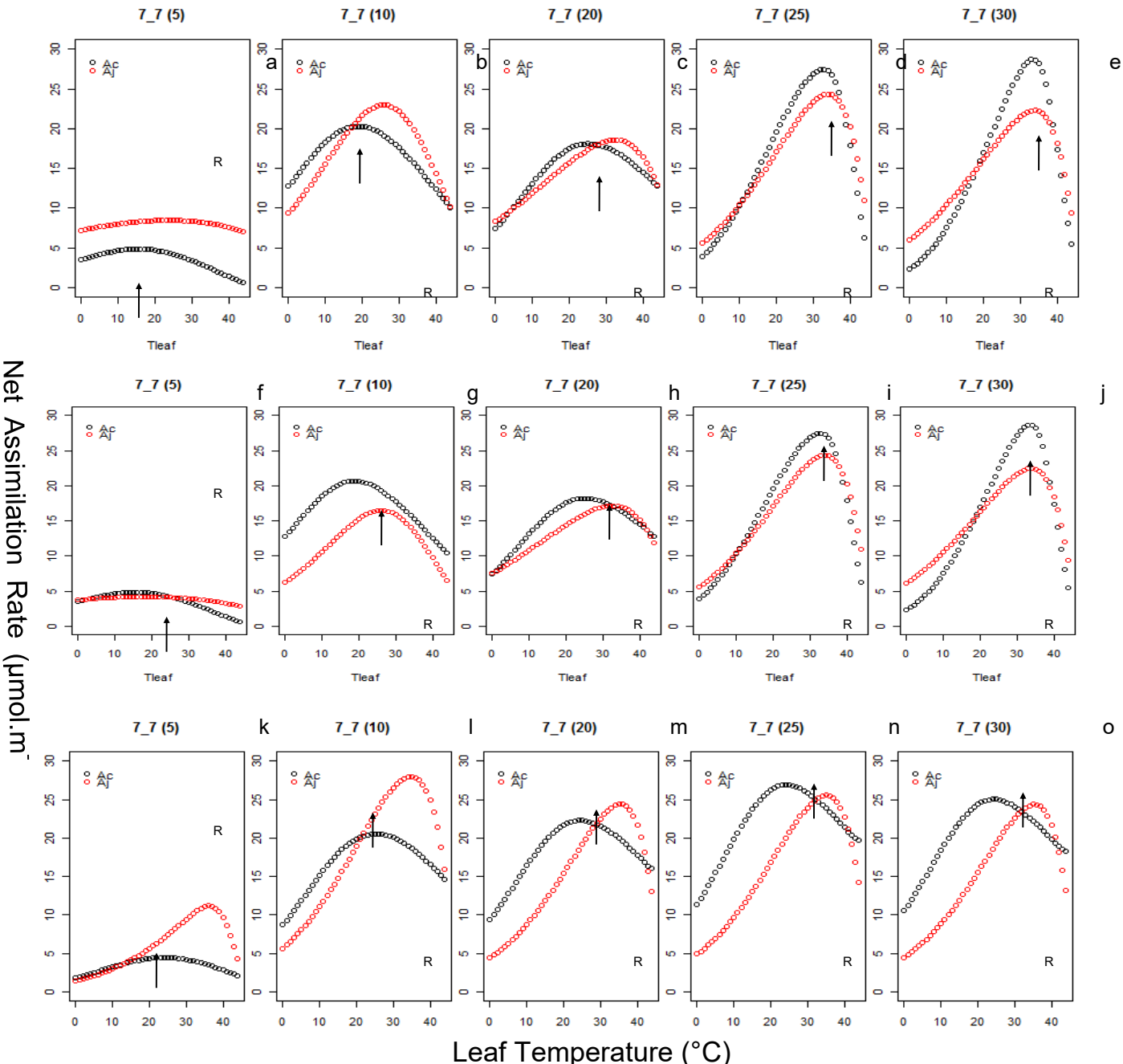
Annexe 8—Parameters for temperature dependencies of the maximum rate of Rubisco carboxylation (V_{cmax}) and the maximum electron transport rate (J_{max}) for each growth temperature. Increasing response curves were fitted using Eqn 2, while responses displaying a decline at high leaf temperatures were fitted using Eqn 3. P^{25} stands for the parameter value at 25°C. No fit was possible at 35°C for heat-bleached leaves from the 7_7 genotype.

Parameter	Genotype	T_{growth} (°C)	P^{25} ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	C (no unit)	ΔH_a (J.mol^{-1})	ΔS ($\text{J.mol}^{-1}.\text{K}^{-1}$)	ΔH_d (J.mol^{-1})
V_{cmax}	7_7	5	17.1	14.304	35.323		
	G3	5	13.0	14.304	35.330		
	7_7	10	71.8	16.482	40.750		
	G3	10	95.0	19.857	49.124		
	7_7	20	77.0	21.119	52.607		
	G3	20	93.6	19.173	47.613		
	7_7	25	92.8	30.887	76.594	1.008	316.542
	G3	25	89.6	21.262	52.455		
	7_7	30	86.1	35.274	87.447	1.014	317.459
	G3	30	89.3	22.027	54.294		
	7_7	35	-	-	-		
	G3	35	64.9	28.536	70.576		
	7_7	5	51.5	5.484	13.276	0.534	177.548
	G3	5	37.2	9.561	23.360	0.637	202.896
J_{max}	7_7	10	175.0	16.846	41.237	0.381	117.128
	G3	10	195.0	7.701	18.961	0.618	199.624
	7_7	20	138.8	11.972	29.928	0.558	177.682
	G3	20	161.5	14.085	34.897	0.638	200.275
	7_7	25	152.6	18.321	45.418	0.976	306.518
	G3	25	162.3	18.957	46.938	1.272	400.839
	7_7	30	140.0	16.634	41.242	0.979	307.947
	G3	30	148.0	18.951	46.776	1.272	400.951
	7_7	35	-	-	-	-	-
	G3	35	95.4	28.690	70.889	0.700	218.814

Annexe 9—Comparison of measured and simulated net assimilation rates ($\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) for alfalfa leaves from the two temperate (G3, a) and Mediterranean (7_7, b) cuttings studied. Different symbols reflect different growth temperatures.



Annexe 10—Predicted responses to leaf temperature of the RuBP carboxylation limited (black, A_c) and the RuBP regeneration limited (red, A_r) assimilation rates at growth temperatures ranging from 5°C to 35°C under three scenarios: i) using photosynthetic parameters actually measured on the 7_7 cutting and reflecting changes in the $J_{\max}^{25}/V_{\max}^{25}$ ratios and $J_{\max}$ and $V_{\max}$ temperature dependencies (a-e), ii) assuming a constant $J_{\max}^{25}/V_{\max}^{25}$ ratio across growth temperatures (f-j) or iii) assuming unchanged temperature dependencies across growth temperatures (k-o). Arrows indicate the predicted optimal temperature of A_{400} .



Annexe 11.1—Paramétrage du fichier « plante » de la fétuque

codeplante
fou
codemonocot
2
alphaco2
1.20000
tdmin
3
tdmax
29
codetemp
2
codegdh
1
coeflevamf
1.00000
coefamflax
1.00000
coeflaxsen
1.00000
coefsenlan
1.00000
coeflevdrp
1.00000
coefdrpmat
1.00000
coefflodrp
1.00000
codephot
1
phobase
8.000
phosat
24.000
coderetflo
2
stressdev
0.20000
codebfroid
1
jvcmini
7.00000
julvernal
274
tfroid
6.50000
ampfroid
20.00000
stdordebour
100.000
tdmindeb
5.00000
tdmaxdeb
25.00000
codedormance
3
ifindorm
70
q10
3.00000
idebdorm
300
codegdhdeb
2
codeperenne
2
codegermin

1
tgmin
5.00000
stpltger
50.00000
potgermi
-1.60000
nbjgerlim
50
propigermi
1.00000
codehypo
1
belong
0.01200
celong
3.20000
elmax
8.00000
nlevlim1
10
nlevlim2
50
vigueurbat
1.00000
laipantule
0.00000
nbfeuilplant
0
masecplantule
0.50000
zracplantule
2.00000
phyllotherme
120.00000
bdens
7.00000
laicomp
0.24300
hautbase
0.02000
hautmax
0.70000
tcxstop
40.00000
codelaitr
1
vlaimax
2.20000
pentlaimax
5.50000
udlaimax
3.00000
ratiodurvieI
1.00000
tcmin
3
tcmax
29
ratiosen
0.80000
abscission
0.00000
parazofmorte

13.00000
innturgmin
-0.80000
dlaimin
0.00000
codlainet
2
dlaimax
0.2512
tustressmin
0.70000
dlaimaxbrut
0.000431
durviesupmax
0.00000
innsen
1.00000
rapsenturg
0.00000
codestrphot
2
phobasesen
12.00000
dltamsmaxsen
0.01000
dltamsminsen
0.15000
alphaphot
200.00000
tauxrecouvmax
1.00000
tauxrecouvkmx
1.00000
pentrecouv
4.50000
infrecouv
0.85000
codetransrad
1
extin
0.88000
ktrou
1.00000
forme
2
rapforme
4.00000
adfol
1.00000
dfolbas
5.00000
dfolhaut
5.00000
temin
3.00000
temax
40.00000
teopt
15.00000
teoptbis
30.00000
efcroijuv
1.46
efcroiveg

