

## Travail de fin d'études

**Auteur :** Mbohoun Ndam, Oumarou

**Promoteur(s) :** Hambuckers, Alain

**Faculté :** Faculté des Sciences

**Diplôme :** Master de spécialisation en sciences et gestion de l'environnement dans les pays en développement

**Année académique :** 2020-2021

**URI/URL :** <http://hdl.handle.net/2268.2/13110>

---

### Avertissement à l'attention des usagers :

*Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.*

*Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.*

---

**Uliège - Faculté des Sciences - Département des Sciences et Gestion de l'Environnement**  
**UClouvain – Faculté des bioingénieurs**

**ACQUISITION DE DONNÉES SUR TERRAIN EN VUE DE TESTER LA CAPACITÉ DES  
MODÈLES DE VÉGÉTATION À PRÉDIRE LES DIFFÉRENCES DE PRODUCTIVITÉ ENTRE  
VARIÉTÉS D'ESPÈCES CULTIVÉES**

**MBOHOU NDAM Oumarou**

**MEMOIRE REDIGE EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLOME DE MASTER DE  
SPECIALISATION EN SCIENCES ET GESTION DE L'ENVIRONNEMENT DANS LES  
PAYS EN DEVELOPPEMENT MODULE EAU ET SOL**

**ANNEE ACADEMIQUE 2020-2021**

**PROMOTEUR : Alain HAMBUCKERS**

**CO-PROMOTEURS : Joost WELLENS, Louis FRANCOIS**

### **Copyright**

Toute reproduction du présent document, par quelque procédé que ce soit, ne peut être réalisée qu'avec l'autorisation de l'auteur et de l'autorité académique\* de l'Université de Liège et de l'Université Catholique de Louvain.

\*L'autorité académique est représentée par le(s) promoteur(s) membre(s) du personnel enseignant de l'Université de Liège et de l'Université Catholique de Louvain.

Le présent document n'engage que son auteur.

Auteur du présent document : **MBOHOU NDAM Oumarou**, [oumaorou.mbohhou@yahoo.com](mailto:oumaorou.mbohhou@yahoo.com)

## DEDICACES

*A mon épouse Yves Gaëlle et à mes parents*

## **REMERCIEMENTS**

A Mr. Alain HAMBUCKERS, je te remercie pour avoir accepté de diriger ce travail et de m'avoir fait confiance pour sa réalisation. Merci pour tes relectures, tes corrections et ton attention bienveillante dans ce travail. Ta rigueur, ta disponibilité et tes qualités humaines m'ont profondément touché. C'était un plaisir de travailler avec toi.

A Mr. Louis FRANÇOIS, je te remercie pour avoir accepté de codiriger ce travail. Merci pour ta disponibilité, ton enthousiasme et ton investissement tout au long de ce travail.

A Mr. Joost WELLENS, je te remercie également pour avoir accepté de codiriger ce travail. Merci pour ta disponibilité, ton enthousiasme.

A Mr. Antoine DENIS, assistant du master de spécialisation en sciences et gestion de l'environnement dans les pays en développement pour ses conseils, son écoute et sa disponibilité qui m'ont permis de finir cette formation malgré les perturbations dues à la COVID-19.

A toute ma famille, à mes parents, merci pour les valeurs que vous m'avez transmises et pour votre soutien sans borne.

A la famille KOUATCHO, merci pour votre générosité et pour l'assistance que vous n'avez cessé de m'apporter depuis notre rencontre.

A Yves Gaëlle merci pour ton soutien infaillible à toute épreuve. C'est grâce à toi que j'ai pu mener ce travail à son terme malgré ton état. C'est un bonheur de vivre à tes côtés.

## RESUME

Le contexte de changements climatiques pose de nombreuses questions sur le devenir des espèces végétales et particulièrement sur les espèces de cultures. Les modèles mathématiques appliqués aux cultures sont une manière d'étudier ces problèmes. Parmi ces modèles, les modèles dynamiques de végétation (MDV) sont des outils de choix car ils simulent les processus aussi bien biologiques que chimiques ou physiques qui se déroulent dans les écosystèmes. Mais, leurs capacités sont liées aux possibilités de paramétrisation : ils doivent être correctement paramétrés. Les traits fonctionnels permettent de spécifier les particularités des espèces. Cependant, ces traits varient chez les espèces en fonction des conditions environnementales. Il est également établi que les traits peuvent varier entre les cultivars et variétés d'une même espèce. Notre objectif était de comparer les performances d'un MDV et d'un autre modèle spécifique des cultures en les appliquant à des cultures expérimentales de céréales conduites au Grand-Duché de Luxembourg. Nous avons constitué une base de données de 4 traits (surface foliaire spécifique (SLA), concentration en azote des tiges (% N tige) et des feuilles (% N feuille), conductance stomatique minimale ( $g_0$ )) chez 5 variétés de 3 céréales d'hiver (orge, blé et seigle). Nous avons mesuré la production primaire des différentes variétés et la concentration en azote nitrique et ammoniacal dans le sol de chacun des échantillons de culture. Nous avons testé la relation entre l'azote du sol et les traits fonctionnels et nous avons cherché s'il existait des différences de valeurs de traits et de production primaire entre les variétés des espèces et entre les espèces. Nos résultats montrent des variations des traits fonctionnels (surface foliaire spécifique, concentration en azote des tiges et des feuilles) non significatives entre les variétés de la même espèce. Seul la conductance stomatique a montré des variations significatives au sein des espèces *Hordeum vulgare* et *Triticum aestivum* pour les cultivars KWS-Higgins, Paradas et Safari-Himalaya respectivement. Contrairement aux variétés, les espèces présentent des différences significatives dans leurs traits mais pas pour  $g_0$ . L'analyse de variance et le test post-hoc de Tukey nous ont permis de mettre en évidence des variances hautement significatives pour les traits SLA, le %N foliaire, le %N des tiges et la production primaire. Du fait des conditions météorologiques défavorables, les cultures sont arrivées à maturité tardivement ce qui a fortement retardé nos échantillonnages et nos mesures. Dès lors, nous n'avons pu réaliser les simulations avec les deux modèles.

**Mots clés :** traits fonctionnels, modèle dynamique végétation, surface foliaire spécifique, conductance stomatique, azote des feuilles, production primaire.

## ABSTRACT

The context of climate change poses many questions on the fate of plant species and particularly on crop species. Mathematical models applied to cultures are one way of studying these problems. Among these models, dynamic vegetation models (MDV) are the tools of choice because they simulate the biological, chemical or physical processes that take place in ecosystems. However, their capacities are linked to the possibilities of parameterization: they must be correctly parameterized. Functional traits allow specifying the peculiarities of species. However, these traits vary in species depending on environmental conditions. It is also established that traits can vary between cultivars and varieties of the same species. Our objective was to compare the performance of a MDV and another specific crop model by applying them to experimental cereal crops carried out in the Grand Duchy of Luxembourg. We created a database of 4 traits (specific leaf area (SLA), nitrogen concentration of stems (% N stem) and leaves (% N leaf), minimum stomatal conductance ( $g_0$ )) in 5 varieties of 3 cereals. winter (barley, wheat and rye). We measured the primary production of the different varieties and the concentration of nitric and ammoniacal nitrogen in the soil of each of the culture samples. We tested the relationship between soil nitrogen and functional traits and investigated whether there were differences in trait values and primary production between varieties of species and between species. Our results show non-significant variations in functional traits (specific leaf area, nitrogen concentration in stems and leaves) between varieties of the same species. Only stomatal conductance showed significant variations within the species *Hordeum vulgare* and *Triticum aestivum* for cultivars KWS-Higgins, Paradas and Safari-Himalaya respectively. Unlike varieties, species show significant differences in their traits but not for  $g_0$ . Analysis of variance and Tukey's post hoc test allowed us to highlight highly significant variances for SLA traits, leaf% N, stem% N and primary production. Due to the unfavourable weather conditions, the crops matured late, which greatly delayed our sampling and measurements. Therefore, we were unable to perform the simulations with the two models.

**Key words:** functional traits, dynamic vegetation model, specific leaf area, stomatal conductance, leaf nitrogen, primary production.

# TABLE DES MATIERES

DEDICACES .....	ii
REMERCIEMENTS .....	iii
RESUME.....	iv
ABSTRACT.....	v
LISTE DES TABLEAUX.....	viii
LISTE DES FIGURES.....	ix
SIGLES ET ABREVIATIONS .....	x
INTRODUCTION GENERALE.....	1
Chapitre I   Aperçu bibliographique.....	3
I.1     Variation de rendement de cultures en région tempérée .....	4
I.1.1     Culture de froment .....	4
I.1.2     Culture du triticale.....	5
I.1.3     Culture de l'orge.....	5
I.1.4     Présentation des modèles CARAIB et AquaCrop.....	6
I.1.4.1   Carbon Assimilation In the Biosphere (CARAIB).....	6
I.1.4.2   Paramètres du modèle CARAIB.....	7
I.1.4.2.1   Les entrées .....	7
I.1.4.2.2   Les sorties .....	8
I.1.4.3   Modèle AquaCrop .....	9
I.1.5     Généralités sur les traits .....	11
I.1.5.1   Variations des traits .....	11
I.1.5.1.1   Azote foliaire .....	11
I.1.5.1.2   Surface foliaire spécifique .....	12
I.1.5.1.3   Azote chez les plantes.....	13
I.1.5.1.4   La conductance stomatique minimale $g_0$ .....	14
I.1.5.2   Variations des traits en fonction des variétés et des facteurs climatiques .....	15
I.1.5.2.1   Facteurs variétaux.....	15
I.1.5.2.2   Facteurs climatiques .....	15
Chapitre II   Méthodologie .....	18
II.1     Présentation des sites d'étude .....	19
II.2     Mesure des traits.....	19
II.2.1     La surface foliaire spécifique (SLA) .....	19
II.2.2     Dosage de l'azote des plantes.....	19



II.2.3	Mesure de la conductance stomatique minimale ( $g_0$ ).....	20
II.2.4	Analyses statistiques .....	20
Chapitre III	Résultats et discussion .....	22
III.1	Résultats.....	23
III.1.1	Variation intraspécifique des traits.....	23
III.1.2	Variation intraspécifique de la production primaire (PP) .....	28
III.1.3	Variations interspécifiques des traits.....	30
III.1.4	Variations interspécifiques des traits de la production primaire (PP).....	31
III.1.5	Influence de la concentration en azote du sol sur les traits .....	32
III.2	Discussion.....	33
III.2.1	Problème de la mesure de $g_0$ .....	33
III.2.2	Variations intraspécifiques .....	34
III.2.3	Variations interspécifiques .....	35
CONCLUSION	.....	36
REFERENCES	.....	37

## LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Superficies agricoles Belge (Statbel, 2020) .....	4
Tableau 2 : Rendements moyens de quelques cultures agricoles en Belgique (Statbel,2020)...	5
Tableau 3 : Production agricole belge (Statbel, 2020) .....	6
Tableau 4 : Comparaison de la conductance stomatique minimale $g_0$ entre les 5 variétés des 3 espèces : Analyse de la variance .....	23
Tableau 5 : Comparaison de la conductance stomatique minimale ( $g_0$ ) entre les 5 variétés de chacune des 3 espèces. Test post-hoc de tukey .....	24
Tableau 6 : Comparaison du % l'azote (%N feuille) entre les 5 variétés de chacune des 3 espèces. Analyse de variance. ....	25
Tableau 7 : Comparaison surface foliaire spécifique (SLA) entre les 5 variétés de chacune des 3 espèces. Analyse de variance .....	25
Tableau 8 : Comparaison % N tige entre les 5 variétés de chacune des 3 espèces. Analyse de variance .....	27
Tableau 9 : Comparaison de la production primaire entre les 5 variétés de chacune des 3 espèces. Analyse de variance. ....	29
Tableau 10 : Comparaison de conductance stomatique $g_0$ entre les 3 espèces. Méthode tukey pour comparer une famille de 3 estimations .....	30
Tableau 11 : Comparaison la surface foliaire spécifique SLA entre les 3 espèces. Méthode Tukey.....	30
Tableau 12 : Comparaison l'azote foliaire (% N feuille) entre les 3 espèces. Méthode tukey	31
Tableau 13 : Comparaison de l'azote tige (% N tige) entre les 3 espèces. Méthode Tukey ....	31
Tableau 14 : Comparaison de la production primaire entre les 3 espèces. méthode tukey.....	32
Tableau 15 : Relations entre les concentrations en azote nitrique et ammoniacal du sol et les traites. Modèles linéaires mixtes (variétés impliquées dans les espèces). Azote des tiges : <b>Effet aléatoires</b> .....	33
Tableau 16 : Relations entre les concentrations en azote nitrique et ammoniacal du sol et les traites. Modèles linéaires mixtes (variétés impliquées dans les espèces). Azote des tiges : <b>Effets fixes</b> .....	33

## LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Schéma illustrant la structure du modèle CARAIB et résumant ses principales variables d'entrée et de sortie (Minet et al, 2013) .....	9
Figure 2 : Représentation d'une variable au moyen d'un box_plot (source : <a href="https://www.r-graph-gallery.com/boxplot.html">https://www.r-graph-gallery.com/boxplot.html</a> ).....	21
Figure 3 : Variation intraspécifique de conductance stomatique $g_0$ .....	23
Figure 4 : Variation intraspécifique azote feuille (%N feuille).....	26
Figure 5 : Variation intra-spécifique de la surface foliaire spécifique (SLA).....	27
Figure 6 : Variation intraspécifique d'azote de tiges (%N tige).....	27
Figure 7 : Variation intraspécifique de la production primaire des plantes .....	29
Figure 8 : Variation inter-espèces traits .....	32
Figure 9 : Relation entre le % N des tiges et le nitrate du sol .....	33
Figure 10 : Conductance stomatique d'une feuille de Poaceae en place sur la plante-mère correctement hydratée (valeur à $T = 0$ ) puis de la même feuille coupée et placée à l'obscurité dans du papier journal. ....	34

## SIGLES ET ABREVIATIONS

ATP = adénosine-triphosphate

B = biomasse

C = carbone

CARAIB = Carbon Assimilation In the Biosphere

FAO = Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture

$g_0$  = conductance stomatique

LAI = indice de surface foliaire

SLA = surface foliaire spécifique

MDV = modèle dynamique de végétation

N = azote

NADH = hydrure de nicotinamide adénine dinucléotide

NADPH = Nicotinamide adénine dinucléotide phosphate

PFT= type fonctionnel de plante

PP = production primaire

QTL = Un locus de caractères quantitatifs

WP = productivité de l'eau

WP = productivité de l'eau

## INTRODUCTION GENERALE

L'augmentation des émissions des gaz à effet de serre dans l'atmosphère provoque des graves perturbations au niveau de la planète avec comme conséquences, la fonte des glaciers, la multiplication des phénomènes météorologiques extrêmes, l'augmentations des précipitations et le décalage des saisons (Pepin, 2019). Le changement climatique est une des menaces très importantes de la biodiversité et de la durabilité des cultures dans le monde entier (Aguirre-Liguori et al., 2019). L'agriculture est l'une des activités humaines la plus sensible aux changements climatiques (Daou, 2020). La hausse de températures est parfois source de diminution des rendements des cultures tout en favorisant la prolifération des adventices et des parasites. La modification des régimes de précipitations augmente la probabilité des mauvaises récoltes à court terme et d'une baisse de la production à long terme (Nelson et al., 2009). De plus, on observe une inadaptation de certaines variétés locales aux climats dans lesquels elles sont cultivées à cause du réchauffement climatique (Daou, 2020).

