



La diversité fonctionnelle racinaire peut-elle favoriser la résilience des mélanges de graminées méditerranéennes sous sécheresses sévères ?

Karim Barkaoui, Marine Birouste, Pauline Bristiel, Catherine Roumet,
Florence Volaire

► To cite this version:

Karim Barkaoui, Marine Birouste, Pauline Bristiel, Catherine Roumet, Florence Volaire. La diversité fonctionnelle racinaire peut-elle favoriser la résilience des mélanges de graminées méditerranéennes sous sécheresses sévères ?. Colloque présentant les méthodes et résultats du projet Climagie (métaprogramme ACCAF), Nov 2015, Poitiers, France. INRA, 223 p., 2015. <hal-01233912>

HAL Id: hal-01233912

<https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01233912>

Submitted on 25 Nov 2015

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

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

16-17 novembre 2015 - Poitiers

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

ADAPTATION DES PRAIRIES SEMÉES AU CHANGEMENT CLIMATIQUE

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



LA DIVERSITÉ FONCTIONNELLE RACINAIRE PEUT-ELLE FAVORISER LA RÉSILIENCE DES MÉLANGES DE GRAMINÉES MÉDITERRANÉENNES SOUS SÉCHERESSES SÉVÈRES ?

CAN FUNCTIONAL COMPLEMENTARITY OF PLANT STRATEGIES ENHANCE DROUGHT RESILIENCE IN ASSOCIATIONS OF NATIVE OR CULTIVATED MEDITERRANEAN GRASSES?

Karim Barkaoui¹, Marine Birouste², Pauline Bristiel², Catherine Roumet²,
Florence Volaire³

karim.barkaoui@cirad.fr

¹CIRAD, UMR SYSTEM. 2 place Pierre Viala, 34060 Montpellier Cedex 2, France, ²CNRS, CEFE UMR 5175, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5, France, ³Inra, CEFE UMR 5175, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5, France.

RÉSUMÉ

La durabilité des prairies est menacée sous changement climatique surtout en zones méditerranéennes. Comme une biodiversité élevée est reconnue pour stabiliser les communautés végétales, cette étude a testé si des mélanges d'espèces fourragères avec des stratégies fonctionnelles racinaires contrastées pouvaient améliorer les prélèvements hydriques et la résilience des couverts sous sécheresses sévères. Des monocultures et des mélanges bi ou tri-spécifiques de graminées pérennes ont été comparés dans un essai au champ sous sécheresse estivale moyenne et extrême dans le sud de la France.

Les traits racinaires ont permis de calculer l'identité fonctionnelle (traits moyens des espèces associées) et la diversité fonctionnelle (différence de traits) pour chaque mélange. Overyielding et résilience ont été estimés par des mesures de biomasses aériennes (AGB). La fraction de l'eau du sol transpirable par les plantes (TTSW) a été mesurée. Pour tous les traitements et niveaux de sécheresse, AGB et résilience sont très corrélés à TTSW et profondeur racinaire. L'identité fonctionnelle racinaire permet de mieux expliquer les réponses d'overyielding et de résilience que la diversité fonctionnelle. Ces résultats ont des implications pour la conception de mélanges fourragers adaptés aux zones sèches.

ABSTRACT

The sustainability of grasslands is threatened under climate change especially in Mediterranean areas. As biodiversity is increasingly recognized to enhance and stabilize processes within plant communities, we aimed to test whether the associations of forage species with contrasting belowground functional strategies improve soil water use and resilience of biomass productivity under increasing summer aridity. Monocultures and bi- or tri-specific mixtures of perennial grasses were compared in a 3-years field experiment under either an average or an extreme summer drought scenario in southern France. From the measured root traits, both the functional identity (mean traits of associated species) and the functional diversity (trait differences) were calculated for each mixture. Overyielding and resilience were assessed from seasonal aboveground biomass (AGB). Total Transpirable Soil Water (TTSW) was derived from monthly soil water content monitoring. Across all treatments and drought scenari, AGB productivity and resilience were highly correlated with TTSW and root depth. The functional identity of mixtures better explained overyielding and resilience responses than the functional diversity. These results provide sound agro-ecological rules to design suitable associations of species for drought-prone areas.