3.38
efcroirepro
5.4
remobres
0.20000
coefmshaut
8.00000
slamax
399
slamin
150.000
tigefeuil
1.8
envfruit
0.00000
sea
0.00000
codeindetermin
1
nbigrain
30
cgrain
0.000
cgrainv0
0.000
nbgrmin
6000.000
codeir
1
vitircarb
0.01100
irmax
0.55000
vitircarbT
0.00070
nboite
10
allocfrmax
0.60000
afpf
0.40000
bfpf
4.32000
cfpf
0.00000
dfpf
0.20000
stdrpnou
300.00000
spfrmin
0.75000
spfrmax
1.00000
splamin
0.10000
splaimax
1.00000
codcalinfo
2
nbinflo
2.00000
inflomax
5.00000
pentinflores

0.80000
codetrem
2
tminrem
0.00000
tmaxrem
28.00000
vitpropsucre
0.00000
vitprophuile
0.00000
vitirazo
0.01757
sensanox
0.00000
stoprac
sen
sensrsec
0.90000
contrdamax
0.50000
codetemp
1
coderacine
2
zlabour
25.00000
zpente
41.00000
zprlim
93.00000
draclong
96.000
debsenrac
1000.000
lvfront
0.41000
longsperac
18182.000
codazorac
2
minefnra
0.00000
minazorac
0.10000
maxazorac
1.00000
codtrophrac
3
repracpermax
0.40000
repracpermin
0.20000
krepracperm
1.27000
repracseumax
0.40000
repracseumin
0.20000
krepracseu
1.27000
tletale
-20.00000
tdebgel

-1.00000
codgellev
2
nbfsgellev
2
tgellev10
-6.00000
tgellev90
-20.50000
codgeljuv
2
tgeljuv10
-6.00000
tgeljuv90
-20.50000
codgelveg
2
tgelveg10
-6.50000
tgelveg90
-20.90000
codgelflo
2
tgelflo10
0.00000
tgelflo90
-10.00000
psisto
12.52
psiturg
4.00000
h2ofeuilverte
0.90000
h2ofeuiljaune
0.15000
h2otigestruc
0.60000
h2oreserve
0.70000
h2ofrvert
0.40000
deshydbase
0.00800
tempdeshyd
0.00500
codebeso
1
kmax
1.08
rsmin
100.00000
codeintercept
2
mouillabil
0.00000
stemflowmax
0.00000
kstemflow
0.00000
Vmax1
0.00021
Kmabs1
50.000
Vmax2

0.00200
Kmabs2
25000.000
adil
3.51000
bdil
0.11000
masecNmax
0.20000
INNmin
0.47100
INNimin
-0.50000
inngrain1
1.00000
inngrain2
1.00000
codeplisoleN
2
adilmax
4.17000
bdilmax
0.11000
Nmeta
6.47000
masecmeta
0.04000
Nreserve
1.50000
codeINN
1
codelegume
2
stlevdno
84.00000
stdnofno
2300.00000
stfnofvino
0.00000
vitno
0.00370
profnod
40.00000
concNnodseuil
1.60000
concNrac0
0.82000
concNrac100
0.32000
tempnod1
0.00000
tempnod2
15.00000
tempnod3
25.00000
tempnod4
35.00000
codefixpot
1
fixmax
4.60000
fixmaxveg
30.00000
fixmaxgr

9.50000
codazofruit
1
stadebbchplt
00
stadebbchger
-99
stadebbchlev
-99
stadebbchamf
-99
stadebbchlax
-99
stadebbchsen
-99
stadebbchflo
-99
stadebbchdrp
-99
stadebbchnou
-99
stadebbchdebdes
-99
stadebbchmat
-99
stadebbchrec
99
stadebbchfindorm
-99
codevar
Luzerne
stlevamf
88
stamflax
1800
stlevdrp
1100
stflodrp
100
stdrpdcs
700.00
pgrainmaxi
0.0
adens
-0.38
croirac
0.061
durvieF
77
jvc
0.
sensiphot
0.5
stlaxsen
3000
stsenlan
2000.
nbgrmax
30000
stdrpmat
600
afruitpot
.00000
dureefruit
.00000

Annexe 11.2—Paramétrage du fichier « plante » de la luzerne

codeplante
fou
codemonocot
2
alphaco2
1.20000
tdmin
3
tdmax
29
codetemp
2
codegdh
1
coeflevamf
1.00000
coefamflax
1.00000
coeflaxsen
1.00000
coefsenlan
1.00000
coeflevdrp
1.00000
coefdrpmat
1.00000
coefflodrp
1.00000
codephot
1
phobase
8.000
phosat
24.000
coderetflo
2
stressdev
0.20000
codebfroid
1
jvcmini
7.00000
julvernal
274
tfroid
6.50000
ampfroid
20.00000
stdordebour
100.000
tdmindeb
5.00000
tdmaxdeb
25.00000
codedormance
3
ifindorm
70
q10
3.00000
idebdorm
300
codegdhdeb
2
codeperenne
2

codegermin
1
tgmin
5.00000
stpltger
50.00000
potgermi
-1.60000
nbjgerlim
50
propigermin
1.00000
codehypo
1
belong
0.01200
celong
3.20000
elmax
8.00000
nlevlim1
10
nlevlim2
50
vigueurbat
1.00000
laipantule
0.00000
nbfeuilplant
0
masecplantule
0.50000
zracplantule
2.00000
phyllotherme
120.00000
bdens
7.00000
laicomp
0.24300
hautbase
0.02000
hautmax
0.70000
tcxstop
40.00000
codelaitr
1
vlaimax
2.20000
pentlaimax
5.50000
udlaimax
3.00000
ratiodurvieI
1.00000
tcmin
3
tcmax
29
ratiosen
0.80000
abscission
0.00000

parazofmorte
13.00000
innturgmin
-0.80000
dlaimin
0.00000
codlainet
2
dlaimax
0.2512
tustressmin
0.70000
dlaimaxbrut
0.000431
durviesupmax
0.00000
innsen
1.00000
rapsenturg
0.00000
codestrphot
2
phobasesen
12.00000
dltamsmaxsen
0.01000
dltamsminsen
0.15000
alphaphot
200.00000
tauxrecouvmax
1.00000
tauxrecouvkmx
1.00000
pentrecouv
4.50000
infrecouv
0.85000
codetransrad
1
extin
0.88000
ktrou
1.00000
forme
2
rapforme
4.00000
adfol
1.00000
dfolbas
5.00000
dfolhaut
5.00000
temin
3.00000
temax
40.00000
teopt
15.00000
teoptbis
30.00000
efcroijuv
1.46

efcroiveg
3.38
efcroirepro
5.4
remobres
0.20000
coefmshaut
8.00000
slamax
399
slamin
150.000
tigefeuil
1.8
envfruit
0.00000
sea
0.00000
codeindetermin
1
nbjgrain
30
cgain
0.000
cgainv0
0.000
nbgrmin
6000.000
codeir
1
vitircarb
0.01100
irmax
0.55000
vitircarbT
0.00070
nboite
10
allocfrmax
0.60000
afpf
0.40000
bfpf
4.32000
cfpf
0.00000
dfpf
0.20000
stdrpnou
300.00000
spfrmin
0.75000
spfrmax
1.00000
splamin
0.10000
splimax
1.00000
codcalinflo
2
nbinflo
2.00000
inflomax
5.00000

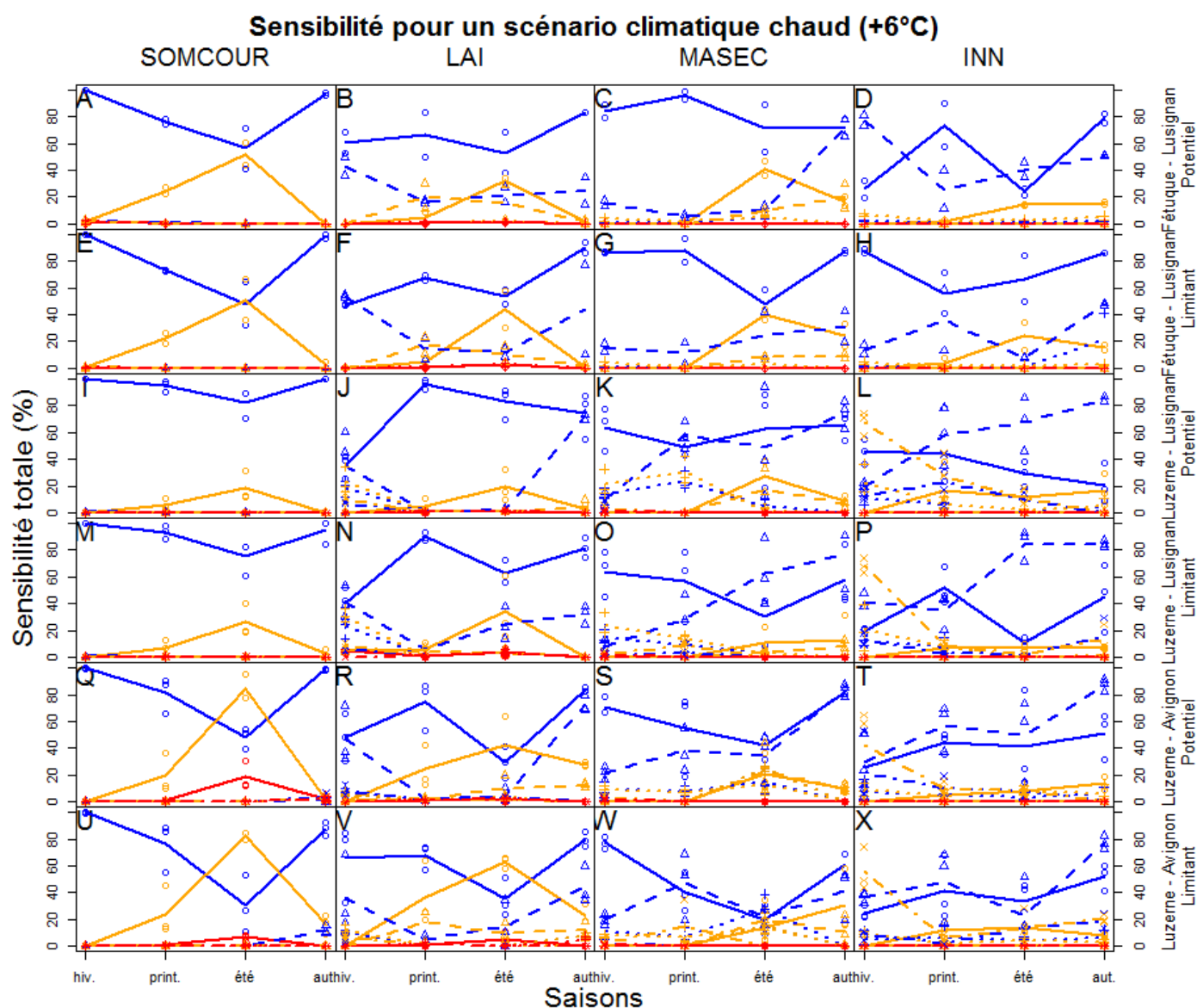
pentinflores
0.80000
codetrem
2
tminrem
0.00000
tmaxrem
28.00000
vitpropsucre
0.00000
vitprophuile
0.00000
vitirazo
0.01757
sensasox
0.00000
stoprac
sen
sensrsec
0.90000
contrdamax
0.50000
codetemp
1
coderacine
2
zlabour
25.00000
zpen
41.00000
zprlim
93.00000
draclong
96.000
debsenrac
1000.000
lvfront
0.41000
longsperac
18182.000
codazorac
2
minefnra
0.00000
minazorac
0.10000
maxazorac
1.00000
codtrophrac
3
repracpermax
0.40000
repracpermin
0.20000
krepracperm
1.27000
repracseumax
0.40000
repracseumin
0.20000
krepracseu
1.27000
tletale
-20.00000