Les approches basées sur les traits sont une alternative aux approches basées sur les espèces pour relier fonctionnellement des organismes individuels à la structure et à la dynamique des communautés. Dans cette approche, plutôt que de se concentrer sur l'identité de l'espèce d'un organisme, l'accent est mis sur les traits d'un organisme, qui représentent leurs caractéristiques physiologiques, morphologiques ou biologiques (Zakharova et al., 2019). Il est donc important de décrire les êtres vivants en termes de traits fonctionnels afin de prédire les changements dans la distribution de la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes (Berzaghi et al., 2020). En effet, les traits fonctionnels, en particulier chez les végétaux, permettent à la fois d'étudier la réponse des espèces aux gradients environnementaux et leurs changements, et de prédire leurs effets sur le fonctionnement des écosystèmes (Berzaghi et al., 2020). En outre, par leur sensibilité au climat local, les traits fonctionnels des plantes peuvent aussi se révéler être de puissants prédicteurs de la productivité primaire (Madani et al., 2018).

Dans ce contexte de changements climatiques et de conditions météorologiques extrêmes, les agriculteurs doivent apporter des changements à leurs pratiques qui réduiront la gravité de ces impacts (Pepin., 2020). En outre, les agriculteurs peuvent exploiter les différents outils technologiques pour soutenir l'adaptation des pratiques agricoles. Il s'avère donc nécessaire de s'orienter vers l'élaboration de nouvelles stratégies fiables pour anticiper ces problèmes. L'appel aux modèles mathématiques de fonctionnement des cultures et plus particulièrement

aux modèles dynamiques de végétation (MDV) fournissant à la fois un diagnostic de l'état de croissance des cultures et une prévision du rendement est essentiel.

Ce sont des outils appropriés pour étudier les impacts du changement climatique sur la végétation (Snell et al., 2014). Ils sont basés sur des processus réalisant l'établissement, la croissance et la mortalité d'objets représentant divers types de plantes, la compétition entre ces objets et des processus tels que la photosynthèse et la respiration (Snell et al. 2014). Dans certaines études, le modèle dynamique de végétation est utilisé pour comprendre la dynamique des espèces d'arbres de forêt et évaluer les changements futurs dans leur répartition, leur productivité et leur compétitivité (Louis François & Hambuckers, 2020) et l'impact des changements climatiques sur ces arbres (Raghunathan et al., 2019). Les résultats produits par les MDV peuvent être améliorés en paramétrant de la manière la plus précise possible (J. Minet et al., 2015). Parmi les paramètres nécessaires se trouvent des traits morpho-physiologiques. Ils pourraient ainsi favoriser une bonne gestion des cultures et la prévision des rendements agricoles.

Notre travail est focalisé sur cet aspect. Notre objectif initial dans cette étude était de tester l'apport des traits mesurés in situ sur les prévisions des rendements des cultures avec un modèle dynamique de végétation (CARbon Assimilation In the Biosphere, CARAIB) et de comparer les performances du modèle CARAIB potentiellement amélioré par des traits mesurés, à celles du modèle Aquacrop. Les conditions météorologiques du printemps ayant été froides et particulièrement pluvieuses, les cultures ont été retardées d'environ un mois. Comme notre échantillonnage devait être conduit à la fin de la phase de maturation, nous n'avons disposé de temps que pour amener nos mesures à leur terme. Nous n'avons pu passer à la phase de modélisation. Néanmoins, nous avons ainsi constitué une base de données qui pourra être exploitée aisément pour la réalisation de notre objectif final de comparaison des modélisations.

# Chapitre I Aperçu bibliographique

## I.1 Variation de rendement de cultures en région tempérée

### I.1.1 Culture de froment

Le froment d'hiver ou blé tendre (*Triticum aestivum L.*) est une des espèces végétales les plus cultivée à travers le monde. En Belgique, le froment d'hiver est de loin la céréale la plus cultivée en termes de superficie suivi du maïs (*Zea mays L.*) et de l'orge d'hiver (*Hordeum vulgare L.*) avec 184.025 ha, 49.005 ha, 45.284 ha respectivement (Anonyme, 2018) (tableau 1). Il est cultivé principalement pour ses graines utilisées en alimentation humaine et animale. Dans les zones agro-climatiques belges, le semis est réalisé entre les mois d'octobre et de décembre et peut même aller jusqu'en février. Mais pour avoir un potentiel de rendement important, il est recommandé un semis précoce (début octobre) au détriment du semis tardif difficiles à réussir à cause des conditions climatiques qui allongent la durée de levée et réduisent leur pourcentage (DAPSA, 2019).

En automne 2016, les mauvaises conditions météorologiques ont provoqué une chute importante de la production du blé. Cette baisse de production résulte aussi à une perte de rendement comparée à 2015 (tableau 2).

Tableau 1 : Superficies agricoles Belge (Statbel, 2020)

Superficies agricoles (2000, 2015-2019)						
	2000	2015	2016	2017	2018	2019
<b>Cultures (en ha)</b>						
<b>Céréales pour le grain</b>	<b>313.485</b>	<b>341.460</b>	<b>337.015</b>	<b>305.434</b>	<b>304.516</b>	<b>313.107</b>
Froment d'hiver	200.600	198.481	204.789	182.825	181.810	189.699
Orge d'hiver	40.349	44.167	52.266	42.574	38.998	43.804
Maïs cultivé pour le grain	35.783	58.384	52.100	49.005	53.987	48.641
<b>Cultures industrielles</b>	<b>133.307</b>	<b>87.056</b>	<b>91.407</b>	<b>99.773</b>	<b>101.688</b>	<b>96.270</b>
Betteraves sucrières	90.858	52.341	55.536	62.470	62.696	57.606
Pommes de terre	65.844	78.640	89.210	92.854	93.331	98.188
Légumineuses	2.215	2.724	2.909	3.422	3.822	4.638
<b>Cultures fourragères</b>	<b>292.104</b>	<b>266.837</b>	<b>272.150</b>	<b>274.794</b>	<b>287.184</b>	<b>285.346</b>
Maïs fourrager	166.336	173.336	168.737	171.278	179.744	175.299
Prairies temporaires	114.730	80.886	90.454	90.946	93.150	95.792
Légumes en plein air	35.920	43.498	46.667	49.791	49.890	49.165
<b>Cultures permanentes</b>	<b>20.642</b>	<b>22.539</b>	<b>23.049</b>	<b>23.484</b>	<b>23.679</b>	<b>23.673</b>
Prairies permanentes	506.946	475.959	478.430	467.837	479.635	475.464
Cultures sous serres	2.327	2.058	2.120	2.165	2.308	2.283
Jachères	20.097	8.972	9.167	8.802	9.227	9.848



### I.1.2 Culture du triticale

Le triticale (*Triticosecale* spp) est une céréale comme son nom l'indique issu du croisement entre le blé (*Triticum*) et le seigle (*Secale*). Ainsi le triticale venant de deux espèces, il en a gardé des caractéristiques propres à chacune notamment la rusticité du seigle et la productivité du blé (Anonyme, 2010). Le triticale est cultivé pour les grains qu'il produit. Ces grains servent pour l'alimentation animale et pour l'alimentation humaine. Mais à la différence du blé, le triticale n'est pas panifiable.

Le triticale se sème durant l'automne, de la fin septembre à la fin octobre. Du seigle, le triticale a gardé son aspect rustique. Cet héritage, en fait une plante robuste ne craignant pas la sécheresse, le froid ou les maladies. Ainsi, pendant tout son cycle, le triticale ne nécessite pas d'intervention particulière (Anonyme, 2008). Au total, 39.839 tonnes de grains ont été récoltées en moyenne en Belgique en 2019 (Statbel, 2020). Le rendement du triticale en Belgique est en nette croissance (tableau 2).

Tableau 2 : Rendements moyens de quelques cultures agricoles en Belgique (Statbel,2020)

RENDEMENTS MOYENS DES CULTURES AGRICOLES (en 100 kg à l'ha)						
AU NIVEAU DE LA BELGIQUE AU COURS DES ANNEES DE RECOLTE 2015 à 2019						
BELGIQUE	Nature de la récolte	2015	2016	2017	2018	2019
<b>1. Céréales pour le grain</b>	grain					
Froment d'hiver	grain	96,1	68,0	87,8	85,8	94,7
Froment de printemps	grain	61,2	48,1	52,8	59,2	62,7
Epeautre	grain	73,6	49,1	66,6	67,3	72,2
Seigle (y c. méteil)	grain	45,4	33,1	46,4	37,4	43,6
Orge d'hiver	grain	92,8	63,4	86,5	77,8	86,9
Orge de printemps	grain	56,8	44,9	47,4	51,7	54,5
Orge de brasserie	grain	63,8	50,0	53,5	61,9	61,8
Avoine (y c. mélanges de céréales d'été)	grain	56,5	44,7	45,6	52,5	51,5
Triticale	grain	73,2	52,6	61,7	57,5	65,8
Maïs grain	grain	118,7	92,3	124,2	82,1	108,9
Autres céréales	grain	45,4	33,4	48,9	49,0	55,1

### I.1.3 Culture de l'orge

L'orge (*Hordeum vulgare* L.) est une céréale à épi barbu. En Belgique, C'est la seconde céréale par ordre d'importance en termes de production (Wallonie, 2020) (tableau 3). L'Union européenne est le premier producteur (60 millions de tonnes pour 2019-2020) et exportateur (9 millions de tonnes) mondial d'orges (Viaux, 2017). Deux types d'orges sont cultivés en Belgique :

- ✓ L'orge d'hiver à 6 rangs qu'on appelle escourgeon, principalement utilisé pour l'alimentation animale. On le sème vers la fin du mois de septembre.

- ✓ L'orge de printemps à 2 rangs, qui est principalement utilisé pour la brasserie et en distillerie (pour la fabrication de whisky). On le sème généralement en mars et la moisson se fait en juillet (Filagri, 2015; Viaux, 2017).

En Belgique, la culture d'orge occupe une superficie de 43804 ha en 2019 (tableau 3). Les  $\frac{3}{4}$  des superficies d'orge sont situées en région wallonne. L'orge d'hiver représente 92% de la production totale. Il est essentiellement destiné à l'alimentation animale, mais quelques variétés d'hiver peuvent cependant être utilisées en brasserie. L'orge de brasserie représente moins d'1% de la superficie totale en orge alors qu'il représentait encore d'une dizaine de pourcents dans les années 2000. Au cours de ces 15 dernières années, les surfaces d'orge brassicole n'ont cessé de diminuer (-92 % entre 2000 et 2015) (Viaux, 2017).

Le rendement belge pour la culture d'orge est estimé à 86,9 kg/ ha en 2019 (Wallonie, 2020). En Wallonie, le rendement moyen estimé est en hausse cependant, avec une très forte variabilité annuelle et régionale (Viaux, 2017). Les zones de production sont majoritairement la région limoneuse, le Condroz et la région sablo-limoneuse avec 380867 tonnes, qui représentent ensemble 80 % de la production belge (tableau 2).

Tableau 3 : Production agricole belge (Statbel, 2020)

PRODUCTION DES CULTURES AGRICOLES (en tonnes)						
AU NIVEAU DE LA BELGIQUE AU COURS DES ANNEES DE RECOLTE 2015 à 2019						
BELGIQUE	Nature de la récolte	2015	2016	2017	2018	2019
<b>1. Céréales pour le grain</b>	grain	3280706	2334666	2764392	2483008	2903831
Froment d'hiver	grain	1 908 379	1 393 111	1 605 986	1 559 808	1 795 541
Froment de printemps	grain	19 271	7 671	6 341	6 762	7 902
Epeautre	grain	147 347	45 801	90 394	85 679	92 326
Seigle (y c. méteil)	grain	2 563	1 942	2 389	2 319	3 367
Orge d'hiver	grain	409 834	331 432	368 128	303 411	380 867
Orge de printemps	grain	22 149	13 385	11 653	13 273	13 226
Orge de brasserie	grain	1 711	890	1 347	3 711	3 274
Avoine (y c. mélanges de céréales d'été)	grain	22 225	16 405	18 428	18 202	19 889
Triticale	grain	40 544	31 531	34 106	32 132	39 839
Maïs grain	grain	692 808	480 728	608 671	442 995	529 601
Autres céréales	grain	13 875	11 770	16 949	14 716	17 999

## I.1.4 Présentation des modèles CARAIB et AquaCrop

### I.1.4.1 Carbon Assimilation In the Biosphere (CARAIB)

L'outil CARAIB est un modèle dynamique de végétation (DVM) écrit en FORTRAN et développé à l'Université de Liège. Le modèle calcule les flux de carbone entre l'atmosphère et les écosystèmes sur une grille s'étendant à des échelles spatiales sélectionnées. Il a été conçu initialement pour simuler la croissance de la végétation à l'échelle globale mais a été ultérieurement utilisé pour des simulations régionales de végétation ou d'espèces et à l'échelle

locale des cultures. Il a aussi été appliqué pour les écosystèmes passés, présent et futurs (François & Hambuckers, 2020 ; Minet et al., 2013). CARAIB est un modèle mécaniste étudiant le comportement de la végétation en fonction du climat et du sol. Il est construit pour couvrir les nombreuses échelles temporelles et spatiales des différents processus impliqués, de la végétation locale et du cycle diurne à la couverture mondiale sur des siècles. Il est composé de cinq modules décrivant le bilan hydrologique, la photosynthèse de la canopée et la régulation stomatique, l'allocation du carbone et la croissance des plantes, la respiration hétérotrophe et la dynamique du carbone litière / sol, la compétition des plantes et la biogéographie (Fig. 1; François et al., 2011). Des descriptions détaillées du modèle sont données dans Otto et al. (2002), François et al. (2011) et Dury (2015). Dans l'outil CARAIB la distribution des espèces est principalement contrôlée par les seuils climatiques, tandis que leur productivité dépend également des traits morpho-physiologiques. En l'absence de traits spécifiques à l'espèce, on peut utiliser des valeurs de type fonctionnel de plante. Ce type de modèles intègre depuis longtemps les résultats des modèles climatiques pour comprendre la réponse des plantes au changement climatique (Raghunathan et al., 2019), il inclut autant la dynamique de la végétation ainsi que les processus biogéochimiques (Cramer et al. 2004). Un tel DVM n'inclut qu'une partie des interactions biotiques qui sont la compétition pour l'eau et la lumière mais il pourrait être amélioré en intégrant les pressions de prédation et de parasitisme. Une autre amélioration possible serait d'adjoindre les processus de migration (Raghunathan et al., 2019)

#### **I.1.4.2 Paramètres du modèle CARAIB**

##### **I.1.4.2.1 Les entrées**

Les paramètres d'entrée du modèle CARAIB sont des paramètres climatiques mensuels (température, précipitations, vitesse du vent, heures d'ensoleillement et humidité relative), pédologiques (texture des sols et couleur) (Minet et al., 2013, Otto et al., 2002). Les valeurs journalières sont déterminées par un générateur stochastique (François et al., 2011). L'altitude moyenne de la cellule de la grille et la concentration du CO<sub>2</sub> atmosphérique doivent également être fournis (Raghunathan et al., 2019).