INTRODUCTION

Les prairies et cultures fourragères sont parmi les agroécosystèmes les plus représentés à l'échelle du globe. Ils rendent de nombreux services écosystémiques comme la production de fourrage, le stockage de carbone dans le sol ou encore la préservation de la biodiversité (Gaujour *et al.*, 2012). Cependant, la durabilité des prairies permanentes et temporaires est aujourd'hui fortement menacée par les effets grandissants du changement climatique (Tubiello *et al.*, 2008). Dans les pays d'Europe du Sud, la réduction des précipitations, combinée à une hausse significative des températures et de l'évapotranspiration, se traduit déjà par des épisodes de sécheresse plus fréquents et plus intenses (IPCC 2014). Dans le pourtour méditerranéen, ces modifications du climat pourraient conduire à l'extension de près d'un mois des conditions estivales (Giannakopoulos *et al.*, 2009) ainsi qu'à de plus forts déficits hydriques annuels (Bindi & Olesen, 2011).

De plus en plus d'études d'écologie montrent que la biodiversité améliore la fourniture des services écosystémiques (Balvanera *et al.*, 2006). En particulier, la biodiversité permet de stabiliser les fonctions de l'écosystème (Hooper *et al.*, 2005) face aux fluctuations des conditions environnementales. En conséquence, maintenir de hauts niveaux de diversité biologique au sein des paysages agricoles a été identifié comme un

levier important pour garantir la multifonctionnalité de l'agriculture ainsi que sa pérennité dans un contexte de changement climatique. Le défi pour la recherche en agroécologie des prairies en zone méditerranéenne est donc de parvenir à identifier les bons agencements d'espèces végétales de sorte à concevoir des mélanges fourragers plurispécifiques résistants et résilients sous sécheresses sévères (Richardson *et al.*, 2010 ; Volaire *et al.*, 2014).

Différentes stratégies adaptatives permettent aux plantes d'éviter ou tolérer la déshydratation des tissus et donc de survivre lors des épisodes de sécheresse. Les caractéristiques fonctionnelles du système racinaire comme la profondeur racinaire, la biomasse des racines profondes, ou encore la densité des tissus racinaires, la longueur spécifique ou le diamètre moyen des racines fines jouent un rôle crucial dans les processus d'acquisition de l'eau du sol (Hernandez *et al.*, 2010 ; Pérez-Ramos *et al.*, 2013). Bien qu'encore peu de données soient disponibles sur le rôle des racines dans des conditions de plein champ sous sécheresses sévères, elles pourraient contribuer significativement à l'évitement de la déshydratation des plantes et à la résilience des couverts. De plus, associer des espèces végétales avec des caractéristiques fonctionnelles racinaires contrastées pourraient améliorer l'acquisition de l'eau sur l'ensemble du profil de sol et conférer aux couverts plurispécifiques une plus grande stabilité que les monocultures vis-à-vis des épisodes de sécheresse plus ou moins intenses.

En s'appuyant sur des concepts et méthodologie issus de l'écologie fonctionnelle, notre étude a pour objectif d'analyser l'impact de la diversité fonctionnelle racinaire sur l'utilisation de l'eau du sol, la production de biomasse et la résilience de la productivité des couverts d'espèces natives et de cultivars soumis à deux niveaux de sécheresses estivales. Nous avons fait l'hypothèse que : (i) la diversité fonctionnelle racinaire permet d'augmenter l'utilisation de l'eau du sol et ainsi d'améliorer la production de biomasse et sa résilience ; et (ii) les effets de la diversité fonctionnelle seraient d'autant plus marqués au sein des couverts que les stress dus à la sécheresse estivale seraient intenses.