tdebgl
-1.00000
codgellev
2
nbfgellev
2
tgellev10
-6.00000
tgellev90
-20.50000
codgeljuv
2
tgeljuv10
-6.00000
tgeljuv90
-20.50000
codgelveg
2
tgelveg10
-6.50000
tgelveg90
-20.90000
codgelflo
2
tgelflo10
0.00000
tgelflo90
-10.00000
psisto
12.52
psiturg
4.00000
h2ofeuilleverte
0.90000
h2ofeuillejaune
0.15000
h2otigestruc
0.60000
h2oreserve
0.70000
h2ofrvert
0.40000
deshydbase
0.00800
tempdeshyd
0.00500
codebeso
1
kmax
1.08
rsmin
100.00000
codeintercept
2
mouillabil
0.00000
stemflowmax
0.00000
kstemflow
0.00000
Vmax1
0.00021
Kmabs1
50.000
Vmax2

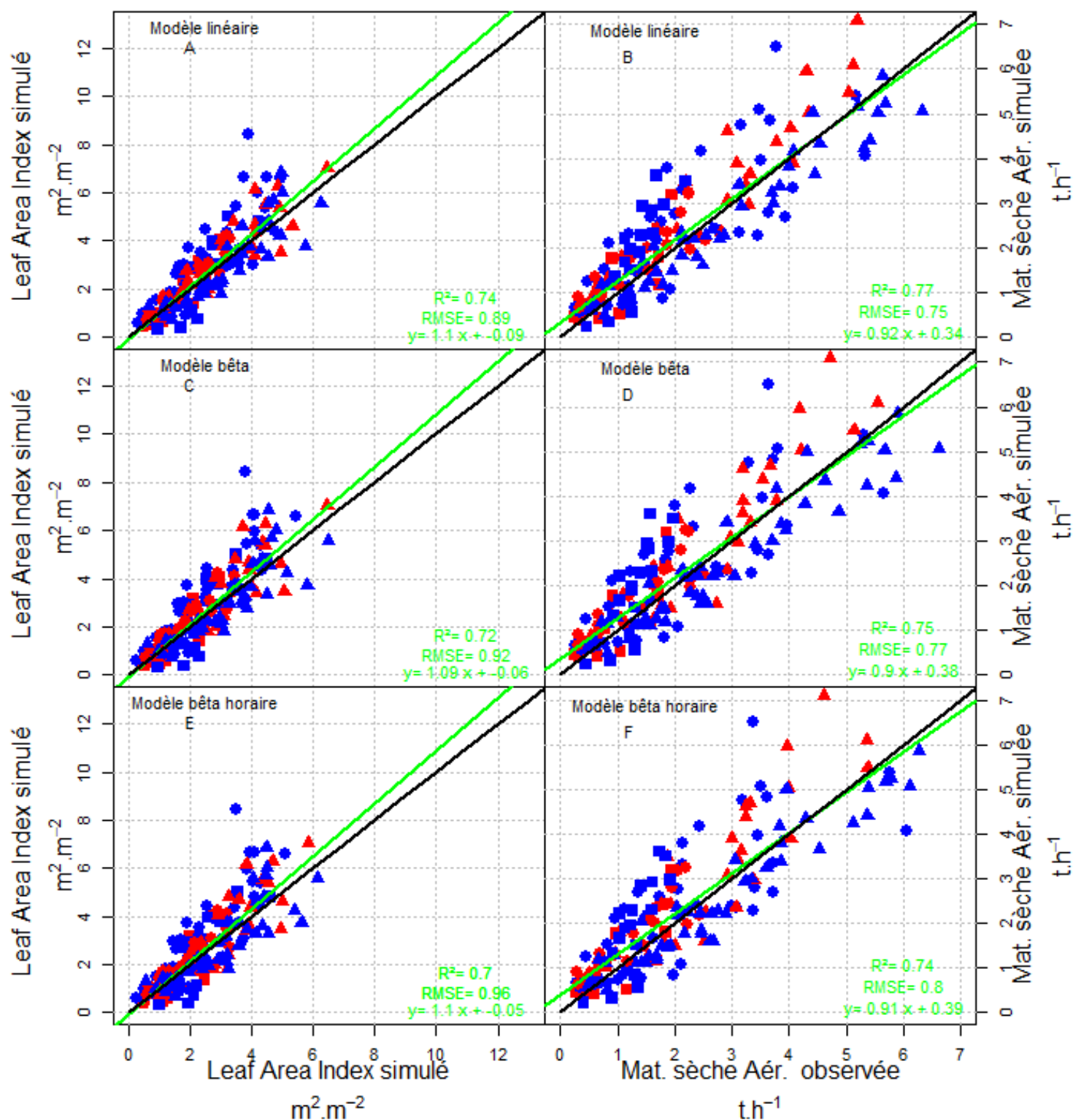
0.00200
Kmabs2
25000.000
adil
3.51000
bdil
0.11000
masecNmax
0.20000
INNmin
0.47100
INNimin
-0.50000
inngrain1
1.00000
inngrain2
1.00000
codeplisoleN
2
adilmax
4.17000
bdilmax
0.11000
Nmeta
6.47000
masecmeta
0.04000
Nreserve
1.50000
codeINN
1
codelegume
2
stlevdno
84.00000
stdnofno
2300.00000
stfnofvino
0.00000
vitno
0.00370
profnod
40.00000
concNnodseuil
1.60000
concNrac0
0.82000
concNrac100
0.32000
tempnod1
0.00000
tempnod2
15.00000
tempnod3
25.00000
tempnod4
35.00000
codefixpot
1
fixmax
4.60000
fixmaxveg
30.00000
fixmaxgr
9.50000

codazofruit
1
stadebbchplt
00
stadebbchger
-99
stadebbchlev
-99
stadebbchamf
-99
stadebbchlax
-99
stadebbchsen
-99
stadebbchflo
-99
stadebbchdrp
-99
stadebbchnou
-99
stadebbchdebdes
-99
stadebbchmat
-99
stadebbchrec
99
stadebbchfindorm
-99
codevar
Luzerne
stlevamf
88
stamflax
1800
stlevdrp
1100
stflodrp
100
stdrpdes
700.00
pgrainmaxi
0.0
adens
-0.38
croirac
0.061
durvieF
77
jvc
0.
sensiphot
0.5
stlaxsen
3000
stsenlan
2000.
nbgrmax
30000
stdrpmat
600
afruitpot
.00000
dureefruit
.00000

Annexe 13— Sensibilité totale saisonnière (%) du cumul de degrés-jours (*SOMCOUR*, 1^{ère} colonne), de l'indice de croissance foliaire (« leaf area index » ou *LAI*, 2^{ème} colonne), de l'accumulation de biomasse (matière sèche aérienne totale ou *MASEC*, 3^{ème} colonne) ou de l'indice de nutrition azotée (*INN*, 4^{ème} colonne) pour trois années contrastées issues d'un scénario climatique futur (+6°C) dans deux zones climatiques (Lusignan, tempérée pour les deux espèces ; Avignon, Méditerranéenne, pour la luzerne) et sous deux conditions de culture (potentielle ou limitante).