Les traits décrivant les propriétés des plantes dans le modèle et dont on peut supposer qu'ils ont une importance sont par exemple la surface foliaire spécifique, La pente ( $g_1$ ) et l'interception ( $g_0$ ) de la conductance stomatique sont directement liés à la photosynthèse puisqu'elle régit la conductance stomatique, le temps caractéristique de mortalité (année) de la

plante en conditions normales  $\tau$  et en conditions de stress  $\tau_s$  est respectivement le temps caractéristique de renouvellement de la plante ( $\tau$ ) et le temps qu'il faut à la plante pour mourir en conditions de stress ( $\tau_s$ ), deux ratios carbone/azote (C/N) sont définis pour le pool de carbone actif photosynthétique de la plante (C/N1) et pour le reste de la plante (C/N2). La teneur en azote des feuilles joue un rôle crucial dans la photosynthèse, et l'augmentation de la teneur en azote favorise l'activité photosynthétique. Trois paramètres régissent les taux de respiration hétérotrophe du sol :  $\gamma_1$  pour la respiration de la litière verte,  $\gamma_2$  pour la respiration de la litière non verte et  $\gamma_3$  pour la respiration du carbone organique du sol (Minet et al., 2015).

#### **I.1.4.2.2 Les sorties**

CARAIB produit comme sorties les fractions de couverture de tous les types fonctionnels de plantes (PFT) ou des espèces renseignées sur chaque cellule de la grille de la région étudiée : les flux et stocks de carbone (productivité primaire brute et nette, respiration), l'indice de surface foliaire (LAI), l'hydrologie du sol (teneur en eau du sol, couverture de neige et flux d'eau par évaporation, ruissellement et drainage profond) et le bilan énergétique de surface (échanges thermiques sensibles, flux de rayonnement solaire l'albedo). Il est également possible de faire calculer la distribution de biomes et des incendies (fréquence, distribution et biomasse brûlée) (François et al., 2011).

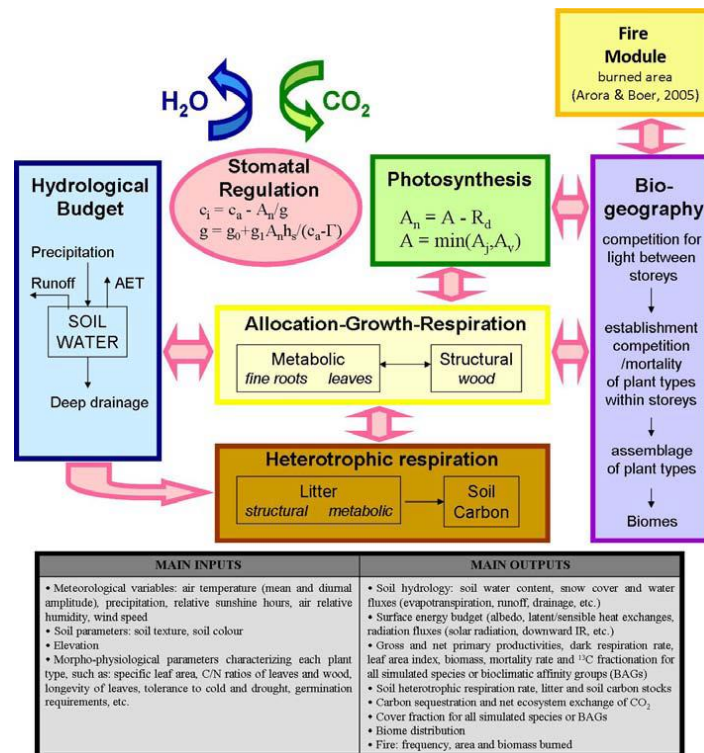


Figure 1 : Schéma illustrant la structure du modèle CARAIB et résumant ses principales variables d'entrée et de sortie (Minet et al, 2013)

### I.1.4.3 Modèle AquaCrop

AquaCrop est un modèle de fonctionnement des cultures, développé par la Division des Terre et des Eaux de l'Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture (FAO) depuis 2008 (Steduto et al., 2009). C'est un outil d'aide à la décision qui simule la production quotidienne de biomasse et le rendement final des cultures en relation avec l'approvisionnement et la consommation d'eau et la gestion agronomique, sur la base des concepts actuels de budgétisation physiologique des plantes, de l'eau du sol et du sel (Vanuytrecht et al., 2014). Ce modèle dynamique de croissance des cultures prédit la réponse du rendement à l'eau ; il suppose une relation linéaire entre la biomasse ( $B$ ), le taux de croissance et la transpiration des cultures ( $Tr$ ) (Steduto et al., 2009). Dans AquaCrop, la transpiration réelle des cultures est traduite en biomasse par une productivité de l'eau ( $WP$ ). Pour un intervalle de temps donné, la biomasse accumulée est le résultat de  $WP$  et de la transpiration accumulée de la canopée (Raes et al., 2009). C'est un paramètre spécifique à la culture. Lorsqu'il est normalisé pour la demande évaporative atmosphérique, il reste pratiquement constant sur une gamme d'environnements afin de rendre AquaCrop applicable à divers endroits et saisons (Joost et al., 2017).

AquaCrop utilise deux types de paramètres différents : des paramètres fixes ou conservateurs et des paramètres spécifiques ou non conservateurs. Les paramètres conservateurs sont indépendants de la région géographique, des techniques de gestion ou du temps. Ils doivent être déterminés dans des conditions de croissance non limitatives mais restent valables pour des conditions de stress grâce à l'intégration de fonctions de réponse au stress (Raes et al., 2009, Steduto et al., 2009). Les paramètres conservateurs comprennent : la croissance et la diminution de la fraction du couvert, le coefficient de culture pour l'évapotranspiration de la canopée, la productivité de l'eau (WP) pour la biomasse, et les seuils de stress. Ces paramètres sont applicables à un large éventail de conditions et ne sont pas spécifiques à une variété de culture donnée (Steduto et al., 2012). Les paramètres non-conservateurs (Densité de semis, durée des stades phénologiques) sont affectés par les conditions climatiques, la gestion de la parcelle ou les conditions du sol. L'opérateur doit les fournir pour chaque cas spécifique et ne peut pas les appliquer largement. S'il n'est pas disponible, ils peuvent être proposés par défaut par le modèle (Raes et al., 2009).

Plusieurs caractéristiques uniques de cultures distinguent AquaCrop des autres modèles. C'est un modèle convivial et facile à utiliser. L'expansion de la canopée est simulée en termes de couverture verte proportionnelle de la canopée par opposition à l'indice de surface foliaire. Cette approche présente l'avantage que les sorties de modèles simulés peuvent être directement liées à des données facilement accessibles à partir d'observations de champ visuel et de télédétection (Foster et al., 2017). Il représente une gamme plus large d'impacts du stress hydrique sur la transpiration que la plupart des autres modèles de cultures hydriques. Plus précisément, AquaCrop considère les impacts du stress hydrique sur la transpiration causée non seulement par la fermeture stomatique, mais aussi par la réduction de l'expansion des feuilles et la sénescence prématurée du couvert. Le modèle tient compte des effets dynamiques d'une gamme de facteurs de stress environnementaux, en particulier l'eau et la température, sur la croissance des cultures, et capture l'impact des concentrations atmosphériques élevées de dioxyde de carbone sur la productivité de l'eau des cultures (Foster et al., 2017).

Le modèle n'est pas destiné actuellement à simuler les vivaces, les cultures arboricoles ou les vignes (Steduto et al., 2012), pour lesquelles la réponse du rendement aux processus de répartition de l'eau et de la biomasse est nettement plus complexe et moins bien comprise. Comme la plupart des modèles de croissance des cultures, AquaCrop est conçu pour prédire le rendement des cultures à l'échelle d'un seul champ (simulations ponctuelles). Pour mettre à

l'échelle des simulations uniques au-delà d'un champ ou d'une ferme jusqu'au niveau régional, des données d'entrée haute résolution sur les conditions météorologiques, les cultures, le sol et les pratiques de gestion sont nécessaires (Vanuytrecht et al., 2014). L'utilisation d'AquaCrop pour ces applications nécessite un grand nombre de simulations, impliquant la génération d'une grande quantité de fichiers d'entrée et de projet, ainsi qu'une interprétation et une analyse complexes des résultats.

### **I.1.5 Généralités sur les traits**

Les traits des plantes fournissent des informations importantes sur la manière dont les plantes vont répondre aux facteurs milieu (Garnier & Navas, 2012). La notion de trait est un concept qui se définit comme : toute caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique mesurable au niveau d'un individu, de la cellule à l'organisme entier, sans qu'il soit fait référence à aucun autre niveau d'organisation ni à aucun facteur du milieu (Violle et al., 2007). Le trait fonctionnel est donc une caractéristique morphologique, physique ou chimique d'une plante ayant un impact indirect sur la croissance, la reproduction et la survie. Il existe pour chaque espèce une gamme de variation de valeurs de trait qui traduit la variabilité due à une diversité génétique entre les individus (Tribouillois, 2014), mais aussi due à une plasticité par rapport aux facteurs de l'environnement. Par exemple, Poorter et al. (2018) montrent que pour 25 traits évalués sur plus de 1300 arbres appartenant à plus de 383 espèces, 44% de la variation provient des différences entre les individus appartenant aux mêmes espèces.

#### **I.1.5.1 Variations des traits**

##### **I.1.5.1.1 Azote foliaire**

La concentration d'azote (N) foliaire représente la quantité d'azote totale par unité de masse de feuilles sèches. Cette concentration est souvent corrélée à la concentration en phosphore dans le classement interspécifique. Sur la base de masse et de la surface foliaire spécifique, il existe une corrélation étroite entre la quantité d'azote de feuilles avec la photosynthèse maximale à travers les espèces. N est le constituant critique pour la croissance et la production de biomasse, car il est un constituant des acides aminés, ainsi que des nucléotides, de nombreux autres métabolites et composants cellulaires (Nunes-Nesi et al., 2010). En fait, les plantes ont besoin N en plus grande quantité que n'importe lequel des autres éléments minéraux. Cela reflète en grande partie la grande quantité de N investie dans l'appareil photosynthétique, en particulier la Rubisco et les complexes de collecte de lumière (X. Zhang et al., 2019). L'absorption et l'assimilation de l'azote nécessitent de l'énergie (ATP), du

pouvoir réducteur (NADH/ NADPH) et des squelettes carbonés accepteurs d'ammonium, provenant du métabolisme carboné, en particulier de la photosynthèse et de la respiration (Gao et al., 2018). L'azote investi soutient l'utilisation dépendant de la lumière, du dioxyde de carbone, de l'eau et de l'azote inorganique pour produire des sucres, des acides organiques et des acides aminés, les éléments de base de l'accumulation de biomasse (Foyer et al., 2011). Lors de la photosynthèse, la fixation et l'assimilation de carbone nécessitent des molécules azotées (cytochromes, photosystèmes), des enzymes (enzymes du cycle de Calvin, la RUBISCO) et des systèmes protéines-pigments chloroplastiques (Gao et al., 2018). Il est depuis longtemps reconnu que la respiration et l'assimilation de l'azote sont intimement liées dans les cellules végétales, notamment en raison des besoins énergétiques et métaboliques (Foyer et al., 2011). L'assimilation de l'azote inorganique, la synthèse des acides aminés et le processus de synthèse des protéines représentent également une composante majeure de la respiration des plantes (Nunes-Nesi et al., 2010).

La concentration élevée de l'azote foliaire est généralement associée à une qualité nutritionnelle élevée pour les consommateurs des réseaux trophiques. Cependant, la quantité d'azote d'une espèce donnée a tendance à varier considérablement avec la disponibilité de N dans leur environnement. Parfois, le rapport C/N est utilisé comme un outil pour évaluer si la disponibilité d'azote est la plus limitante pour la croissance des plantes. Par exemple, les légumineuses ont un rapport C/N plus élevé que les autres plantes (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). La relation entre l'azote des feuilles et le phosphore est particulièrement intéressante, car les deux éléments sont essentiels au métabolisme des plantes; leurs disponibilités limitées limitent souvent la croissance des plantes et les relations générales entre les deux ont été documentées (Reich et al., 2010). L'azote des feuilles augmente des tropiques vers les latitudes moyennes plus froides et plus sèches en raison de la stœchiométrie physiologique des plantes liée à la température et des gradients biogéographiques de l'âge du substrat du sol, puis se stabilisent ou diminuent aux latitudes élevées en raison du froid (Reich & Oleksyn, 2004).

#### **I.1.5.1.2 Surface foliaire spécifique**

La surface foliaire spécifique (SLA) est la surface unilatérale d'une feuille fraîche, divisée par sa masse séchée au four et exprimée en  $\text{m}^2 / \text{kg}$  ou équivalentement en  $\text{mm}^2 / \text{mg}$ . La SLA d'une espèce est souvent positivement corrélée avec son taux de croissance potentielle (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Elle a tendance à évoluer positivement avec le taux de photosynthèse saturé de lumière basé sur la masse et avec la concentration d'azote (N) des



feuilles, et négativement avec la longévité des feuilles et l'investissement en C dans des composés secondaires quantitativement importants tels que les tanins ou la lignine (Baruch, 2011). De faibles valeurs de SLA correspondent généralement à des investissements relativement hauts dans les défenses de la feuille, principalement les éléments de structure, comme la cuticule et l'hypoderme, et à des durées de vie de la feuille plus longue. Elle peut être calculée grâce à l'utilisation d'appareils spécialisés pour mesurer des surfaces de feuilles tels que le Delta-T (Cambridge, UK) ou le Li Cor (Lincoln, Nebraska, USA). On peut aussi scanner les feuilles fraîches et analyser les images au moyen d'un logiciel spécialisé comme Image-J (<https://imagej.net>) puis peser les échantillons séchés à l'étuve. En général, les espèces dans des environnements riches en ressources de façon permanente ou temporaire notamment les déserts après un événement de pluie, ont tendance, à avoir en moyenne, une SLA plus élevée que celles des environnements pauvres en ressources, bien qu'il puisse également y avoir des variations considérables de SLA entre les co-espèces récurrentes (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Les espèces caractérisées par des valeurs élevées SLA possèdent des tissus foliaires peu denses, présentant un taux de photosynthèse élevé, une forte vitesse de croissance et une forte teneur en azote foliaire (Baruch, 2011 ; Reich & Oleksyn, 2004).