MÉTHODOLOGIE

Deux expérimentations jumelles ont été installées en mars 2011 sur le terrain d'expérience du Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive à Montpellier, l'une avec trois espèces de graminées pérennes natives des Grands Causses (*Bromus erectus*, Be ; *Carex humilis*, Ch ; et *Festuca christiani-bernardii*, Fcb), et l'autre avec trois cultivars fourragers pérennes méditerranéens (*Dactylis glomerata* var. *Kasbah*, Kas ; *Dactylis glomerata* var. *Medly*, Med ; *Festuca arundinacea* var. *Centurion*, Cen). Le choix des six

espèces a été fait au préalable sur la base d'une caractérisation écologique et physiologique des espèces et de façon à avoir des profils d'enracinement contrastés au sein de chaque groupe d'espèces.

Chaque expérimentation (espèces natives et cultivars) a été subdivisée en 8 blocs. Au sein de chaque bloc, 7 placettes (1.33 m²) ont été plantées de telle façon à avoir chacune des trois espèces en monoculture (*i.e.*, 3 monocultures/bloc), toutes les combinaisons des mélanges bispécifiques (*i.e.*, 3 mélanges bispécifiques/bloc) et un mélange tri-spécifique/bloc.

Deux scénarios de sécheresses estivales ont été appliqués sur 4 blocs/expérimentation. Le premier scénario correspondait aux conditions de sécheresse estivale actuelles (normales sur 30 ans), soit un déficit hydrique d'environ -380 mm entre mars et août, tandis que le deuxième scénario correspondait à une sécheresse estivale extrême avec un déficit hydrique de -500 mm (sous dispositif d'exclusion de pluie).

La structure fonctionnelle de chaque communauté a été déterminée sur la base des valeurs de traits racinaires des six espèces cultivées en monoculture. Pour chaque monoculture, la profondeur racinaire (RDepth) et l'allocation de biomasse aux racines profondes (> 60 cm, RDeepBiom) ont été déterminées par carottages tout le long du profil de sol (tous les 15 cm de profondeur). Le diamètre moyen, la densité de tissus et la longueur spécifique des racines ont été estimées pour les racines fines (< 1 mm), sur le premier horizon (0-20 cm), à l'aide de scan Winrhizo. Une ACP a ensuite été réalisée avec ces cinq traits, et les coordonnées des espèces sur les premiers axes de a permis de déterminer leur identité fonctionnelle racinaire, axe par axe. Dans le cas des mélanges bi- ou tri-spécifiques, la moyenne des coordonnées des espèces sur chaque axe a été utilisée pour déterminer l'identité fonctionnelle. La variance des coordonnées a permis de déterminer la diversité fonctionnelle des communautés bi- et tri-spécifiques (nulle dans le cas des monocultures). Des mesures d'humidité du sol (1m20) entre mars 2012 et janvier 2013 ont permis d'estimer la quantité totale d'eau transpirable du sol (Total Transpirable Soil Water, TTSW). Afin de tester des effets de complémentarité et d'interaction entre espèces sur les TTSWs, les déviations entre les TTSWs observées dans les mélanges et la moyenne des TTSWs des monocultures correspondantes ont été calculées. Une déviation positive (ou négative) indique une valeur de TTSW plus (ou moins) importante que celle attendue sur la base des monocultures.

La productivité a été estimée par récoltes de biomasses aériennes/espèce en avril, octobre 2012 et mai 2013. La résilience des communautés a été estimée par le ratio des productions de biomasse de mai 2013 (après sécheresse) sur les productions d'avril 2012.

Les déviations de productivité (=overyielding) et de résilience ont été calculées pour chaque mélange bi- ou tri-spécifiques.