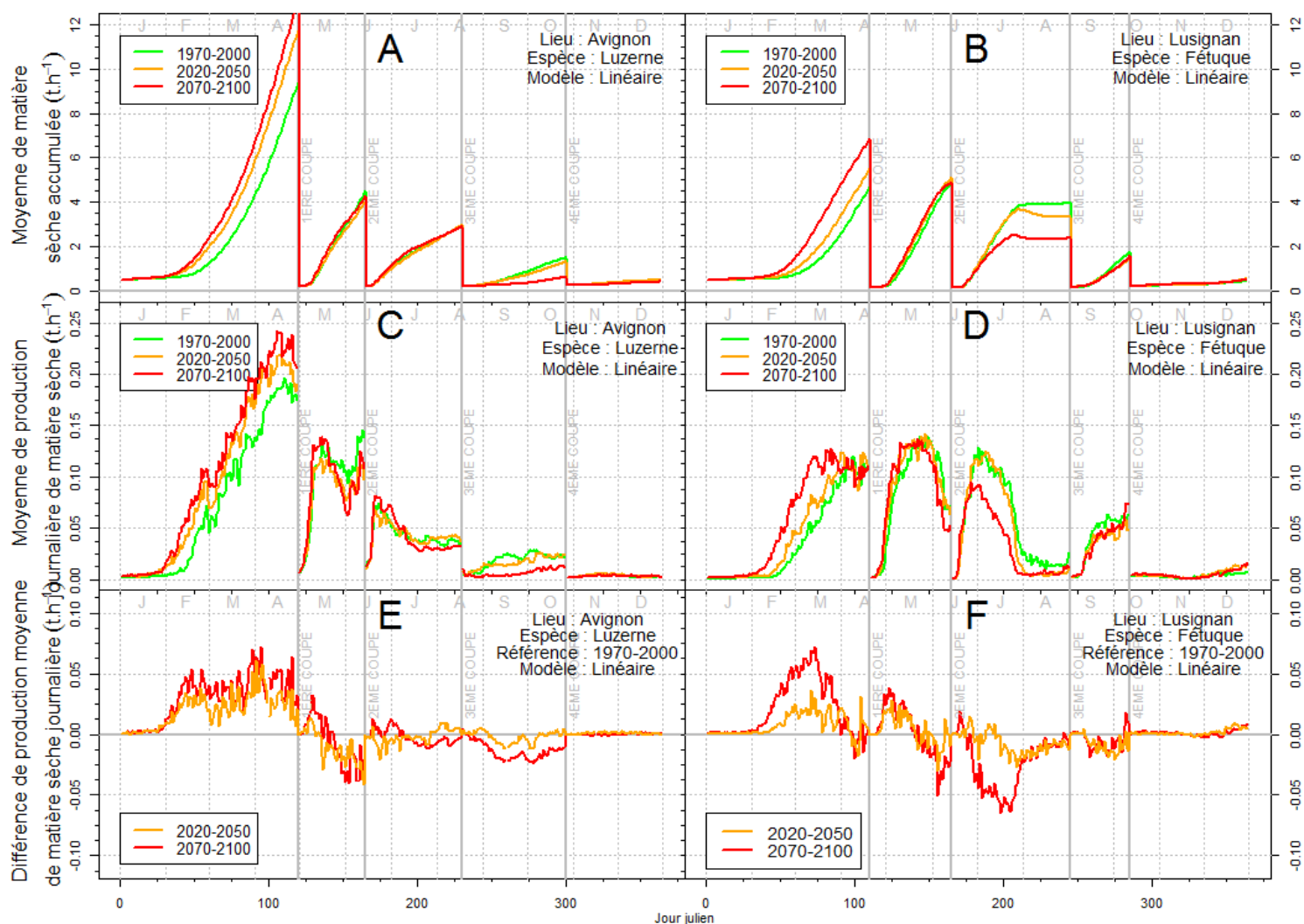
Annexe 14—Comparaison des observations et des simulations du Leaf Area Index (A, C et E) et de la matière sèche (B, D et F) de la luzerne pour le modèle « linéaire » (A et B), « bêta » (C et D) et « bêta horaire » (E et F). Les conditions irriguées sont indiquées en bleu, les conditions non irriguées sont indiquées en rouge. Les pousses de printemps sont indiquées par des triangles, d'été par des cercles et d'automne par des carrés. La droite de régression des simulations et ses caractéristiques sont données en vert.



Annexe 15—Comparaison des RMSE totale et partielle pour le LAI et le MASEC, et pour les trois différents modèles pour la luzerne

Luzerne		Linéaire	Bêta	Bêta horaire
LAI	RMSE totale	0.89	0.92	0.96
	RMSE irrigué	0.99	1.00	1.04
	RMSE non irrigué	0.67	0.75	0.78
	RMSE printemps	0.75	0.82	0.85
	RMSE été	1.08	1.08	1.13
	RMSE automne	0.78	0.79	0.82
MASEC	RMSE totale	0.75	0.77	0.8
	RMSE irrigué	0.79	0.82	0.83
	RMSE non irrigué	0.66	0.69	0.75
	RMSE printemps	0.62	0.70	0.70
	RMSE été	0.85	0.84	0.90
	RMSE automne	0.80	0.83	0.83

Annexe 16—Evolution saisonnière de la production de matière sèche (moyenne sur 30 ans) prédite par le modèle « linéaire » pour les trois périodes considérées (1970-2000 en vert, 2020-2050 en orange et 2070-2100 en rouge) pour la luzerne à Avignon (A, C et E) et pour la fétuque à Lusignan (B, D et F). La production est donnée en cumulée (A et B), journalier (C et D) ou en journalier relatif par rapport à la période de référence 1970-2000 (E et F). Les simulations sont réalisées à l'aide du modèle original (modèle « linéaire »).



Annexe 17 – Evolution des températures efficaces au développement et à la croissance foliaire (moyenne sur 30 ans) au cours de l'année sur les périodes 1970-2000 (verts) 2070-2100 (rouges) pour la luzerne à Avignon (A, C et E) et fétuque à Lusignan (B, D et F) pour les trois versions du modèle (« linéaire » A et B, « bêta » C et D, « bêta horaire » E et F).