#### **I.1.5.1.3 Azote chez les plantes**

L'azote est le macroélément quantitativement le plus important pour la croissance des plantes. Il représente un des principaux constituants des protéines, ce qui en fait un des éléments importants de la photosynthèse (ribulose-diphosphate carboxylase). L'azote affecte grandement la performance des végétaux. Dans l'atmosphère, l'azote se trouve sous forme de gaz (le diazote  $N_2$  représente environ 78 % de l'air en volume, 75% en masse) mais il est inutilisable sous cette forme par les eucaryotes (Thalineau, 2017). Les plantes l'assimilent essentiellement sous forme d'ion ammonium ( $NH_4^+$ ) ou nitrate ( $NO_3^-$ ) (Kaštovská et al., 2015). Les plantes ont donc besoin d'établir des liaisons symbiotiques avec certains microorganismes du sol notamment les bactéries symbiotiques et les champignons mycorhiziens arbusculaires qui transforment l'azote atmosphérique ( $N_2$ ) pour que la plante puisse utiliser (Tardif, 2014, Kaštovská et al., 2015, He et al., 2020). Une activité microbienne spécifique plus élevée permet une coopération plus étroite entre les plantes et les microbes et, une couverture efficace et rapide des besoins en azote des plantes (Kaštovská et al., 2015). Lors la symbiose avec la bactérie, le  $N_2$  est réduit en  $NH_4^+$  grâce à un complexe enzymatique appelé nitrogénase (Wang et al., 2012). L'ammonium est la principale source d'azote exportée

par les bactéries du sol. Le nitrate et l'ammonium peuvent aussi être transportés par les champignons mycorhiziens mais les modèles plus récents du transport de N dans la symbiose mycorhizienne concluent que  $\text{NH}_4^+$  est la forme principale sous laquelle N est transféré dans l'interface mycorhizienne et est repris par l'hôte (Bücking & Kafle, 2015).

Chez les végétaux, l'assimilation du nitrate réside dans sa conversion via deux étapes de réduction successives en nitrite puis en ammonium. La réduction du nitrate en nitrite se fait grâce à la Nitrate Réductase dans le cytosol et consomme deux électrons. Puis Le nitrite est ensuite réduit en ammonium dans les plastes par la nitrite-réductase (Lecourt, 2013). Sous l'action des deux enzymes la glutamine-synthétase et la glutamate-synthétase,  $\text{NH}_4^+$  est assimilée dans les plantes (Thalineau, 2017).

#### **I.1.5.1.4 La conductance stomatique minimale $g_0$**

Les plantes s'acclimatent à la disponibilité en eau pas uniquement en ajustant leur rapport parties aériennes/parties souterraines (Schwinning & Ehleringer 2001; Li & Wang 2003; Liu et al. 2011), mais aussi par régulation de leurs échanges gazeux en modifiant sensibilité de leurs stomates et par le contrôle d'autres caractéristiques des feuilles comme l'épaisseur de la cuticule et de l'hypoderme qui influencent la surface foliaire spécifique (Latimer & Severson 1997; Grill et al. 2004; Bacelar et al. 2006; Pospíšilov et al. 2007, Navarro et al. 2011; Tapia et al. 2013a; Tapia et al. 2013b). Pour la régulation, un paramètre important est la conductance stomatique minimale ( $g_0$ ) qui détermine les échanges gazeux au travers de la surface des feuilles lorsque les stomates sont fermés. Ce facteur est un paramètre important du modèle adapté de Ball et al. (1987) qui contrôle la conductance stomatique ( $g_s$ ) dans le modèle CARAIB. Les valeurs utilisées dans les modèles sont souvent trop basses car elles sont obtenues par extrapolation d'une relation linéaire ajustée entre  $g_s$  et la photosynthèse nette. Cependant, cette relation ne semble pas linéaire pour les plus petites valeurs, ce qui conduirait à ces sous-estimations. De plus, les modèles impliquant  $g_0$  semblent très sensibles à cette grandeur (Barnard et Bauerle 2013). Il est donc intrinsèquement intéressant d'obtenir des valeurs de  $g_0$  de terrain. De plus,  $g_0$  est susceptible de varier entre les variétés de la même espèce. Par exemple, Hopper et al. (2014) mettent en évidence chez des variétés de vigne, des différences pour ce facteur qui sont en accord avec la réponse au stress hydrique.

## **I.1.5.2 Variations des traits en fonction des variétés et des facteurs climatiques**

### **I.1.5.2.1 Facteurs variétaux**

La variation intraspécifique des caractères est un moteur important de la performance des plantes dans différents environnements. L'effet variétal sur la SLA est positivement associée à l'étendue de la niche des espèces, ce qui implique que les espèces à faible variabilité agissent comme une force plus déterministe dans la structuration des communautés par rapport aux espèces à haute variabilité (Rewald et al., 2018, He et al., 2018). DeWitt et al. (2020) ont montré que chez le blé, la floraison précoce et la hauteur de la plante sont largement déterminées par des cultivars sélectionnés. Chez d'autres espèces cultivées telles que le maïs, la majorité de variation génétique additive de la date d'épiaison et de la hauteur des plantes adultes est générée de manière polygénique grâce à la combinaison de nombreux locus des caractères quantitatifs (QTL).

### **I.1.5.2.2 Facteurs climatiques**

Certains traits des plantes sont des prédictors de la productivité primaire (Madani et al., 2018) Pour la plupart des traits fonctionnels, les effets climatiques sont des meilleurs prédictors de la variation environnementale que les effets édaphiques. En ce qui concerne la capacité d'adaptation d'une espèce à réagir au changement climatique certains traits sont plus limitatifs que d'autres. Une des adaptations des plantes aux conditions plus sèches consiste à réduire la surface des feuilles à partir de laquelle elles perdent de l'eau (Fyllas et al., 2020). Garnier & Navas (2012) estiment que les traits répondant aux changements de température ou de disponibilité d'humidité tels que la forme de vie, la taille des feuilles, la hauteur de la plante et l'architecture des racines peuvent être utilisés pour décrire la réponse au climat. Notons cependant que les traits quoique indépendamment associés à différents facteurs climatiques, peuvent néanmoins présenter certaines corrélations qui pourraient être un obstacle à l'adaptation aux nouvelles conditions climatiques (Ahrens et al., 2020).

La température est le principal moteur de la distribution des caractères dans la plupart des caractères fonctionnels. chez certaines plantes la hauteur et le diamètre à hauteur de poitrine sont étroitement liés aux facteurs climatiques (Wright et al., 2017). Chez certaines espèces, la hauteur de la plante augmente avec les précipitations annuelles et se stabilise dans des conditions plus humides. D'autre part, la hauteur des plantes augmente également avec la température maximale du mois le plus chaud. Dans les régions tropicales, la hauteur se rapproche de la plus grande hauteur près de 22°C et diminue dans les zones à températures

très chaudes (supérieures à 25°C) (Ahrens et al., 2019). Les arbres habitent également les forêts boréales et d'autres régions aux hivers froids, mais la hauteur de la canopée augmente généralement à mesure que la température minimale du mois le plus froid augmente (Ahrens et al., 2019, Wright et al., 2017).

Les relations positives de la taille des feuilles avec la température et les précipitations dans l'espace pour toutes les espèces combinées et la plupart des espèces individuelles suggèrent que les plantes ont tendance à avoir des feuilles plus longues et plus grandes dans les régions chaudes et humides, tandis que des feuilles plus courtes et plus petites dans les régions froides et sèches (Li et al., 2021). La variation géographique de la taille des feuilles peut ainsi refléter les adaptations des plantes à différents climats pour maximiser la photosynthèse et survivre à des environnements stressants (Li et al., 2021, Wright et al., 2017). La surface foliaire spécifique (SLA) varie aussi avec les facteurs climatiques. Elle est principalement impactée par les précipitations moyennes annuelles, la température maximale du mois le plus chaud et la température minimale du mois le plus froid (Wright et al., 2017). La SLA augmente avec la température maximale du mois le plus chaud, sauf pour les régions où les températures plus chaudes dépassent 35°C, ce qui inclut les environnements arides (Gong & Gao, 2019). Cependant, la SLA est inversement proportionnel à la température minimale du mois le plus froid. Par exemple, la végétation de la toundra dans les régions arctiques avec des hivers froids montre un SLA plus élevé que les forêts tempérées sempervirentes (Wright et al., 2017).

L'azote des plantes varie également avec les facteurs climatiques. Plusieurs études ont montré que dans les forêts tropicales, N des feuilles est beaucoup plus élevé que dans les forêts tempérées. L'azote foliaire augmente avec la diminution des précipitations annuelles moyennes et avec l'augmentation de la température annuelle moyenne à travers les sites avec une température annuelle moyenne  $\geq -0,5$  °C. Mais dans les sites avec une température  $< -0,5$ , N de foliaire était invariant (Craine et al., 2009). Dans l'ensemble, ces résultats suggèrent que les écosystèmes chauds et secs ont la plus grande disponibilité en N, tandis que les plantes avec des concentrations élevées en N occupent en moyenne des sites avec une plus grande disponibilité en N que les plantes avec de faibles concentrations en N (Craine et al., 2009). L'augmentation de la température est propice à la décomposition de la litière et à la circulation des nutriments, augmentant le taux de minéralisation de l'azote dans le sol, ce qui est bénéfique à l'augmentation de N disponible. Sans l'inhibition des autres éléments du sol, dans des conditions N disponible élevé, plus d'azote peut être absorbé par les plantes, augmentant

ainsi la teneur en azote des feuilles des plantes. L'augmentation de N foliaire active la photosynthèse et les enzymes respiratoires, ce qui favorise l'augmentation du CO<sub>2</sub> échangé dans les feuilles (Zhang et al., 2020).

## Chapitre II    Méthodologie

## **II.1 Présentation des sites d'étude**

L'étude a été effectuée au Grand-Duché de Luxembourg. Nous avons échantillonné les cultures céréalières sur trois sites expérimentaux, à Eschette pour la culture du froment d'hiver et dans deux sites à Everlange pour la culture de l'orge et la culture du triticale. Cinq variétés par espèce ont été échantillonnées. Pour chaque variété de chaque espèce, nous avons échantillonné les deux extrémités des 3 parcelles expérimentales disponibles (récolte complète de la biomasse couvrant des carrés de 40 cm x 40 cm). Ces parcelles expérimentales de 7m\*1.5m de taille, font partie d'un vaste réseau géré par l'Institut des Sciences et des Technologies du Luxembourg.

## **II.2 Mesure des traits**

### **II.2.1 La surface foliaire spécifique (SLA)**

Le prélèvement des feuilles se fait suivant le protocole modifié de Pérez-Harguindeguy et al. (2013) et Cornelissen et al. (2003). La récolte des feuilles est effectuée sur trois individus pris aléatoirement dans la placette (40 cm x 40 cm). Les feuilles relativement jeunes, bien développées et saines et en pleine lumière ont été entièrement récoltées sur chaque plante pour un total de 9 feuilles par prélèvement de variété. Les feuilles sont ensuite scannées, récupérées dans des sachets en papier sulfurisé et placées une nuit à l'étuve (60°C). Elles sont enfin pesées pour obtenir la masse sèche. L'outil Image J ([imagej.nih.gov/ij](http://imagej.nih.gov/ij)) du domaine public est utilisé pour déterminer la surface de feuilles pesée. Le rapport de la surface par le résultat de la pesée donne la surface foliaire spécifique (Poorter et al., 2018).

### **II.2.2 Dosage de l'azote des plantes**

Parmi les plantes récoltées, nous avons sélectionné une plante la plus intacte possible pour le dosage d'azote. Les racines sont lavées à l'eau du robinet pour enlever la terre, puis coupées et placées dans un sac en papier, l'épi est coupé et placé dans un sac en papier, les feuilles et les tiges sont séparées et placées aussi dans un sac pour séchage à l'étuve à 60°C toute pendant 24 heures. Les échantillons séchés sont broyés au moulin et 0,3 g de poudre de chaque échantillon après broyage est pris pour le dosage d'azote. Tous les échantillons ont été envoyés au laboratoire de Université Catholique de Louvain, Centre de Michamps (Bastogne) B-6600, Belgique. La méthode utilisée pour le dosage de l'azote est le dosage par combustion sèche.

### II.2.3 Mesure de la conductance stomatique minimale ( $g_0$ )

Trois feuilles ont été prélevées à différentes hauteurs pour chaque échantillon de variété et placées à l'obscurité pendant environ une heure, dans du papier journal. Les mesures ont été réalisées au moyen d'un poromètre METER de type SC1. Cet appareil évalue le flux d'eau qui s'établit entre la portion de la surface de la feuille choisie (dans notre cas de la face inférieure) et un échantillon de dessicant, grâce à deux capteurs d'humidité situés sur le trajet de la vapeur d'eau. L'enregistrement de la température permet d'exprimer la mesure de conductance en mm/s.

### II.2.4 Analyses statistiques

Nous avons comparé les moyennes des traits ou de la productivité entre les variétés de la même espèce ou entre les espèces, au moyen de l'analyse de variance et du test post-hoc de Tukey. Pour la comparaison des variétés, nous avons utilisé les fonctions *aov*, *anova* et *TukeyHSD* du package 'stats' (Chambers et al. 1992) tandis que pour comparer les valeurs des espèces, nous avons utilisé les fonctions *lmer*, et *anova* du package 'lme4' (Bates et al. 2015) et *emmeans* du package 'emmeans' (Lenth et al. 2020) pour tenir compte des variétés au moyen d'un effet aléatoire. Les valeurs ont été représentées au moyen de box-plots (Fig. 3).

Pour tester si la concentration locale du sol influence chacun des traits, nous avons calculés des modèles linéaires mixtes avec chacun des traits comme variable dépendante, les concentrations du sol en N-nitrate et N-ammoniaque comme variables explicatives et les variétés imbriquées dans les espèces comme effets (constantes) aléatoires. Pour ce faire, nous avons aussi utilisé la fonction *lmer* du package 'lme4' (Bates et al. 2015).