Enfin, afin de déterminer si l'identité ou la diversité fonctionnelle a eu un effet significatif sur l'utilisation de l'eau, la productivité ou la résilience des communautés (ou sur leur déviation respective), des séries de modèles mixtes, avec blocs et type d'espèces (natives ou cultivars) en facteurs aléatoires, ont été testées pour chaque variable d'intérêt selon une démarche additive. La comparaison entre modèles et le choix du meilleur modèle ont été faits à l'aide des critères d'information d'Aikake corrigés (AICc).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Les deux premiers axes de l'ACP réalisée avec les traits racinaires ont expliqué 93.64 % de la variabilité totale (figure 1). Le premier axe (50.51 %) discrimine les espèces vis-à-vis de leur stratégie d'exploration du sol par les racines. Il oppose des espèces avec des enracinements plus profonds (RDepth) et avec une plus grande quantité de racines dans les horizons profonds (RDeepBiom), à des espèces à enracinement superficiel et dont les racines se concentrent plutôt dans les 30 premiers centimètres. L'importance de cet axe reflète la façon dont les espèces ont été choisies pour l'expérimentation qui avait pour objectif d'avoir des espèces avec des profils d'enracinements contrastés. Le deuxième axe (37.13 %) discrimine les espèces vis-à-vis de la morphologie de leurs racines. Il oppose des espèces avec des diamètres racinaires (Rdiam) et des densités de tissus racinaires (RTD) plus importants, à des espèces avec des racines plus fines, moins denses, mais dont la longueur spécifique (SRL) est plus élevée. Ce deuxième axe n'était pas initialement visé par le choix des espèces, mais il reflète des compromis morphologiques des racines que l'on retrouve dans un grand nombre d'espèces herbacées.

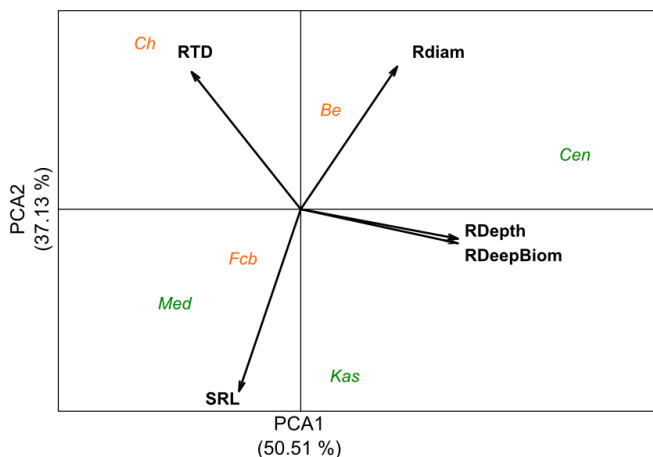


Figure 1 : analyse en composantes principales des traits racinaires des espèces sélectionnées (voir texte).

Malgré des conditions édaphiques homogènes, la TTSW a varié du simple au triple selon les communautés (de 40 à 135 mm). Les TTSWs des communautés de cultivars ont été plus élevées que celles des espèces natives. L'identité fonctionnelle racinaire, que ce soit sur le premier ou le second axe de l'ACP, a contribué significativement à expliquer les variations des TTSWs pour les deux groupes d'espèces. Une relation positive a été trouvée entre le premier axe de l'ACP et la TTSW ($\chi^2 = 10.70$, $p = 0.0011$, figure 2), indiquant que les communautés avec des enracinements plus profonds et plus développés en profondeur ont eu une meilleure capacité d'extraction de l'eau du sol. L'utilisation de l'eau des horizons profonds ne se fait donc pas au détriment de l'utilisation de l'eau des horizons de surface, et reflète le fait que les espèces à enracinements profonds sont aussi des espèces qui ont globalement un système racinaire plus développé tout au long du profil de sol. Une relation positive, bien que plus faible, a également été trouvée avec le second axe de l'ACP ($\chi^2 = 7.058$, $p = 0.0079$, figure 2), suggérant de façon contre-intuitive que des racines plus denses, à diamètre plus élevé mais de longueur spécifique plus faible, ont une meilleure capacité d'extraction de l'eau du sol. En revanche, la diversité fonctionnelle racinaire n'a eu qu'un effet marginal sur la déviation des TTSWs par rapport aux monocultures, et celui-ci a davantage été porté par le second axe de l'ACP ($\chi^2 = 7.094$, $p = 0.0077$, figure 2). L'association d'espèces avec des profondeurs racinaires contrastées n'a donc pas permis aux communautés des prélèvements supérieures en profondeur, mais la diversité des morphologies racinaires au sein de chaque horizon a permis d'améliorer l'extraction d'eau dans ces horizons.