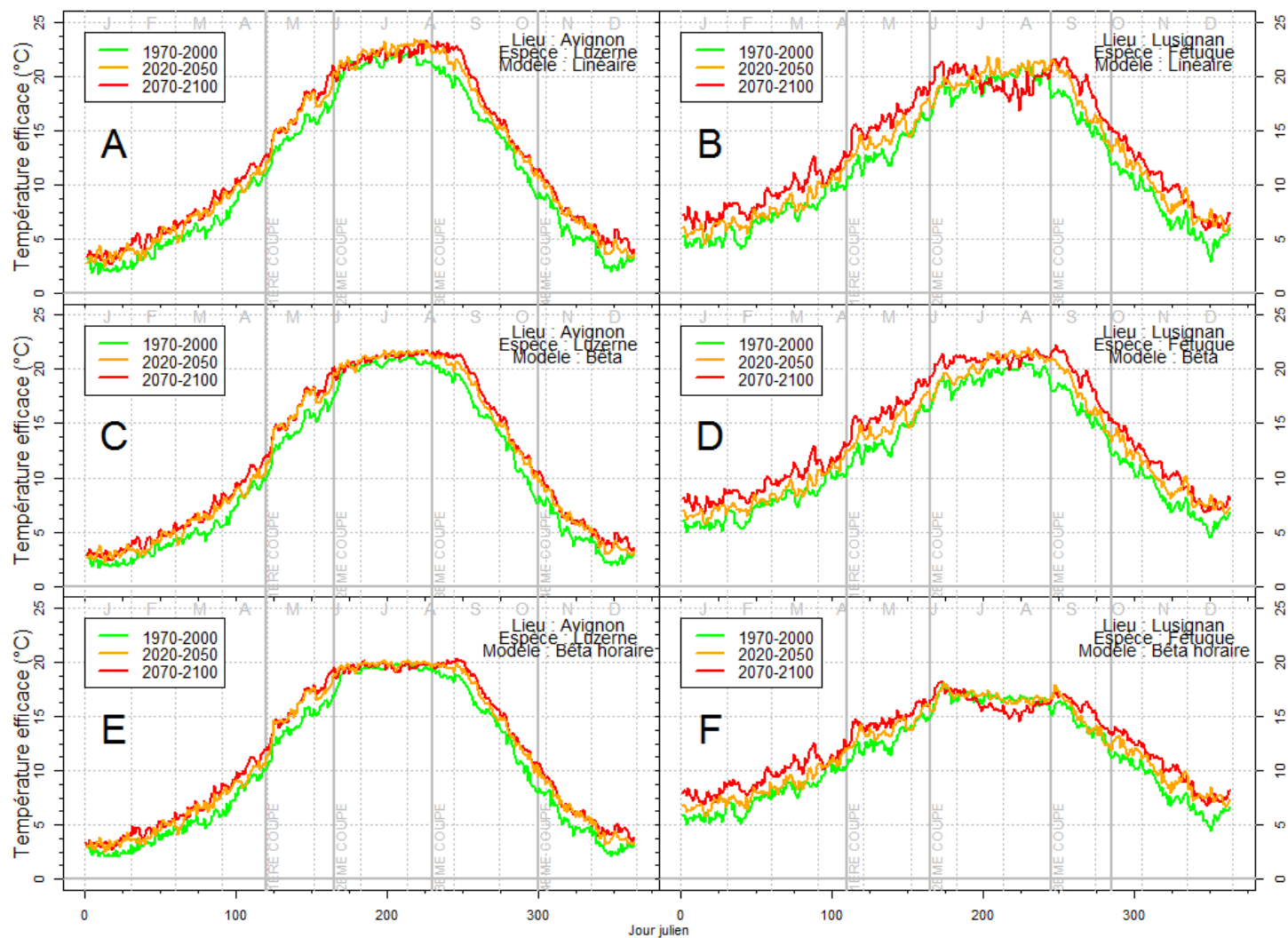
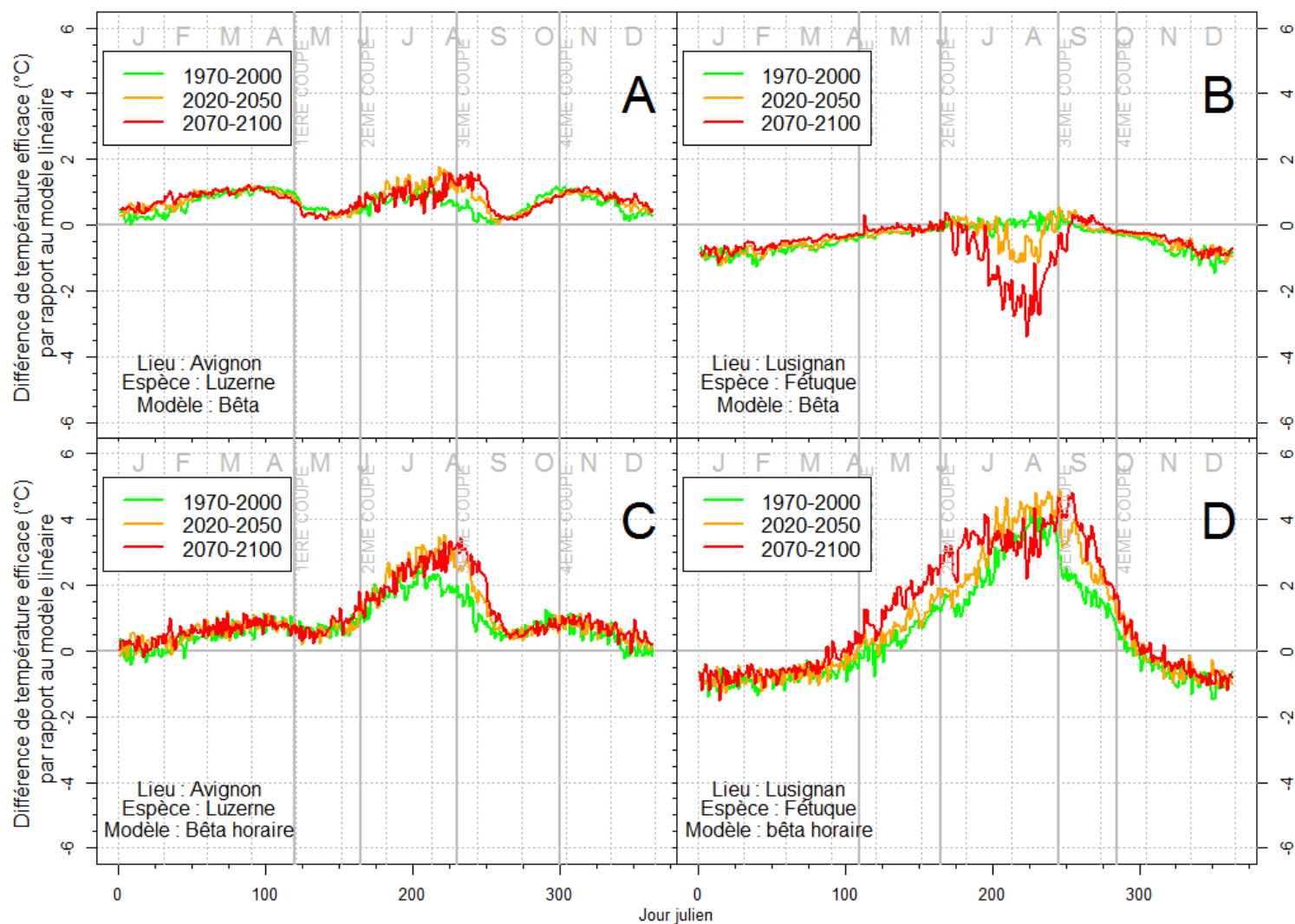


Figure 18- Modification des températures efficaces au développement et à la croissance foliaire (moyenne sur 30 ans) liée au changement du formalisme de réponse à la température (modèle « bêta » pour A et B ; modèle « bêta horaire » pour C et D) pour la luzerne à Avignon (A et C) et la fétuque à Lusignan (B et D). Le modèle « linéaire » est pris comme modèle de référence. Les trois périodes ont été simulées sans irrigation : 1970-2000 en vert, 2020-2050 en orange et 2070-2100 en rouge.





Triple coups de foudre simultanés

Mansle, Charente, 08 août 2015

Etudes complémentaires

Choix d'une fonction de réponse à la température

« On ne triomphe de la nature qu'en
lui obéissant. »

Francis Bacon (1561-1626)
Philosophe et scientifique anglais



I — Introduction

Chez l'ensemble des végétaux, et aussi bien pour les processus biochimiques que pour des processus physiologiques intégrés, la réponse à la température est caractérisée par **trois températures cardinales** : la température T_{min} en dessous de laquelle la vitesse est nulle, la température T_{opt} pour laquelle le processus atteint sa vitesse maximale (R_{max}) et la température T_{max} au-dessus de laquelle le processus s'arrête. Les modèles curvilinéaires sont les mieux adaptés pour représenter l'action de la température sur une large gamme notamment aux températures élevées (Lehenbauer's, 1914 ; Yin et al., 1995 ; Yan & Hunt, 1999). Une multitude de fonctions permettent de représenter l'action de la température sur les différents processus biochimiques ou morphologiques en biologie végétale (Yan & Hunt 1999), entomologie (Kontodimas et al., 2004 ; Walgama & Zalucki, 2006) et microbiologie.

Malgré cette diversité, c'est la représentation linéaire ou bilinéaire de l'action de la température sur la croissance et le développement qui est actuellement la plus fréquemment implémentée dans les modèles de culture (Parent et Tardieu, 2014). Cette représentation est simple d'utilisation mais n'est robuste que dans une gamme restreinte de températures sous-optimales. L'exploration d'une nouvelle gamme de température induite par le changement climatique remet progressivement en cause ce modèle linéaire et nous amène à mieux préciser l'impact des températures supra-optimales sur la croissance et le développement par le biais d'expérimentations en conditions contrôlées (Wang et al., 2015). De nombreuses études comparatives entre modèles de différentes natures mathématiques ont été réalisées sur des jeux de données expérimentales issus d'entomologie (Briere et Pracros, 1998) ou sur les végétaux (Yan & Hunt, 1999 ; Chuine et al., 2013). Cependant, peu d'études ont été réalisées sur les espèces herbacées pérennes susceptibles de subir une large gamme de conditions thermiques tout au long de leur saison de croissance.

Dans ce chapitre, nous souhaitons caractériser à l'aide d'une fonction mathématique adaptée la réponse complète à la température de **divers processus physiologiques contrastés** de croissance et de développement de la luzerne et de la fétuque élevée. A la suite de l'étude bibliographique, vingt-trois fonctions de réponse à la température de **natures mathématiques et de forme très variées** (linéaires, polynomiales, exponentielles, sinusoïdales, dérivés de bêta) ont été retenues. Cette diversité se retrouve également dans le nombre (3 à 6) et la signification (biologique ou simplement mathématique) des paramètres. Ces diverses courbes ont été ensuite ajustées à des jeux de données complets et contrastées issus des expérimentations dans le cadre de la thèse.

II — Etude bibliographique

Les modèles linéaires : L'utilisation des fonctions bi- et tri-linéaires est répandue (Hunt & Pararajasingham, 1995 ; Yan & Hunt, 1999). Elles représentent de façon simple l'effet de la température tout en modélisant la baisse du développement aux températures supra-optimales. Elles sont cependant très rigides et ne représentent pas les inflexions observées aux températures froides et optimales. Les estimations de T_{min} , T_{max} et R_{max} restent donc peu précises (Craufurd et al., 1998 ; Parent et Tardieu, 2014).

Les modèles polynomiaux : De par leur flexibilité et leur simplicité, les modèles polynomiaux sont également répandus. La réponse à la température peut être modélisée par des modèles polynomiaux classiques ou plus complexes, fréquemment utilisés en entomologie (Carberry et al., 1993 ; Oosterom et al., 2001). Cependant, les extrapolations en dehors de la gamme de la température étudiée sont généralement biologiquement incohérentes. Cela rend difficile voire impossible les estimations de T_{min} et T_{max} et, par conséquent, l'interprétation biologique des paramètres.

Les modèles exponentiels : Généralement utilisés en microbiologie, ils dérivent pour la plupart de la loi d'Arrhenius de 1889 (Arrhenius, 1967 ; Dell et al., 2011), elle-même reprise par les travaux d'Eyring (1935). Johnson et al. (1942) y introduit une inflexion aux hautes températures. Depuis, ces modèles ont été réutilisés notamment pour décrire le développement d'insectes (Smits et al., 2003), de populations bactériennes (Ratkowsky et al., 1983), des paramètres de la photosynthèse (Farquhar et al., 1980) ou la croissance et le développement des plantes (Parent & Tardieu, 2010). Tous les modèles exponentiels ne dérivent cependant pas de la loi d'Arrhenius. Dans ce cas, leur inflexion aux températures post-optimales est généralement due à un couplage avec un polynôme (Carberry et al., 1993 ; Oosterom et al., 2001 ; Mirschel et al., 2005).