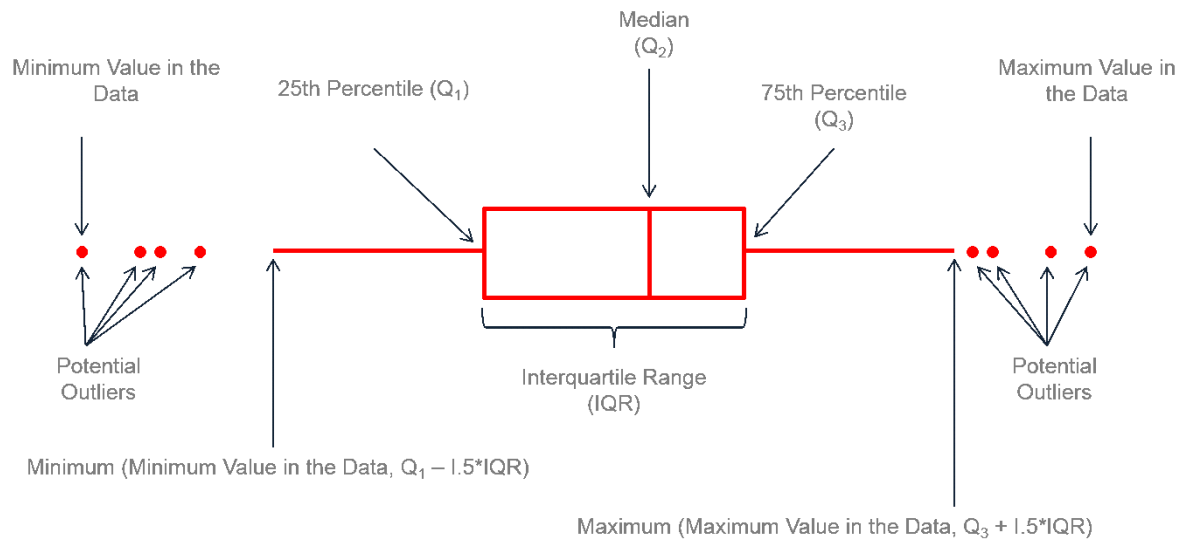


Figure 2 : Représentation d'une variable au moyen d'un box\_plot (source : <https://www.r-graph-gallery.com/boxplot.html>).

## Chapitre III Résultats et discussion

### III.1 Résultats

#### III.1.1 Variation intraspécifique des traits

D'une manière générale, les traits ( $g_0$ , %N foliaire, % N tige, et SLA) que nous avons mesurés pour chacune des 5 variétés des 3 espèces de céréales varient peu entre les variétés (Figure 4a 7, Tableaux 4 à 9). Seule, la conductance stomatique varie significativement au sein des espèces pour *Hordeum vulgare* et pour *Triticum aestivum* (fig.4 a, c). Pour l'espèce *Hordeum vulgare*, une différence significative est mise en évidence entre les variétés KWS-Higgins et Paradas et *Safari-Himalaya* (Tableau 5).

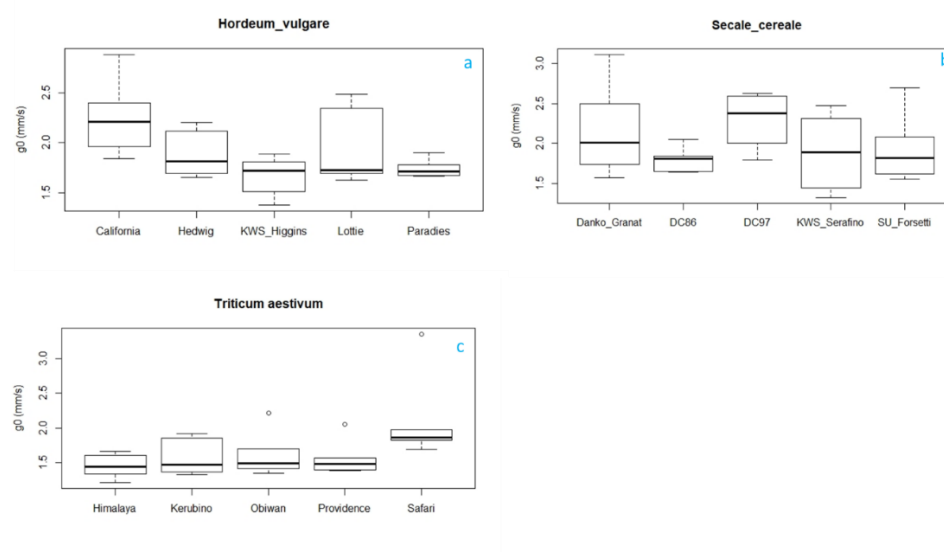


Figure 3 : Variation intraspécifique de conductance stomatique  $g_0$

Tableau 4 : Comparaison de la conductance stomatique minimale  $g_0$  entre les 5 variétés des 3 espèces : Analyse de la variance

espèces	Degrés de liberté	Sommes des carrés	Carrés moyens	Fisher's F	P-valeurs
<i>Secale cereale</i>					
<b>Variétés</b>	4	0.8262	0.20655	1.1614	0.3535
<b>Résidus</b>	23	4.0905	0.17785		
<i>Hordeum vulgare</i>					
<b>Variétés</b>	4	1.2250	0.306257	3.9421	0.012920
<b>Résidus</b>	25	1.9422	0.077689		
<i>Triticum aestivum</i>					
<b>Variétés</b>	4	1.5245	0.38112	2.9111	0.04175
<b>Résidus</b>	25	3.2730	0.13092		

Tableau 5 : Comparaison de la conductance stomatique minimale (g0) entre les 5 variétés de chacune des 3 espèces. Test post-hoc de tukey

	<b>Différences moyennes</b>	<b>Plus petites différences</b>	<b>Plus grandes différences</b>	<b>P-valeurs</b>
<i>Secale-cereale</i>				
DC86-Danko_Granat	-0.35339559	-1.0731328	0.3663416	0.6024081
DC97-Danko_Granat	0.13761765	-0.6670730	0.9423084	0.9859840
KWS_Serafino-	-0.26758195	-0.9873192	0.4521553	0.8052546
SU_Forgetti-Danko_	-0.22388430	-0.9436215	0.4958529	0.8864445
DC97-DC86	0.49101324	-0.3136775	1.2957039	0.3955081
KWS_Serafino-DC86	0.08581364	-0.6339236	0.8055509	0.9830686
<i>Hordeum vulgare</i>				
Hedwig-California	-0.37150482	-0.8441161	0.1011065	0.1754467
KWS_Higgins-California	-0.58352234	-1.0561336	-0.1109111	0.0102728
Lottie-California	-0.31774294	-0.7903542	0.1548683	0.3068619
Paradies-California	-0.51081338	-0.9834247	-0.0382021	0.0295388
KWS_Higgins-Hedwig	-0.13930856	-0.6846288	0.2605938	0.6832040
<i>Triticum aestivum</i>				
Kerubino-Himalaya	0.118426875	-0.49508921	0.7319430	0.9786883
Obiwan-Himalaya	0.159958877	-0.45355720	0.7734750	0.9380494
Providence-Himalaya	0.111546412	-0.50196967	0.7250625	0.9829061
Safari-Himalaya	0.645251851	0.03173577	1.2587679	0.0357968
Obiwan-Kerubino	0.041532003	-0.57198408	0.6550481	0.9996258

Tableau 6 : Comparaison du % l'azote (%N feuille) entre les 5 variétés de chacune des 3 espèces. Analyse de variance.

<i>Secale-cereale</i>	Degrés de liberté	Sommes des carrés	Carrés moyens	Fisher's F	P-valeurs
<b>Variétés</b>	4	0.29048	0.072621	0.8307	0.52
<b>Résidus</b>	22	1.92324	0.087420		
<i>Hordeum vulgare</i>					
<b>Variétés</b>	4	0.36172	0.090431	0.7559	0.5641
<b>Résidus</b>	24	2.87126	0.119636		
<i>Triticum aestivum</i>					
<b>Variétés</b>	4	1.3076	0.32689	2.1598	0.103
<b>Résidus</b>	25	3.7839	0.15135		

Tableau 7 : Comparaison surface foliaire spécifique (SLA) entre les 5 variétés de chacune des 3 espèces. Analyse de variance

<i>Secale cereale</i>	Degrés de liberté	Sommes des carrés	Carrés moyens	Fisher's F	P-valeurs
<b>Variétés</b>	4	40.994	10.2485	1.2825	0.3058
<b>Résidus</b>	23	183.796	7.9911		
<i>Hordeum vulgare</i>					
<b>Variétés</b>	4	209.86	52.466	1.5193	0.2269
<b>Résidus</b>	24	863.34	34.533		
<i>Triticum aestivum</i>					
<b>Variétés</b>	4	21.84	5.4596	0.2862	0.8842
<b>Résidus</b>	25	476.96	19.0783		

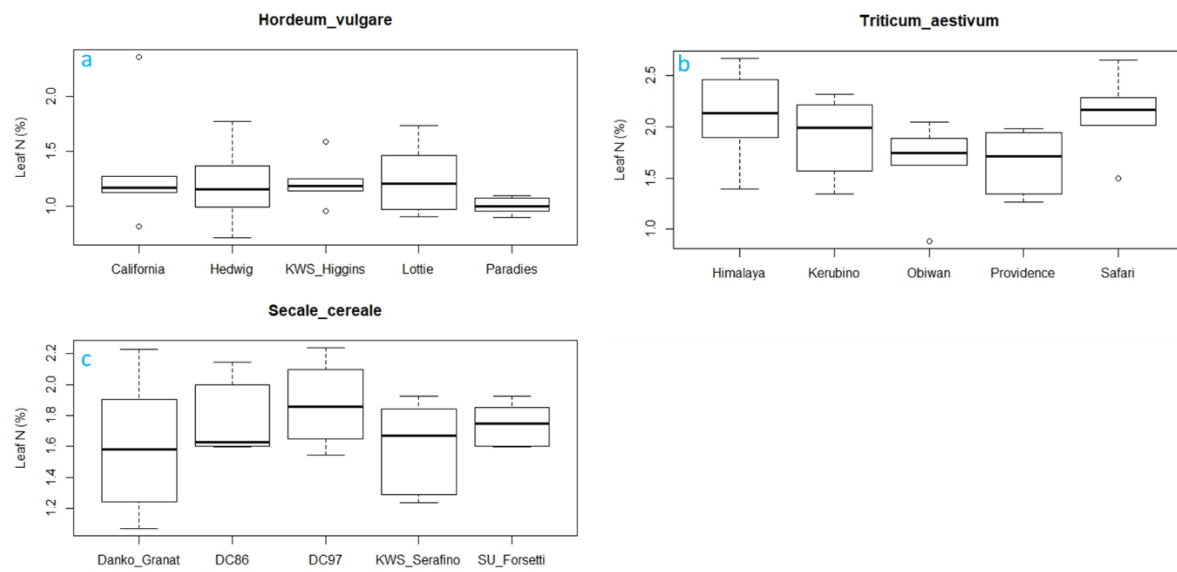


Figure 4 : Variation intraspécifique azote feuille (%N feuille)

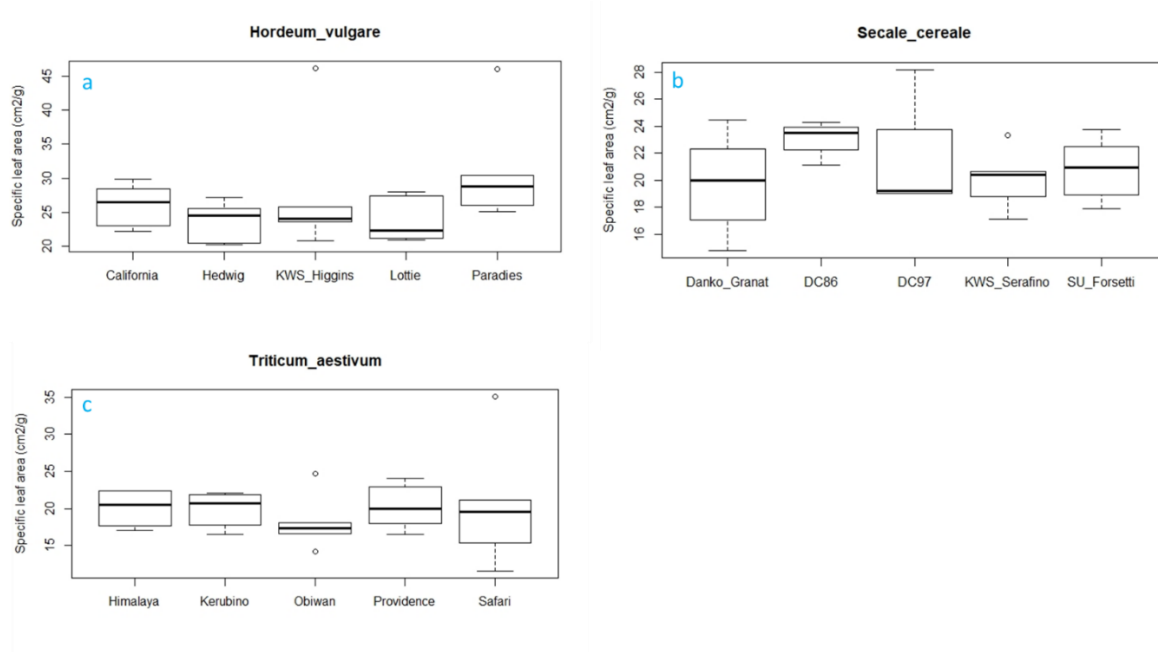


Figure 5 : Variation intra-spécifique de la surface foliaire spécifique (SLA)