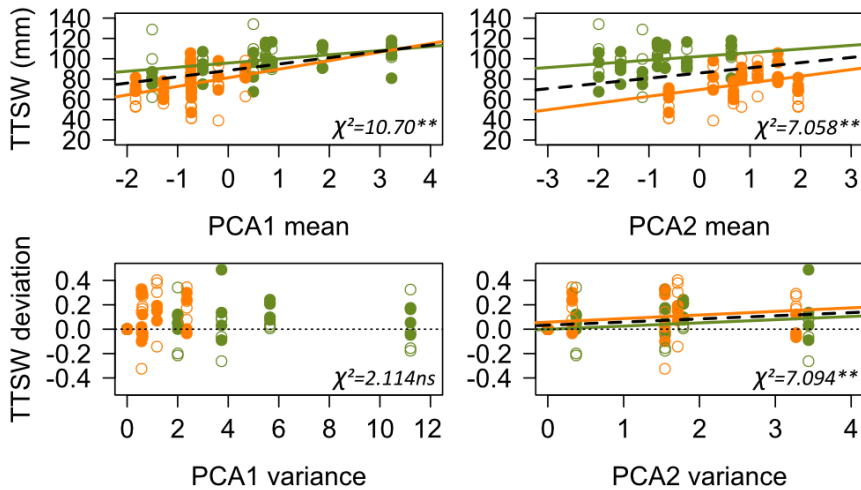


Figure 2: effet de l'identité (mean) et de la diversité (variance) fonctionnelle sur la TTSW des communautés et sa déviation par rapport aux monocultures. Les points représentent les différentes communautés (orange: espèces natives; vert: cultivars; points pleins: sécheresse estivale « normale»; points vides: « sécheresse estivale extrême»). Les lignes de couleurs correspondent aux prédictions du meilleur modèle linéaire mixte pour chaque groupe d'espèce tandis que la ligne pointillée noire correspond à l'effet moyen du modèle.

En 2012, après un an d'installation en conditions d'irrigation optimale, la productivité de printemps des communautés a varié de 45 à environ 1100 g.m², mais été relativement homogène pour les deux groupes d'espèces. Contrairement à ce qui a été observé pour la TTSW, aucune relation significative n'a été trouvée, ni entre l'identité fonctionnelle racinaire et la productivité des couverts, ni entre la diversité fonctionnelle racinaire des mélanges et « l'overyielding ». L'amélioration des TTSWs grâce à des enracinements plus profonds n'a donc pas amélioré la productivité, ce qui suggère que des facteurs supplémentaires, *a fortiori* aériens, ont eu un impact plus important que l'alimentation hydrique sur le fonctionnement des couverts. Cela est cohérent avec le fait que les couverts n'avaient pas été soumis au stress hydrique en avril 2012. Des processus liés à la compétition pour la lumière ont en revanche très probablement été déterminants pour expliquer les productivités observées.

Après les forts stress hydriques de la période estivale, la résilience des communautés a varié d'un facteur cinq (de 1 à 5) et a été globalement meilleure pour les cultivars. L'identité fonctionnelle racinaire s'est révélée être un facteur déterminant de la résilience pour les deux groupes d'espèces. De très fortes relations positives ont été trouvées entre les coordonnées de l'ACP et la résilience des communautés, et ce, aussi bien pour le

premier axe ($\chi^2 = 17.15$, $p < 0.0001$) que pour le deuxième ($\chi^2 = 10.35$, $p = 0.0013$), indiquant comme pour la TTSW, que la profondeur d'enracinement, la quantité de racines profondes ainsi que la morphologie des racines ont permis aux communautés de tirer meilleur profit de l'eau stockée dans tous les horizons et en particulier dans les horizons profonds. En revanche, contrairement à nos attentes, la diversité fonctionnelle racinaire au sein des mélanges n'a pas eu d'effet significatif sur l'amélioration de la résilience par rapport aux monocultures. D'autre part, bien que les communautés soient légèrement plus résilientes après de plus fortes sécheresses estivales, les deux scénarios climatiques n'ont pas eu d'effet significatif et aucune interaction avec la diversité fonctionnelle n'a été détectée.