Les fonctions exponentielles ont, du fait de leur nature mathématique, un comportement asymptotique aux températures extrêmes ce qui limite leur gamme d'utilisation (Yan & Hunt, 1999 ; Walgama & Zalucki, 2006) et rend généralement impossible les estimations de T_{min} et T_{max} . Elles possèdent également de nombreux paramètres, souvent sensibles et difficilement mesurables par l'expérimentation, ce qui rend difficiles les ajustements.

Les modèles sinusoïdaux : Les modèles sinusoïdaux restent peu utilisés en modélisation agromique. Ils ont pourtant les avantages d'être robustes et flexibles tout en étant simples d'utilisation et d'employer des paramètres à signification biologique (Malo, 2002 ; Li et al., 2008).

Les modèles en bêta dérivés : La fonction bêta est particulièrement utilisée en statistique comme fonction de densité de la loi bêta. Yin et al. (1995) l'introduisent sous une forme adaptée pour décrire l'effet de la température sur le développement végétal. Elle est depuis reprise par de nombreuses publications (Yan & Hunt, 1999 ; Johnson et al., 2010) et intégrée dans de nombreux modèles de culture (Graux, 2011). Les courbe en bêta-dérivées ont également la particularité de posséder jusqu'à deux paramètres de forme ce qui les rend fortement flexibles (Yin et al., 1995). L'utilisation de la fonction bêta est parfois simplifiée en fixant certains paramètres (Yan & Hunt, 1999) ou en introduisant une température de « normalisation » (Johnson et al., 2012 ; Graux, 2011).

L'ensemble des modèles sont synthétisées en [Annexe 2](#).

Fonctions	Numéro (Annexe 2)	Critère BIC				
		Emission des feuilles	Croissance fo- liaire	Croissance de la radicule	Croissance de la tige	Moyenne
Bêta 1	55	-8.90	-9.25	-11.28	5.93	-5.88
Bêta 2	56	-10.59	-11.00	-12.18	5.98	-6.95
Graux	57	-12.67	-12.92	-14.25	3.91	-8.98
Brière 1	53	-8.58	-7.19	-1.69	11.63	-1.46
Brière 2	54	-10.13	-10.85	-9.44	5.34	-6.27
Analytis	51	-8.90	-9.25	-10.80	4.43	-6.13
Kontodimas	52	-4.91	-8.48	-11.15	4.43	-5.03
Malo	50	-8.88	-9.27	-11.41	5.92	-5.91
Ratkowsky	45	-10.56	-10.89	-11.79	6.18	-6.77
Parent-Tardieu	49	2.38	1.17	-1.50	3.02	1.27
Carberry	46	2.53	0.54	-3.16	3.83	0.94
Mirschel	48	5.38	2.93	0.61	1.92	2.71
Taylor	44	4.82	2.34	-0.12	1.83	2.22
Stinner	42	6.52	3.89	1.53	3.32	3.82
Janisch	41	6.52	3.89	1.53	3.32	3.82
Logan 10	43	-9.29	-10	-12.74	4.15	-6.97
Lactin	47	-7.62	-6.44	-6.59	8.19	-3.12
Polynomial 2	37	5.16	2.35	1.29	4.76	3.39
Polynomial 3	38	-7.02	-9.56	-12.47	6.36	-5.67
Polynomial 4	39	-8.55	-9.01	-10.55	7.22	-5.22
Polynomial 5	40	-6.47	-7.03	-11.11	7.32	-4.32
Bilinéaire	35	2.70	0.09	-3.85	2.12	0.27
Trilinéaire	36	-11.59	-6.56	-1.23	7.56	-3.71

Tableau 17—Ensemble des indices BIC calculés pour chaque processus de croissance et de développement de la luzerne. Les fonctions sont données en [Annexe 2](#).

III — Matériel et méthode

1—Ajustements

Ces fonctions ont été ajustées sur un jeu de données expérimentales obtenu au cours de la thèse (fonction *nls*, R development Core Team, 2005). Des **processus physiologiques contrastés normalisés à 20°C** des variétés de luzerne « harrpe » et « barmed », ayant des formes de courbe de réponses variées et intervenant à des stades différents de développement de la luzerne ont été sélectionnés (croissance et développement foliaire, croissance de la racine, croissance de la tige). Les ajustements ont été effectués sur la moyenne commune des deux espèces pour chacun des 8 niveaux de températures (5 à 40°C par pas de 5°C). Ils ont été laissés libres aux bornes. Seules les valeurs positives des fonctions ont été prises en compte (fonction $\max(f(T), 0)$, R development Core Team, 2005). Les plantes n'ayant pas survécu à 40°C, les vitesses des processus ont été fixées à 0.

2—Critère statistique

L'indice Bayesian Information Criterion (fonction *BIC()*, R development Core Team, 2005) a été calculé pour chaque processus puis moyenné sur l'ensemble. L'indice permet de faire un compromis entre la qualité de l'ajustement et le nombre de paramètres dans le but de pénaliser la sur-paramétrisation, (Schwarz, 1978). Le BIC est un critère d'information plus pénalisant que celui d'Akaike (Akaike, 1987).

IV — Résultats

Le [Tableau 17](#) regroupe l'ensemble des indices calculés pour chaque processus selon la fonction mathématique considérée. Plus le critère BIC est faible, plus le compromis entre la qualité de l'ajustement et le nombre de paramètres est intéressant. **Aucune fonction n'a le critère BIC le plus faible pour l'ensemble des processus considérée.** La fonction de Taylor ([Équation 44](#)) possède par exemple l'indice BIC le plus bas pour la croissance de la tige mais des indices élevés pour les trois autres processus. La fonction tri-linéaire ([Équation 36](#)) possède un critère BIC élevé pour la croissance de la tige mais, au contraire, très bas pour la vitesse d'émission des feuilles.

La fonction bêta-dérivée de [Graux \(2011\)](#) semble être le meilleur **compromis** pour représenter l'action de la température sur les quatre processus considérés (moyenne de -8.98) ([Équation 57](#)). D'autres fonctions bêta-dérivées, comme l'[Équation 51](#) et les [Équation 54](#) à [Équation 56](#), montrent des moyennes de critère BIC basses (-6.13, -6.27, -5.88, -6.95 respectivement). Les indices BIC des fonctions bêta-dérivées sont généralement les plus bas. Les moyennes du critère BIC sont généralement plus élevées pour les fonctions de natures différentes à quelques exceptions près : la fonction sinusoïdale de Malo ([Équation 50](#)) et les fonc-

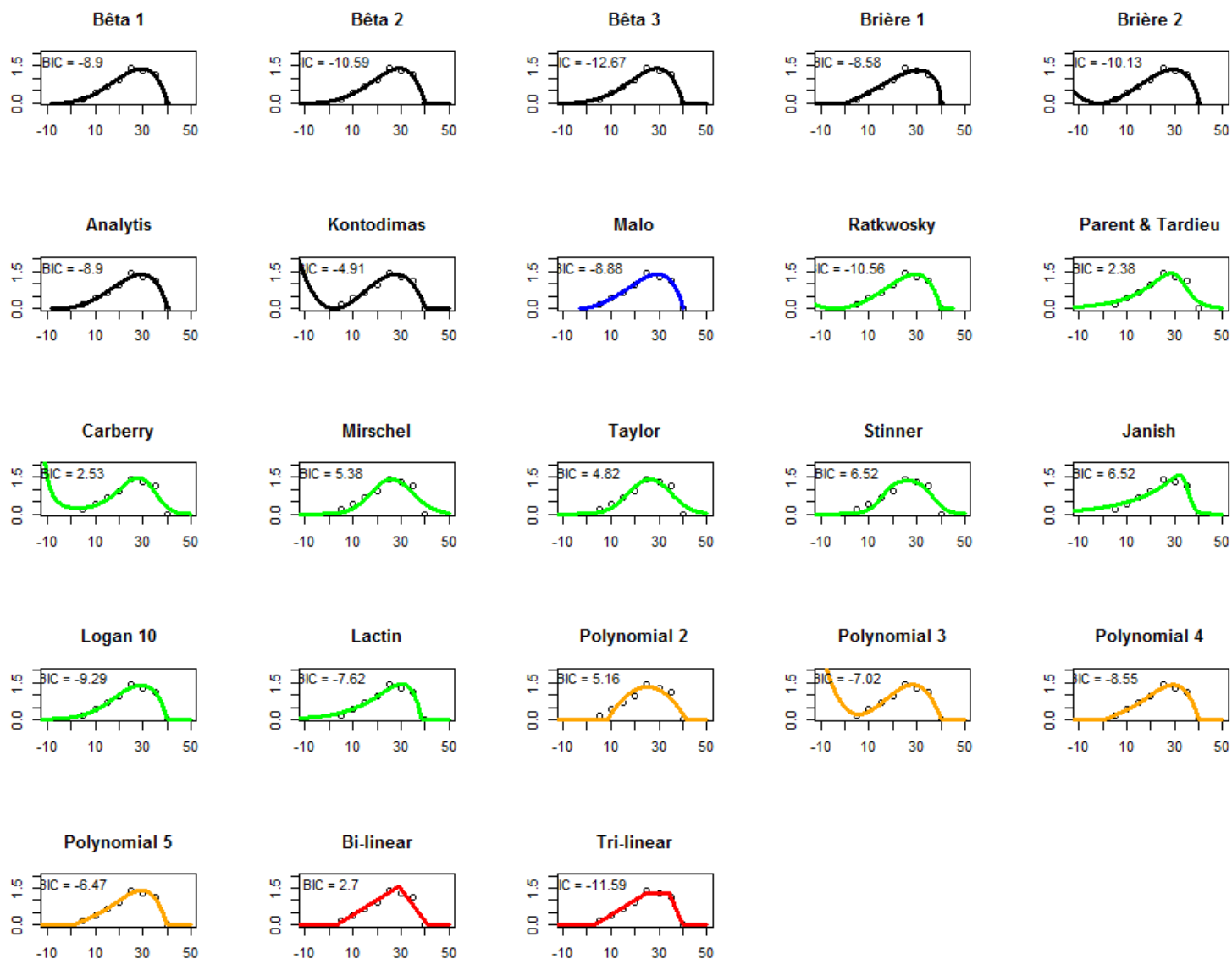


Figure 71—Ajustements des différentes fonctions sur les mesures expérimentales de croissance foliaire de la luzerne. L'ensemble des fonction est donné en [Annexe 2](#).