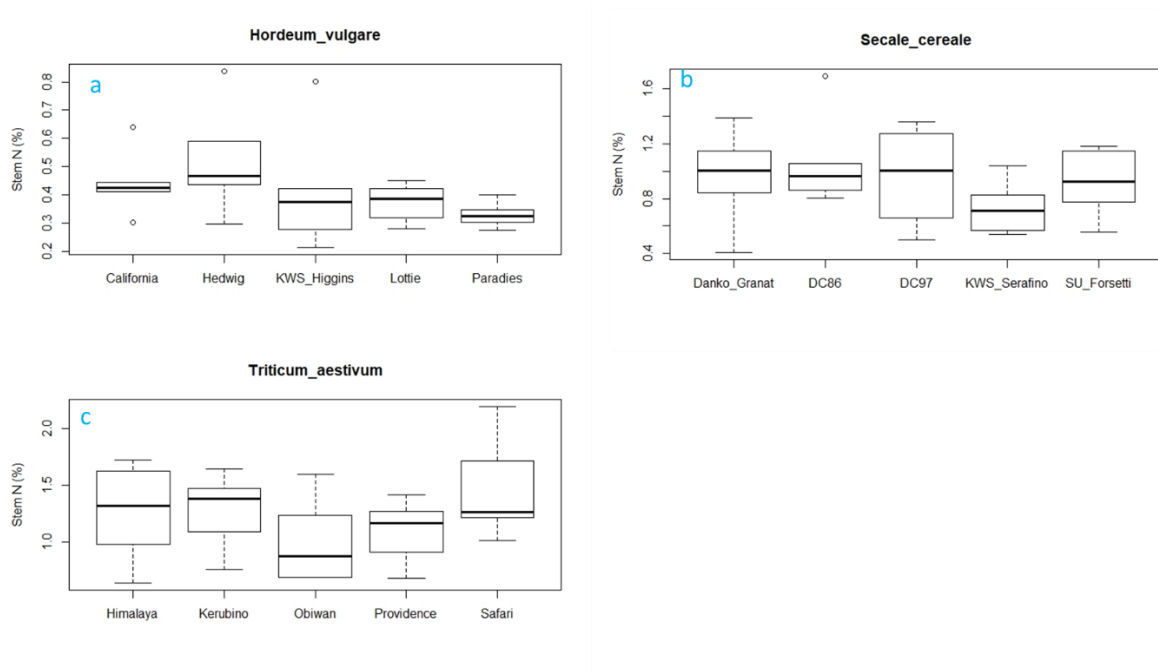


Figure 6 : Variation intraspécifique d'azote de tiges (%N tige)

Tableau 8 : Comparaison % N tige entre les 5 variétés de chacune des 3 espèces. Analyse de variance

<i>Secale cereale</i>	Degrés de liberté	Sommes des carrés	Carrés moyens	Fisher's F	P-valeurs
<b>Variétés</b>	4	0.34351	0.085877	0.9984	0.4285
<b>Résidus</b>	25	1.97844	0.086019		

<i>Hordeum vulgare</i>					
<b>Variétés</b>	4	565334	141333	1.0243	0.414
<b>Résidus</b>	25	3449434	137977		
<i>Triticum aestivum</i>					
<b>Variétés</b>	4	0.7343	0.18357	1.3927	0.2652
<b>Résidus</b>	25	3.2953	0.13181		

### III.1.2 Variation intraspécifique de la production primaire (PP)

Tout comme le résultat les trois autres traits (SLA, % Nfeuille et tige), la production primaire ne varie de façon significative entre les variétés. L'Analyse de variance n'a pas mis en évidence de différence de production primaire entre les variétés des 3 céréales étudiées (Fig.7, tableau 9).



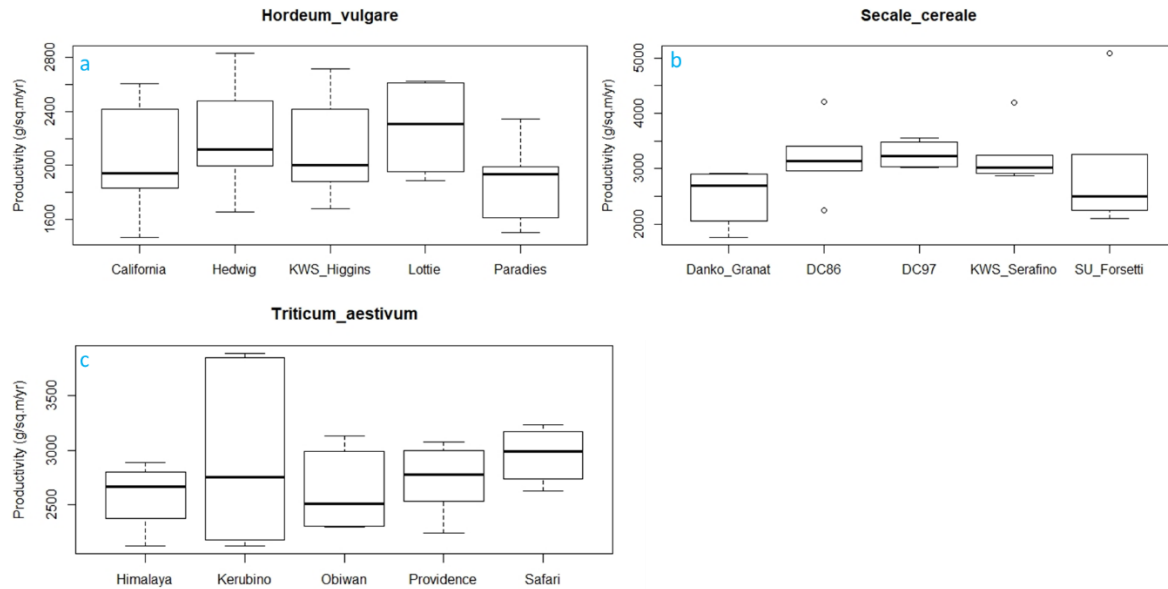


Figure 7 : Variation intraspécifique de la production primaire des plantes

Tableau 9 : Comparaison de la production primaire entre les 5 variétés de chacune des 3 espèces. Analyse de variance.

<i>Secale cereale</i>	Degrés de liberté	Sommes des carrés	Carrés moyens	Fisher's F	P-valeurs
<b>Variétés</b>	4	2230855	557714	1.1617	0.3534
<b>Résidus</b>	23	11041465	480064		
<i>Hordeum vulgare</i>					
<b>Variétés</b>	4	565334	141333	1.0243	0.414
<b>Résidus</b>	25	3449434	137977		
<i>Triticum aestivum</i>					
<b>Variétés</b>	4	691602	172900	0.8422	0.5117
<b>Résidus</b>	25	5132696	205308		

### III.1.3 Variations interspécifiques des traits

Contrairement aux variétés, les espèces présentent des différences significatives dans leurs traits pour SLA, % N feuilles et % N des tiges mais pas pour  $g_0$  (Tableau 11 à 13 et Figures 8 a, b, c). La P-valeur des analyses de variance est hautement significative pour les 3 premiers traits mais marginalement significative pour  $g_0$ . Pour  $g_0$ , le test de Tukey ne permet pas non plus de mettre en évidence de différence entre les espèces (Tableau 10).

Tableau 10 : Comparaison de conductance stomatique  $g_0$  entre les 3 espèces. Méthode tukey pour comparer une famille de 3 estimations

<i>espèces</i>	estimate	SE	df	t.ratio	P-valeurs
<i>Hordeum_vulgare</i> - <i>Secale_cereale</i>	-0.0972 0	0.138	12	-0.704	0.7657
<i>Hordeum_vulgare</i> - <i>Triticum_aestivum</i>	0.2400	0.138	12	1.738	0.2318
<i>Secale_cereale</i> - <i>Triticum_aestivum</i>	0.3372	0.138	12	2.442	0.0741

Tableau 11 : Comparaison la surface foliaire spécifique SLA entre les 3 espèces. Méthode Tukey

<i>espèces</i>	estimate	SE	df	t.ratio	P-valeurs
<i>Hordeum_vulgare</i> - <i>Secale_cereale</i>	5.62	1.24	12	4.517	0.0019
<i>Hordeum_vulgare</i> - <i>Triticum_aestivum</i>	6.62	1.24	12	5.328	0.0005
<i>Secale_cereale</i> - <i>Triticum_aestivum</i>	1.01	1.24	12	0.810	0.7041

Tableau 12 : Comparaison l'azote foliaire (% N feuille) entre les 3 espèces. Méthode tukey

<i>espèces</i>	estimate	SE	df	t.ratio	P-valeurs
<i>Hordeum_vulgare</i> - <i>Secale_cereale</i>	-0.500	0.103	12.2	-4.834	0.0011
<i>Hordeum_vulgare</i> - <i>Triticum_aestivum</i>	-0.697	0.697	11.9	-6.781	0.0001
<i>Secale_cereale</i> - <i>Triticum_aestivum</i>	-0.197	0.103	11.9	-1.913	0.1778

Tableau 13 : Comparaison de l'azote tige (% N tige) entre les 3 espèces. Méthode Tukey

	estimate	SE	df	t.ratio	P-valeurs
<i>espèces</i>					
<i>Hordeum_vulgare</i> - <i>Secale_cereale</i>	-0.501	0.0814	12	-6.156	0.0001
<i>Hordeum_vulgare</i> - <i>Triticum_aestivum</i>	-0.804	0.0814	12	-9.886	<.0001
<i>Secale_cereale</i> - <i>Triticum_aestivum</i>	-0.303	0.0814	12	-3.730	0.0075

### III.1.4 Variations interspécifiques des traits de la production primaire (PP)

L'analyse de variance met aussi en évidence des différences dans la production primaire (Tableau 14 ; figure 8c) et le test post-hoc de Tukey indique que les différences sont hautement significatives entre *Hordeum vulgare-Secale-cereale* et *Hordeum vulgare-Triticum aestivum*

(Tableau 14). Mais le test ne montre pas de différences significatives entre *Secale -cereale* et *Triticum aestivum*.

Tableau 14 : Comparaison de la production primaire entre les 3 espèces. méthode tukey

<i>espèces</i>	estimate	SE	df	t.ratio	P-valeurs
<i>Hordeum_vulgare</i> - <i>Secale_cereale</i>	-927	145	12	-6.403	0.0001
<i>Hordeum_vulgare</i> - <i>Triticum_aestivum</i>	-663	145	12	-4.575	0.0017
<i>Secale_cereale</i> - <i>Triticum_aestivum</i>	265	145	12	1.829	0.2021

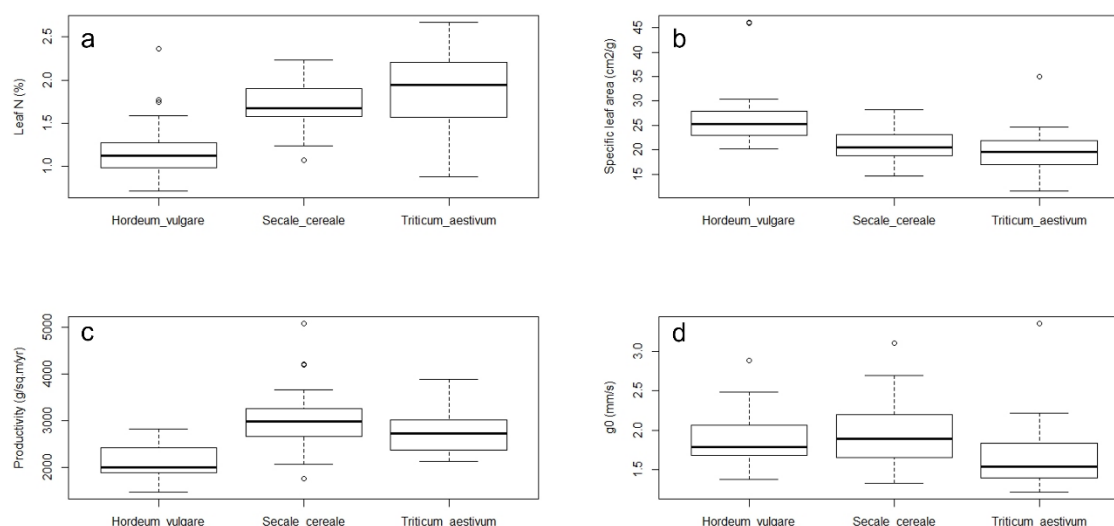


Figure 8 : Variation inter-espèces traits

### III.1.5 Influence de la concentration en azote du sol sur les traits

Le seul effet mis en évidence est une augmentation de la concentration en N des tiges en relation avec la concentration en N-nitrate du sol (Figure 9, Tableau 15 ; 16). Aucune des autres relations n'est significative (Tableau 16).

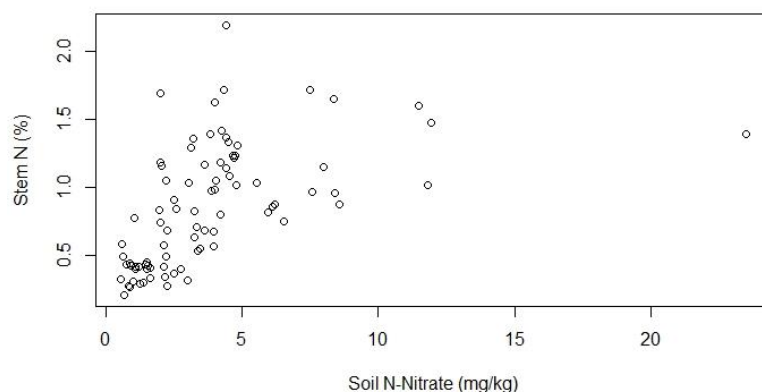


Figure 9 : Relation entre le % N des tiges et le nitrate du sol

Tableau 15 : Relations entre les concentrations en azote nitrique et ammoniacal du sol et les traits. Modèles linéaires mixtes (variétés impliquées dans les espèces). Azote des tiges : **Effet aléatoires**

Groups	Noms	Variance
variety:species	(Intercept)	0.006791
species	(Intercept)	0.127815
Residual		0.069742

Tableau 16 : Relations entre les concentrations en azote nitrique et ammoniacal du sol et les traits. Modèles linéaires mixtes (variétés impliquées dans les espèces). Azote des tiges : **Effets fixes**

	Estimate	Std. Error	df	t value	Pr(> t )
(Intercept)	0.677378	0.222474	2.483724	3.045	0.07097
nno3	0.033894	0.010409	82.170532	3.256	0.00164 **
nnh4	0.002356	0.004140	81.934341	0.569	0.57082

## III.2 Discussion

### III.2.1 Problème de la mesure de $g_o$

Notre appareil ayant été longtemps en panne durant le début du quadrimestre de notre mémoire, il ne nous a pas été possible de tester notre méthodologie comme cela aurait été nécessaire, et en particulier, l'intérêt de traiter les feuilles à l'acide abscissique. En effet, les expérimentations sur la conductance stomatique minimum utilisent souvent l'acide abscissique qui augmente le niveau de fermeture des stomates (par exemple Hopper et al.