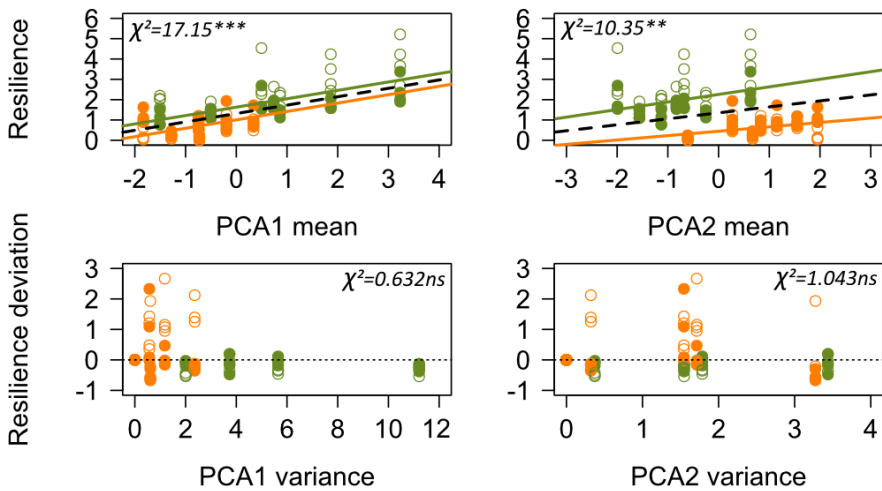


Figure 3: effet de l'identité (mean) et de la diversité (variance) fonctionnelle sur la résilience des communautés et sa déviation par rapport aux monocultures. Les points représentent les différentes communautés (orange: espèces natives; vert: cultivars; points pleins: sécheresse estivale « normale»; points vides: « sécheresse estivale extrême»). Les lignes de couleurs correspondent aux prédictions du meilleur modèle linéaire mixte pour chaque groupe d'espèce tandis que la ligne pointillé noire correspond à l'effet moyen du modèle.

BIBLIOGRAPHIE

- Balvanera P., Pfisterer A.B., Buchmann N., He J.S., Nakashizuka T., Raffaelli D. and Schmid B. 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters*, 9: 1146-1156.
- Bindi M., Olesen J.E. 2011. The responses of agriculture in Europe to climate change. *Regional Environmental Change*, 11: S151-S158.
- Gaujour E., Amiaud B., Mignolet C. and Plantureux S., 2012. Factors and processes affecting plant biodiversity in permanent grasslands. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 32 : 133-160.
- Giannakopoulos C., Le Sager P., Bindi M., Moriondo M., Kostopoulou E. and Goodess C.M. 2009. Climatic changes and associated impacts in the Mediterranean resulting from a 2 degrees C global warming. *Global and Planetary Change*, 68: 209-224.
- Hooper D.U., Chapin F.S., Ewel J.J., Hector A., Inchausti P., Lavorel S., Lawton J.H., Lodge D.M., Loreau M., Naeem S., Schmid B., Setälä H., Symstad A.J., Vandermeer J. and Wardle D.A. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75: 3-35.
- Richardson P.J., Horrocks J. and Larson D.W. 2010. Drought resistance increases with species richness in restored populations and communities. *Basic and Applied Ecology*, 11: 204-215.
- Tubiello N., Soussana J.F. and Howden S.M. 2007. Crop and pasture response to climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(50) : 19686-19690
- Volaire F., Barkaoui K. and Norton M. 2014. Designing resilient and sustainable grasslands for a drier future: Adaptive strategies, functional traits and biotic interactions. *European Journal of Agronomy*, 52: 81-89.
- Hernández E.I., Vilagrosa A., Pausas J.G. and Bellot J. 2010. Morphological traits and water use strategies in seedlings of Mediterranean coexisting species. *Plant Ecology*, 207.
- Pérez-Ramos I.M., Volaire F., Fattet M., Blanchard A. and Roumet C. 2013. Tradeoffs between functional strategies for resource-use and drought-survival in Mediterranean rangeland species. *Environmental and Experimental Botany*, 87: 126-136.