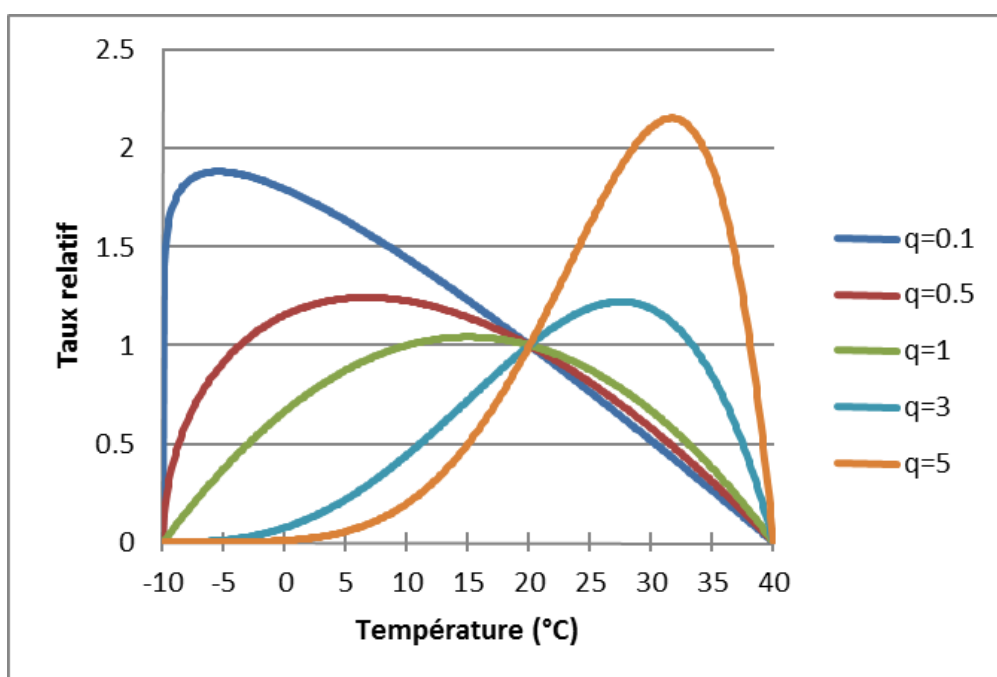


Figure 72—Différentes formes prises par la fonction bêta de [Graux \(2011\)](#) en fonction du paramètre de forme q (Equation 58).

tions exponentielles de Ratkowsky (Équation 45) et de Logan 10 (Équation 43) montrent des moyennes de -5.91, -6.77 et -6.97 respectivement. Ces trois fonctions ont de bons indices de BIC pour la vitesse d'émission des feuilles, la croissance foliaire et de la racine. L'indice est cependant élevé pour la croissance de la tige. A l'exception de la fonction de Logan 10 (Équation 43) et de Ratkowsky (Équation 45), les fonctions exponentielles ont des indices très contrastés : les plus élevés pour la vitesse d'émission des feuilles, la croissance foliaire et de la racine et les plus bas pour la croissance de la tige.

Le critère BIC, calculé à partir des points de mesures de 5 à 40°C, ne témoigne pas du comportement de la courbe en dehors de cette gamme. Les fonctions exponentielles ont par exemple un comportement asymptotique vers $y=0$ lorsqu'elles n'incluent pas de paramètre minimum (T_{min}) ou maximum (T_{max}). C'est notamment le cas des fonctions de Parent et Tardieu (Équation 49), Carberry (Équation 46) et Janish (Équation 41). Les fonctions polynomiales n'ont pas de comportement asymptotique vers $y=0$; elles divergent vers $\pm\infty$.

V — Discussion

1—Un compromis obligatoire

Il n'existe pas une unique fonction qui permettrait de représenter l'ensemble de processus considéré : un compromis est nécessairement obligatoire. La fonction bêta-dérivée, utilisée dans le modèle PASIM pour rendre compte des impacts de la température et décrite dans Graux (2011), montre les meilleurs résultats (Équation 58).

$$f(T) = R_{T_{ref}} \cdot \left(\frac{T - T_{min}}{T_{ref} - T_{min}} \right)^q \cdot \left(\frac{T_{max} - T}{T_{max} - T_{ref}} \right)$$

Pour $T_{min} < T < T_{max}$:

$$\begin{array}{ll} f(T) = 0 & \\ \text{Sinon} & \text{Eq. 58} \end{array}$$

Elle comporte en effet un paramètre fixé supplémentaire (T_{ref}) tout en ayant un ajustement très proche des fonctions bêta-dérivées de Yin et al. (1995) (Équation 55 et Équation 56) ce qui l'avantage dans le calcul du BIC. Son paramètre de forme q lui permet d'opter pour une fonction quadratique ($q=1$), cubique ($q=2$) ou quartique ($q=3$) (Figure 72). Contrairement aux autres fonctions bêta-dérivées, le paramètre q lui permet d'adopter une forme « en pic » lorsque q est supérieur à 3 d'où un BIC qui se rapproche des fonctions exponentielles pour la croissance de la tige. L'équation de Graux (2011) possède également deux paramètres à signification biologique : la température minimale T_{min} et maximale T_{max} ce qui rend aisé son utilisation. L'introduction de T_{min} et T_{max} dans son calcul implique une convergence finie vers l'axe des abscisses ce qui évite le comportement asymptotique de certaines fonctions exponentielles ou la divergence des fonctions polynomiales. La température optimale T_{opt} (Équation 59) et le taux maximum R_{max} (Équation 60) peuvent également être calculés comme suit :

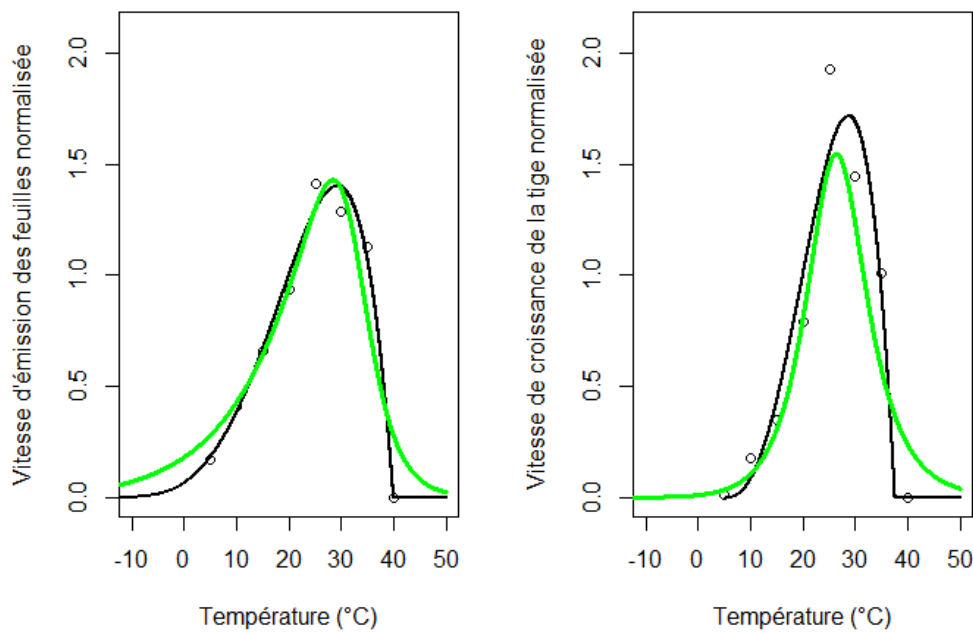


Figure 73 — Superposition de la courbe de Parent et al. (2010) (Equation 49, **vert**) et de Graux (2011) (Equation 57, **noir**) ajustées sur les données expérimentales normalisées de vitesse d'émission des feuilles de luzerne (gauche) et de croissance de la tige (droite).