2014). Ceci n'est pas général, mais il peut y avoir de faibles différences entre les résultats obtenus avec ou sans acide abscissique pour des feuilles coupées. Cependant Barnard et Bauerle (2013) font leurs mesures de  $g_0$  une heure après la tombée du jour sans acide abscissique et considèrent bien ces valeurs comme  $g_0$ . Dans notre cas, nous avons comparé la conductance stomatique ( $g_s$ ) de feuilles en place sur des plantes sans stress hydrique aux valeurs obtenues sur des feuilles coupées. Pour la plupart des espèces testées (*Tilia cordata*, *Fraxinus excelsior*, *Corylus avellana*, *Fagus sylvatica*, *Laurus nobilis*, *Carpinus betulus*, *Elymus repens*, mais pas pour *Crataegus monogyna*), la valeur diminue et se stabilise très rapidement, en quelques minutes, puis perdurent de nombreuses heures (Fig.10). Nous avons considéré ces valeurs basses comme étant  $g_0$ . Nous supposons que ces valeurs doivent être proches du  $g_0$  obtenu avec l'action de l'acide abscissique car les plantes que nous avons échantillonnées étaient de plus manifestement sous stress hydrique et il y avait peu de différences entre les valeurs mesurées sur les feuilles en place et sur les feuilles coupées et stockées à l'obscurité.

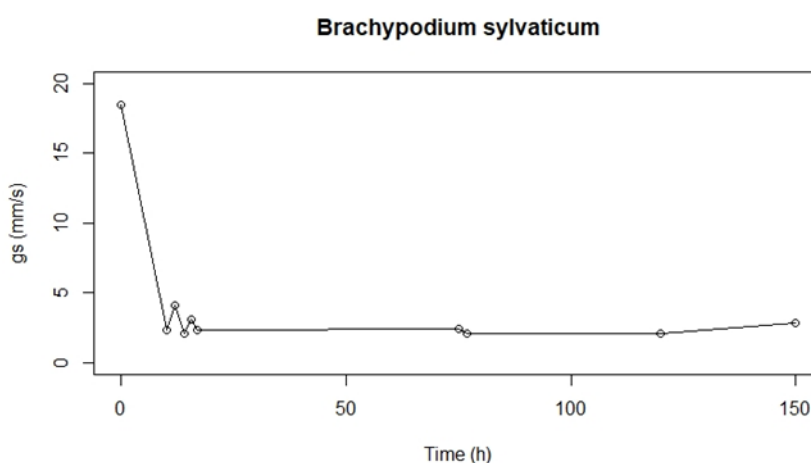


Figure 10 : Conductance stomatique d'une feuille de Poaceae en place sur la plante-mère correctement hydratée (valeur à  $T=0$ ) puis de la même feuille coupée et placée à l'obscurité dans du papier journal.

### III.2.2 Variations intraspécifiques

La variation des traits au sein des espèces était généralement très faible et non significative. Cette faible variation des traits au sein d'une même espèce serait due à l'homogénéité de population qui cohabite dans un même milieu et soumise aux mêmes conditions environnementales. Ce résultat est contraire à ceux de Laforest-Lapointe et al. (2014) mais ces auteurs ont étudié une variabilité des traits fonctionnels chez des arbres en forêt où il existe une hétérogénéité des populations des forêts.

La conductance stomatique minimale ne varie ni avec les variétés étudiées ni avec les espèces et présente des valeurs faibles. Cela peut se traduire par le fait que l'échantillonnage a été réalisé sur des plantes déjà en phase de senescence. Il peut être problématique d'utiliser des caractères mesurés à partir de plantes matures pour interpréter l'importance des processus qui se produisent à des stades de vie plus précoces ou vice versa; l'utilisation de traits de semis pour comprendre les réactions des plantes adultes peut également être inappropriée (Henn & Damschen, 2021). Contrairement aux mesures de la conductance stomatique effectuées sur les plantes encore en pleine activité avec des stomates nombreux et très petites qui présentent des valeurs de  $g_0$  élevées et variées, celles conduites sur des plantes en phase de maturation avancée ont des effets contraires (Drake et al., 2013).

Les autres traits foliaires tels que le % N foliaire, % N des tiges et la SLA ne varient significativement pas avec les variétés au sein de chaque espèce (fig. 5 et 6). L'absence de variabilité de N des plantes peut être due à l'azote nitrique et ammoniacal du sol (fig.9) et aussi aux autres traits du sol tels que le phosphore et le carbone qui ont un impact sur le N des plantes. La faible variabilité de la SLA peut être liée aussi aux propriétés chimiques du sol et aux conditions environnementales. Ceci se vérifie par la relation non significative entre le nitrate du sol et la SLA (fig. 9). Nos résultats sont en désaccord avec ceux de Wellstein et al. en (2013) qui montrent dans une étude de 769 espèces herbacées une forte variation de la SLA au sein de population. Dans cette même étude les résultats ont démontré que la disponibilité de N affecte positivement la SLA au sein des espèces. Le trait structurel de la feuille SLA est conditionné par d'autres facteurs abiotiques tels que la différence dans la durée dans de saison de croissance ou biotique tel que la diversité des microorganismes du sol (Rewald et al., 2018). La variation intraspécifique des traits peut avoir plusieurs sources à savoir la variabilité génétique ou la plasticité phénotypique (Perronne et al., 2014). Cependant, notre schéma d'étude ne permet pas de distinguer entre les sources possibles de variation intraspécifique. Bien que les résultats montrent une faible variation intraspécifique, il est important de la prendre en considération. La variation intraspécifique peut aider les espèces à s'adapter à divers environnements et à traverser des filtres biotiques et abiotiques (Perronne et al., 2014; Xu et al., 2020).

### **III.2.3 Variations interspécifiques**

Des différences significatives ont été observées au niveau interspécifique pour tous les traits fonctionnels des feuilles (SLA, %N foliaire, % N tige, biomasse) excepté pour  $g_0$  qui n'était

pas significativement variables pour les 3 espèces étudiées (Tableau 10). Cette variation des traits fonctionnels entre les espèces peut être due à la composition génétique et aux conditions environnementales existantes. Ces résultats soutiennent ceux Liu et al. (2018) qui ont démontré que la variation des traits des espèces est liée à la génétique, qui est propice à la survie des plantes dans un environnement changeant grâce à la coordination fonctionnelle. D'autres études ont montré également que la SLA, la teneur en azote des feuilles, la biomasse sèche et la surface de feuilles varient fortement entre les espèces (Cantarel et al., 2021).

La relation entre les traits et le nitrate du sol n'a montré des liens qu'avec % N tige. Cela peut être due au fait que l'échantillonnage a été fait sur les plantes sénescentes qui étaient en état de stress hydrique. Seules, les tiges pouvaient encore faire des échanges avec l'azote du sol. D'autres études ont trouvé des résultats contraires. Par exemple (He et al., 2018b), dans leurs étude sur la relation entre les traits fonctionnels avec les facteurs du sol démontrent que la SLA est fortement liée à l'azote total du sol.

## **CONCLUSION**

La résolution des modèles de relations trait-environnement et de la variation intra et interspécifique des traits est essentielle pour améliorer des modèles prédictifs (Rewald et al., 2018). Notre objectif initial était de comparer les performances d'un MDV et d'un autre modèle spécifique des cultures en les appliquant à des cultures expérimentales de céréales. Nous avons mesuré quatre traits fonctionnels, la SLA, %N feuilles et tiges et la conductance stomatique des 3 espèces de plantes (le froment d'hiver, l'orge et le triticale). Nous avons également mesuré la production primaire de ces différentes cultures. Avec les conditions météorologiques du printemps froides et particulièrement pluvieuses qui ont retardées les cultures d'environ un mois, nous n'avons pas pu faire de modélisation. Néanmoins, nos résultats vont servir de base de données qui pourra être exploitée aisément pour la réalisation de notre objectif final de comparaison des modélisations.



## REFERENCES

- Anonyme, 2008. Cultivons la biodiversité. P2
- Anonyme, 2018. <http://www.fao.org/faostat/en/#data/FS>
- Anonyme, 2010. Triticale, la céréale des petites terres - Chambres d'Agriculture  
<http://www.synagri.com> › PJ.nsf › TECHPJPARCLEF.
- Statbel, 2020. <https://statbel.fgov.be/fr>
- Aguirre-Liguori, J. A., Ramírez-Barahona, S., Tiffin, P., & Eguiarte, L. E. (2019). Climate change is predicted to disrupt patterns of local adaptation in wild and cultivated maize. *BioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/549675>
- Ahrens, C. W., Andrew, M. E., Mazanec, R. A., Ruthrof, K. X., Challis, A., Hardy, G., Byrne, M., Tissue, D. T., & Rymer, P. D. (2020). Plant functional traits differ in adaptability and are predicted to be differentially affected by climate change. *Ecology and Evolution*, 10(1), 232–248. <https://doi.org/10.1002/ece3.5890>
- Ahrens, C. W., Mazanec, R. A., Paap, T., Ruthrof, K. X., Challis, A., Hardy, G., Byrne, M., Tissue, D. T., & Rymer, P. D. (2019). Adaptive variation for growth and resistance to a novel pathogen along climatic gradients in a foundation tree. *Evolutionary Applications*, 12(6), 1178–1190. <https://doi.org/10.1111/eva.12796>
- Alhogbi, B. G. (2017). 濟無No Title No Title. *Journal of Chemical Information and Modeling*, 53(9), 21–25. <http://www.elsevier.com/locate/scp>
- Bacelar, E.A.; Santos, D.L.; Moutinho-Pereira, J.M.; Gonçalves, B.C.; Ferreira, H.F.; Correia, C.M. Immediate responses and adaptative strategies of three olive cultivars under contrasting water availability regimes: Changes on structure and chemical composition of foliage and oxidative damage. *Plant Science* 2006, 170, 596-605, doi:10.1016/j.plantsci.2005.10.014.
- Ball, J.T.; Woodrow, I.E.; Berry, J.A. A Model Predicting Stomatal Conductance and its Contribution to the Control of Photosynthesis under Different Environmental Conditions. In *Progress in Photosynthesis Research: Volume 4 Proceedings of the VIIth International Congress on Photosynthesis* Providence, Rhode Island, USA, August 10–15, 1986, Biggins, J., Ed. Springer Netherlands: Dordrecht, 1987; 10.1007/978-94-017-0519-6\_48pp. 221-224.

- Barnard, D.M.; Bauerle, W.L. The implications of minimum stomatal conductance on modeling water flux in forest canopies. *J. Geophys. Res. Biogeosci.* 2013, 118, 1322–1333, doi:doi:10.1002/jgrg.20112.
- Baruch, Z. (2011). Leaf trait variation of a dominant neotropical savanna tree across rainfall and fertility gradients. *Acta Oecologica*, 37(5), 455–461.  
<https://doi.org/10.1016/j.actao.2011.05.014>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. M., & Walker, S. C. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1).  
<https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Berzaghi, F., Wright, I. J., Kramer, K., Oddou-Muratorio, S., Bohn, F. J., Reyer, C. P. O., Sabaté, S., Sanders, T. G. M., & Hartig, F. (2020). Towards a New Generation of Trait-Flexible Vegetation Models. *Trends in Ecology and Evolution*, 35(3), 191–205.  
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.11.006>
- Bücking, H., & Kafle, A. (2015). Role of arbuscular mycorrhizal fungi in the nitrogen uptake of plants: Current knowledge and research gaps. *Agronomy*, 5(4), 587–612.  
<https://doi.org/10.3390/agronomy5040587>
- Cantarel, A. A. M., Allard, V., Andrieu, B., Barot, Sã., Enjalbert, Jã., Gervais, J., Goldringer, I., Pommier, T., Saint-Jean, Sã., & Le Roux, X. (2021). Plant functional trait variability and trait syndromes among wheat varieties: The footprint of artificial selection. *Journal of Experimental Botany*, 72(4), 1166–1180. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa491>
- Chambers J.M. , A. Freeny, R.M. (1992)Heiberger Analysis of variance; designed experiments. Statistical Models in S, Wadsworth and Brooks/Cole Advanced Books and Software, Pacific Grove, California , pp. 145-193
- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., Reich, P. B., Ter Steege, H., Morgan, H. D., Van Der Heijden, M. G. A., Pausas, J. G., & Poorter, H. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51(4), 335–380.  
<https://doi.org/10.1071/BT02124>
- Craine, J. M., Elmore, A. J., Aidar, M. P. M., Bustamante, M., Dawson, T. E., Hobbie, E. A., Kahmen, A., MacK, M. C., McLauchlan, K. K., Michelsen, A., Nardoto, G. B., Pardo, L. H., Peñuelas, J., Reich, P. B., Schuur, E. A. G., Stock, W. D., Templer, P. H., Virginia,

- R. A., Welker, J. M., & Wright, I. J. (2009). Global patterns of foliar nitrogen isotopes and their relationships with climate, mycorrhizal fungi, foliar nutrient concentrations, and nitrogen availability. *New Phytologist*, 183(4), 980–992.  
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02917.x>
- DAPSA. (2019). *Bulletin\_septembre\_2019*.
- DeWitt, N., Guedira, M., Lauer, E., Murphy, J. P., Marshall, D., Mergoum, M., Johnson, J., Holland, J. B., & Brown-Guedira, G. (2020). Genetic variation for plant growth traits in a common wheat population is dominated by known variants and novel QTL. *BioRxiv*.  
<https://doi.org/10.1101/2020.12.16.422696>
- Drake, P. L., Froend, R. H., & Franks, P. J. (2013). Smaller, faster stomata: scaling of stomatal size, rate of response, and stomatal conductance. *Journal of Experimental Botany*, 64(2), 495–505. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers347>
- Filagri, (2015). <https://filagri.be/grandes-cultures/les-cereales/>
- Foster, T., Brozović, N., Butler, A. P., Neale, C. M. U., Raes, D., Steduto, P., Fereres, E., & Hsiao, T. C. (2017). AquaCrop-OS: An open source version of FAO's crop water productivity model. *Agricultural Water Management*, 181, 18–22.  
<https://doi.org/10.1016/j.agwat.2016.11.015>
- Foyer, C. H., Noctor, G., & Hodges, M. (2011). Respiration and nitrogen assimilation: Targeting mitochondria-associated metabolism as a means to enhance nitrogen use efficiency. *Journal of Experimental Botany*, 62(4), 1467–1482.  
<https://doi.org/10.1093/jxb/erq453>
- François, L., Utescher, T., Favre, E., Henrot, A. J., Warnant, P., Micheels, A., Erdei, B., Suc, J. P., Cheddadi, R., & Mosbrugger, V. (2011). Modelling Late Miocene vegetation in Europe: Results of the CARAIB model and comparison with palaeovegetation data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 304(3–4), 359–378.  
<https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2011.01.012>
- François, Louis, & Hambuckers, A. (2020). Modeling past plant species' distributions in mountainous areas: A way to improve our knowledge of future climate change impacts? *Past Global Changes Magazine*, 28(1). <https://doi.org/10.22498/pages.28.1.16>
- Fyllas, N. M., Michelaki, C., Galanidis, A., Evangelou, E., Zaragoza-Castells, J.,