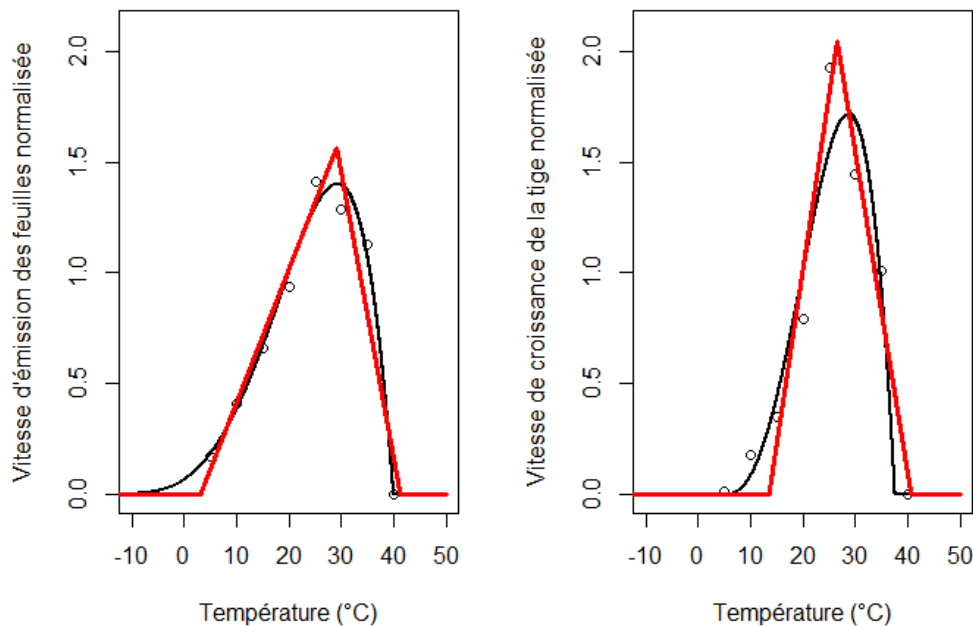


Figure 74 — Superposition de la courbe de bi-linéaire (Equation 35, **rouge**) et de Graux (2011) (Equation 57, **noir**) ajustées sur les données expérimentales normalisées de vitesse d'émission des feuilles de luzerne (gauche) et de croissance de la tige (droite).

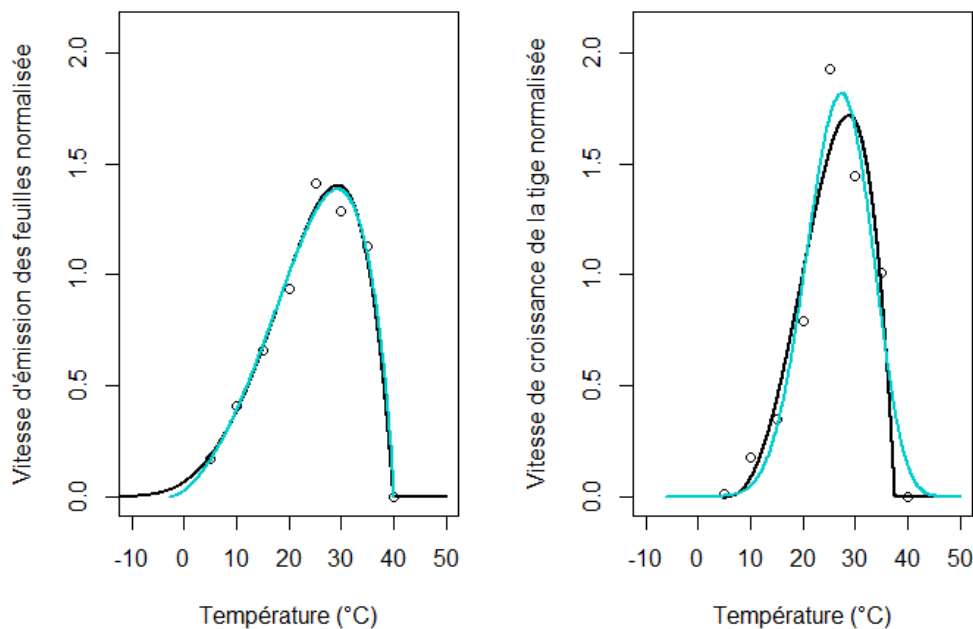


Figure 75 — Superposition de la courbe de Malo (2002) (Equation 50, **bleu**) et de Graux (2011) (Equation 57, **noir**) ajustées sur les données expérimentales normalisées de vitesse d'émission des feuilles de luzerne (gauche) et de croissance de la tige (droite).

$T_{opt} = \frac{1}{1+q}(T_{min} + q * T_{max})$ Équation 59	$R_{max} = f(T_{opt})$ Équation 60
---	---

2—L'importance du comportement aux températures minimales

Les fonctions de réponse à la température intervenant dans le calcul des cumuls de temps thermique des modèles de cultures, le rôle des températures minimales est crucial. Par effet cumulatif, chaque modification de la température minimale se répercute fortement sur le calcul du cumul de temps thermique. Les fonctions exponentielles montrent un fort comportement asymptotique aux extrêmes (Figure 73). L'introduction d'une ou deux température(s) cardinale(s) supplémentaire(s) (T_{min} et/ou T_{max}) permet cependant de limiter le comportement asymptotique des fonctions exponentielles aux extrêmes (Logan et al., 1976 ; Ratwosky et al., 1983 ; Lactin et al., 1995 ; Mirschel et al., 2005). Les fonctions exponentielles ont été utilisées et validées sur de nombreuses espèces annuelles (Parent et al 2010 ; Parent et Tardieu, 2012). Les espèces pérennes ou annuelles « d'hiver » sont susceptibles de subir des températures en dehors de la gamme étudiée ($<5^{\circ}\text{C}$). Un comportement asymptotique aux basses températures est donc à l'origine de biais ce qui rend incompatible l'utilisation de fonctions exponentielles non bornées par des températures cardinales dans les modèles de culture. Il en est de même pour les polynômes d'ordre supérieur à 3. Les fonctions linéaires ont, au contraire des fonctions exponentielles, les températures minimales les plus élevées de l'ensemble des ajustements (Figure 74) ce qui peut être à l'origine d'une sous-estimation de la croissance et du développement aux basses températures. Ceci est particulièrement vrai lorsque la réponse est en « pic » (cas de la croissance de la tige normalisée).

Tout comme la majorité des fonctions bêta-dérivée, la fonction de Graux (2011) montre une forte inflexion aux basses températures. Les températures minimales obtenues (parfois inférieures à -10°C) sont par conséquent le résultat d'un calcul mathématique, sans signification biologique. Une discontinuité de la courbe à partir du seuil de congélation permettrait d'approcher au mieux la réalité biologique. Les ajustements de la fonction de Malo (2002) ont l'avantage d'avoir une température minimale proche de 0°C . Son nombre de paramètre plus important (5 contre 4 pour la fonction de Graux 2011) et sa moindre flexibilité pour la croissance normalisée de la tige sont à l'origine d'un BIC moyen plus élevé (Figure 75).

Résumé

Mots clefs : *température, luzerne, fétuque élevée, prairie, changement climatique, courbe de réponse, acclimatation, croissance, développement, photosynthèse*

Le changement climatique entraîne un changement profond des régimes thermiques qui a des conséquences importantes sur la croissance des plantes. Toutefois, les effets des températures extrêmes ont été peu étudiés chez espèces fourragères pérennes, et ne sont pas intégrés dans les modèles actuels de prairie. Or ces modèles ont un rôle central à jouer dans le développement de stratégies d'adaptation au changement climatique. Dans ce contexte, cette thèse a cherché à approfondir la compréhension de la réponse de la luzerne et de la fétuque élevée à une large gamme de températures et à améliorer la prise en compte de ces réponses dans le modèle STICS. Un volet de travail expérimental en conditions contrôlées n'a pas permis de mettre en évidence de différences de réponses entre géotypes d'origine contrastées (tempéré/Méditerranéen) pour différents processus de croissance et de développement des deux espèces. En revanche, il est apparu des différences significatives entre les réponses normalisées de différents processus ; l'allongement des tiges en particulier se distinguant nettement des autres processus chez la luzerne. La réponse de la photosynthèse à la température a montré une forte acclimatation à la température de croissance, aussi bien pour des géotypes d'origine tempérée que méditerranéenne. Ces derniers sont apparus plus sensibles aux températures élevées du fait d'une désactivation de la RUBISCO. La modification des formalismes de réponse à la température de la croissance et du développement dans STICS (fonction non linéaire, pas de temps) a eu un fort impact sur le cumul de temps thermique pour des scénarios climatiques « futurs ». Toutefois, du fait de l'effet majoritaire d'autres stress conjoints durant les périodes de stress thermique et d'une rapide saturation du rayonnement intercepté, l'impact sur les projections de production fourragère s'est avéré limité pour les conditions testées. Au total ces résultats suggèrent que les productions fourragères pourraient être moins exposées au stress thermique que les cultures annuelles.

Abstract

Key words : *temperature, lucerne, festuca, grassland, global warming, temperature dependence, acclimation, growth, development, photosynthesis*

Due to climate change, the global average temperature is expected to rise with marked impacts on crop growth. However, extreme temperature's impacts on perennial herbaceous species have received much less attention to date than other crops and aren't currently implemented in grassland models. Yet, grassland models have a major role to play in defining adaptation options to global warming's impacts on agriculture. In this context, our aims were to characterise the responses to temperature of two major perennial forage species over a large range of growth temperature and to improve the temperature response formalisms in the STICS model. First, experiment conducted in growth chambers indicated that the responses of normalized developmental rates did not differ between genotypes from contrasting thermal areas (Mediterranean/temperate) within each species. On the other hand, the responses to temperature of normalised rates differed significantly between several of the physiological processes studied; in particular stem elongation rate differed from other developmental rates in alfalfa. Irrespective of cultivar origin, a remarkable acclimation of photosynthesis to growth temperature was observed. Mediterranean genotypes displayed a greater sensitivity of the maximum rate of Rubisco carboxylation to elevated temperatures. Modifications of temperature formalism in the STICS crop model (implementation of nonlinear response, hourly/daily step of response) had a significant impact on thermal time accumulation and crop development for future climate scenarios. However, due to larger effects of water stress and to saturation of radiation interception, impacts on projections of grassland dry matter production were limited. This result suggests that grassland production could be less exposed to thermal stress than annual crops.