- Dimitrakopoulos, P. G., Tsadilas, C., Arianoutsou, M., & Lloyd, J. (2020). Functional Trait Variation Among and Within Species and Plant Functional Types in Mountainous Mediterranean Forests. *Frontiers in Plant Science*, 11(March), 1–18.  
<https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00212>
- Gao, Z., Shen, W., & Chen, G. (2018). Uncovering C<sub>4</sub>-like photosynthesis in C<sub>3</sub> vascular cells. *Journal of Experimental Botany*, 69(15), 3531–3540.  
<https://doi.org/10.1093/jxb/ery155>
- Garnier, E., & Navas, M. L. (2012). A trait-based approach to comparative functional plant ecology: Concepts, methods and applications for agroecology. A review. In *Agronomy for Sustainable Development* (Vol. 32, Issue 2). <https://doi.org/10.1007/s13593-011-0036-y>
- Grill, D.; Tausz, M.; Pöllinger, U.; Jiménez, M.S.; Morales, D. Effects of drought on needle anatomy of *Pinus canariensis*. *Flora* 2004, 199, 85-89, doi:10.1078/0367-2530-00137.
- Gong, H., & Gao, J. (2019). Soil and climatic drivers of plant SLA (specific leaf area). *Global Ecology and Conservation*, 20, e00696. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00696>
- He, D., Chen, Y., Zhao, K., Cornelissen, J. H. C., & Chu, C. (2018a). Intra- and interspecific trait variations reveal functional relationships between specific leaf area and soil niche within a subtropical forest. *Annals of Botany*, 121(6), 1173–1182.  
<https://doi.org/10.1093/aob/mcx222>
- He, D., Chen, Y., Zhao, K., Cornelissen, J. H. C., & Chu, C. (2018b). Intra- and interspecific trait variations reveal functional relationships between specific leaf area and soil niche within a subtropical forest. *Annals of Botany*, 121(6), 1173–1182.  
<https://doi.org/10.1093/aob/mcx222>
- He, R., Zeng, J., Zhao, D., Huang, R., Yu, Z., & Wu, L. (2020). *crossm Phragmites australis* Root-Associated Bacterial Communities. 86(14), 1–14.
- Henn, J. J., & Damschen, E. I. (2021). Plant age affects intraspecific variation in functional traits. *Plant Ecology*, 222(6), 669–680. <https://doi.org/10.1007/s11258-021-01136-2>
- Hopper, D.W.; Ghan, R.; Cramer, G.R. (2014). A rapid dehydration leaf assay reveals stomatal response differences in grapevine genotypes. *Horticulture Research* 2014, 1, doi:10.1038/hortre

- Kaštovská, E., Edwards, K., Pícek, T., & Šantrůčková, H. (2015). A larger investment into exudation by competitive versus conservative plants is connected to more coupled plant–microbe N cycling. *Biogeochemistry*, 122(1), 47–59. <https://doi.org/10.1007/s10533-014-0028-5>
- Latimer, J.G.; Severson, R.F. Effect of mechanical and moisture-stress conditioning on growth and cuticle composition of broccoli transplants. *Journal of the American Society for Horticultural*
- Laforest-Lapointe, I., Martínez-Vilalta, J., & Retana, J. (2014). Intraspecific variability in functional traits matters: Case study of Scots pine. *Oecologia*, 175(4), 1337–1348. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-2967-x>
- Lenth, R., Singmann, H., Love, J., Buerkner, P., Herve, M., 2020. Package “emmeans”: estimated marginal means, aka least-squares means. R package version 1.3.0. <https://cran.r-project.org/web/packages/emmeans/emmeans.pdf>
- Li, C.; Wang, K. Differences in drought responses of three contrasting *Eucalyptus microtheca* F. Muell. populations. *For. Ecol. Manage.* 2003, 179, 377-385, doi:10.1016/S0378-1127(02)00552-2.
- Liu, H.; Wang, X.; Wang, D.; Zou, Z.; Liang, Z. Effect of drought stress on growth and accumulation of active constituents in *Salvia miltiorrhiza* Bunge. *Industrial Crops and Products* 2011, 33, 84-88, doi:10.1016/j.indcrop.2010.09.006.
- Li, Y., Zou, D., Shrestha, N., Xu, X., Wang, Q., Jia, W., & Wang, Z. (2021). Spatiotemporal variation in leaf size and shape in response to climate. *Journal of Plant Ecology*, 13(1), 87–96. <https://doi.org/10.1093/JPE/RTZ053>
- Liu, R., Liang, S., Long, W., & Jiang, Y. (2018). Variations in Leaf Functional Traits Across Ecological Scales in Riparian Plant Communities of the Lijiang River, Guilin, Southwest China. *Tropical Conservation Science*, 11. <https://doi.org/10.1177/1940082918804680>
- Madani, N., Kimball, J. S., Ballantyne, A. P., Affle, D. L. R., Peter, M., Bodegom, V., Reich, P. B., Kattge, J., Sala, A., Nazeri, M., & Matthew, O. (2018). *Future global productivity will be affected by plant trait response to climate. January*, 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-21172-9>
- Minet, J., Laloy, E., Tychon, B., & François, L. (2015). Bayesian inversions of a dynamic

- vegetation model at four European grassland sites. *Biogeosciences*, 12(9), 2809–2829.  
<https://doi.org/10.5194/bg-12-2809-2015>
- Minet, Julien, Jacquemin, I., & François, L. (2013). *CARAIB user's guide*. July.
- Navarro, M.; Ayax, C.; Martinez, Y.; Laur, J.; El Kayal, W.; Marque, C.; Teulière, C. Two EguCBF1 genes overexpressed in Eucalyptus display a different impact on stress tolerance and plant development. *Plant Biotechnology Journal* 2011, 9, 50-63,  
doi:10.1111/j.1467-7652.2010.00530.x.
- Nelson, G. C., Rosegrant, M. W., Koo, J., Robertson, R., Sulser, T., Zhu, T., Ringler, C., Palazzo, A., Batka, M., Magalhaes, M., Valmonte-santos, R., & Ewing, M. (2009). Changement climatique: Impact sur l'agriculture et coûts de l'adaptation. *Changement Climatique: Impact Sur l'agriculture et Coûts de l'adaptation*.  
<https://doi.org/10.2499/0896295362>
- Nunes-Nesi, A., Fernie, A. R., & Stitt, M. (2010). Metabolic and signaling aspects underpinning the regulation of plant carbon nitrogen interactions. *Molecular Plant*, 3(6), 973–996. <https://doi.org/10.1093/mp/ssq049>
- Otto, D., Rasse, D., Kaplan, J., Warnant, P., & François, L. (2002). Biospheric carbon stocks reconstructed at the Last Glacial Maximum: Comparison between general circulation models using prescribed and computed sea surface temperatures. *Global and Planetary Change*, 33(1–2), 117–138. [https://doi.org/10.1016/S0921-8181\(02\)00066-8](https://doi.org/10.1016/S0921-8181(02)00066-8)
- Pepin, A. M. M., & Essaimonov, E. O. P. (2019). 濟無No Title No Title. *Journal of Chemical Information and Modeling*, 53(9), 1689–1699.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M. S., Cornwell, W. K., Craine, J. M., Gurvich, D. E., Urcelay, C., Veneklaas, E. J., Reich, P. B., Poorter, L., Wright, I. J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J. G., De Vos, A. C., ... Cornelissen, J. H. C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61(3), 167–234. <https://doi.org/10.1071/BT12225>
- Perronne, R., Gaba, S., Cadet, E., & Le Corre, V. (2014). The interspecific and intraspecific variation of functional traits in weeds: Diversified ecological strategies within arable fields. *Acta Botanica Gallica*, 161(3), 243–252.

<https://doi.org/10.1080/12538078.2013.868320>

- Poorter, L., Castilho, C. V., Schiatti, J., Oliveira, R. S., & Costa, F. R. C. (2018). Can traits predict individual growth performance? A test in a hyperdiverse tropical forest. *New Phytologist*, 219(1), 109–121. <https://doi.org/10.1111/nph.15206>
- Pospíšilová, J.; Synková, H.; Haisel, D.; Semorádová, Š. Acclimation of plantlets to Ex vitro conditions: Effects of air humidity, irradiance, CO<sub>2</sub> concentration and abscisic acid (a Review). In *Acta Horticulturae*, 2007; Vol. 748, pp 29-38.
- Raes, D., Steduto, P., Hsiao, T. C., & Fereres, E. (2009). Aquacrop-The FAO crop model to simulate yield response to water: II. main algorithms and software description. *Agronomy Journal*, 101(3), 438–447. <https://doi.org/10.2134/agronj2008.0140s>
- Raghunathan, N., François, L., Dury, M., & Hambuckers, A. (2019). Contrasting climate risks predicted by dynamic vegetation and ecological niche-based models applied to tree species in the Brazilian Atlantic Forest. *Regional Environmental Change*, 19(1), 219–232. <https://doi.org/10.1007/s10113-018-1405-8>
- Recherche, D. De, & Recherche, D. De. (2013). *Rôle de la nutrition azotée dans le contrôle de l' allocation de la biomasse d' une vigne greffée : validation par marquage isotopique et modélisation*.
- Reich, P. B., & Oleksyn, J. (2004). Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(30), 11001–11006. <https://doi.org/10.1073/pnas.0403588101>
- Reich, P. B., Oleksyn, J., Wright, I. J., Niklas, K. J., Hedin, L., & Eiser, J. J. (2010). Evidence of a general 2/3-power law of scaling leaf nitrogen to phosphorus among major plant groups and biomes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1683), 877–883. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1818>
- Rewald, B., Wang, D., Defrenne, C. E., Henn, J. J., Buzzard, V., Enquist, B. J., Halbritter, A. H., Klanderud, K., Maitner, B. S., Michaletz, S. T., Pötsch, C., Seltzer, L., Telford, R. J., Yang, Y., Zhang, L., & Vandvik, V. (2018). *Intraspecific Trait Variation and Phenotypic Plasticity Mediate Alpine Plant Species Response to Climate Change*. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01548>
- Schwinning, S.; Ehleringer, J.R. Water use trade-offs and optimal adaptations to pulse-driven

- arid ecosystems. *J. Ecol.* 2001, 89, 464-480, doi:10.1046/j.1365-2745.2001.00576.x.
- Snell, R. S., Huth, A., Nabel, J. E. M. S., Bocedi, G., Travis, J. M. J., Gravel, D., Bugmann, H., Gutiérrez, A. G., Hickler, T., Higgins, S. I., Reineking, B., Scherstjanoi, M., Zurbiggen, N., & Lischke, H. (2014). Using dynamic vegetation models to simulate plant range shifts. *Ecography*, 37(12), 1184–1197. <https://doi.org/10.1111/ecog.00580>
- Steduto, P., Raes, D., Hsiao, T. C., Fereres, E., Heng, L. K., Howell, T. A., Evett, S. R., Rojas-Lara, B. A., Farahani, H. J., Izzi, G., Oweis, T. Y., Wani, S. P., Hoogeveen, J., & Geerts, S. (2009). Concepts and Applications of AquaCrop: The FAO Crop Water Productivity Model. *Crop Modeling and Decision Support*, 175–191. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-01132-0\\_19](https://doi.org/10.1007/978-3-642-01132-0_19)
- Tapia, G.; Acuña, H.; Inostroza, L. (2013). Plant drought tolerance: Some genetics and agronomics relevant aspects for breeding in forage species. In *Droughts: New Research*, 2013; pp. 157-187.
- Tapia, G.; Morales-Quintana, L.; Parra, C.; Berbel, A.; Alcorta, M.( 2013). Study of nsLTPs in *Lotus japonicus* genome reveal a specific epidermal cell member (LjLTP10) regulated by drought stress in aerial organs with a putative role in cutin formation. *Plant Molecular Biology* 2013, 82, 485-501, doi:10.1007/s11103-013-0080-x.
- Tardif, A. (2014). *Thèse (cotutelle)*.
- Thalineau, E. (2017). Effet de la nutrition azotée sur la résistance de la légumineuse *Medicago truncatula* à *Aphanomyces euteiches* To cite this version : HAL Id : tel-01466925 Effet de la nutrition azotée sur la résistance de la légumineuse *Medicago truncatula* à *Aphanomyces eu*.
- Tribouillois, H. (2014). Functional characterization of species used as cover crops and analysis of their performances in bispecific mixtures to produce ecosystem services of nitrogen management. *University of Toulouse PhD Thesis*, 208.
- Vanuytrecht, E., Raes, D., Steduto, P., Hsiao, T. C., Fereres, E., Heng, L. K., Garcia Vila, M., & Mejias Moreno, P. (2014). AquaCrop: FAO's crop water productivity and yield response model. *Environmental Modelling and Software*, 62, 351–360. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2014.08.005>
- Viaux, P. (2004). Grandes cultures. *Phytoma*, 2003, 8–11.



- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, *116*(5), 882–892.  
<https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x>
- Wang, D., Yang, S., Tang, F., & Zhu, H. (2012). Symbiosis specificity in the legume - rhizobial mutualism. *Cellular Microbiology*, *14*(3), 334–342.  
<https://doi.org/10.1111/j.1462-5822.2011.01736.x>
- Wellstein, C., Chelli, S., Campetella, G., Barthä, S., Galiè, M., Spada, F., & Canullo, R. (2013). Intraspecific phenotypic variability of plant functional traits in contrasting mountain grasslands habitats. *Biodiversity and Conservation*, *22*(10), 2353–2374.  
<https://doi.org/10.1007/s10531-013-0484-6>
- Wright, I. J., Dong, N., Maire, V., Prentice, I. C., Westoby, M., Díaz, S., Gallagher, R. V., Jacobs, B. F., Kooyman, R., Law, E. A., Leishman, M. R., Niinemets, Ü., Reich, P. B., Sack, L., Villar, R., Wang, H., & Wilf, P. (2017). Global climatic drivers of leaf size. *Science*, *357*(6354), 917–921. <https://doi.org/10.1126/science.aal4760>
- Xu, W., Tomlinson, K. W., & Li, J. (2020). Strong intraspecific trait variation in a tropical dominant tree species along an elevational gradient. *Plant Diversity*, *42*(1), 1–6.  
<https://doi.org/10.1016/j.pld.2019.10.004>
- Zakharova, L., Meyer, K. M., & Seifan, M. (2019). Trait-based modelling in ecology: A review of two decades of research. *Ecological Modelling*, *407*(July), 108703.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.05.008>
- Zhang, S., Zhang, Y., Xiong, K., Yu, Y., & Min, X. (2020). Changes of leaf functional traits in karst rocky desertification ecological environment and the driving factors. *Global Ecology and Conservation*, *24*, e01381. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01381>
- Zhang, X., Pu, P., Tang, Y., Zhang, L., & Lv, J. (2019). C4 photosynthetic enzymes play a key role in wheat spike bracts primary carbon metabolism response under water deficit. *Plant Physiology and Biochemistry*, *142*(March), 163–172.  
<https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2019.06.013>