

**Julie LEROY - 2021**

Résumé de thèse en français (15 pages)

**Etude écophysiological temporelle de la gestion  
des réserves carbonées et azotées par trois génotypes  
de miscanthus**

## THESE DE DOCTORAT

pour obtenir le grade de

**Docteur d'AgroParisTech**

**Spécialité : Sciences agronomiques**

École doctorale n° 581

Agriculture, alimentation, biologie, environnement et santé (ABIES)

*par*

**Julie LEROY**

# Etude écophysiological temporelle de la gestion des réserves carbonées et azotées par trois génotypes de miscanthus

Directrice de thèse : **Maryse BRANCOURT-HULMEL**

Co-encadrante de thèse : **Marion ZAPATER**

**Thèse présentée et soutenue à Paris, le 10 juin 2021**

**Composition du jury :**

Grégory MOUILLE, Directeur de Recherche, INRAE Versailles

François GASTAL, Directeur de Recherche, INRAE Lusignan

Alain OURRY, Professeur, Université de Caen

Marie-Odile BANCAL, Maître de Conférence, AgroParisTech

Nathalie BREDA, Directrice de Recherche, INRAE Champenoux

Frédéric DUBOIS, Professeur, Université de Picardie Jules Verne

Marion ZAPATER, Ingénieure de Recherche, INRAE Estrées-Mons

Maryse BRANCOURT-HULMEL, Directrice de Recherche, INRAE Estrées-Mons

Président

Rapporteur & Examineur

Rapporteur & Examineur

Examinatrice

Examinatrice

Examineur

Co-Encadrante & Examinatrice

Directrice de thèse

## Résumé de la thèse

---

## Introduction

Selon le Groupe d'experts Intergouvernemental sur l'Evolution du Climat (GIEC, 2011), l'usage des ressources fossiles telles que le pétrole (représentant 34,6% de l'énergie primaire mondiale en 2008), le charbon (28,4%) et le gaz naturel (22,1%) présente des contraintes économiques, politiques, sociétales, sanitaires et climatiques. En effet, l'emploi de ces ressources est à l'origine de la majorité des émissions de gaz à effet de serre. Le dioxyde de carbone, le méthane, le protoxyde d'azote et l'ozone, principaux gaz à effet de serre, amplifient le phénomène naturel d'effet de serre, engendrent une augmentation de la température globale planétaire et accélèrent le réchauffement climatique. Pour pallier toutes ces contraintes, il est nécessaire de développer des ressources renouvelables (GIEC, 2011), d'autant plus que la date d'épuisement des gisements des ressources primaires est proche, estimée à 50 à 110 ans (Abas et al., 2015). En raison de leur volume limité, les déchets végétaux ne peuvent constituer la seule ressource pour la production de bioénergie à grande échelle et leur usage plutôt que de les rendre au sol pourrait entraîner une dégradation des sols (GIEC, 2019). Parmi les ressources dites renouvelables, la biomasse lignocellulosique issue de cultures dédiées constitue une alternative pour produire des biomatériaux, de la bioénergie ou de la chimie verte. La production de biomasse *via* les plantes pérennes est une solution intéressante. Leur culture doit répondre à plusieurs critères -dont la plupart sont préconisés par le GIEC, 2019- pour que leur production soit durable : limiter les émissions de gaz à effet de serre, ne pas entrer en compétition avec les ressources alimentaires -c'est-à-dire ne pas être une culture alimentaire et ne pas utiliser les surfaces dédiées à l'alimentation- présenter une bonne productivité et efficacité d'utilisation de l'eau, de même qu'une bonne tolérance aux stress et rendre de nombreux services écosystémiques en ne dégradant pas, voire même en participant à la restauration des écosystèmes. *Miscanthus × giganteus* (M×g) grâce à sa productivité élevée, alliée à de faibles impacts environnementaux (Cadoux et al., 2014; Tubeileh et al., 2016), répond à ces nombreux prérequis.

*Miscanthus × giganteus* produit une grande quantité de biomasse lignocellulosique grâce à sa productivité élevée permise par son métabolisme photosynthétique en C4, sa capacité photosynthétique à basse température (Beale et al., 1996; Naidu et al., 2003; Naidu and Long, 2004), sa forte efficacité d'utilisation des rayonnements lumineux et sa surface foliaire ainsi que de la durée de vie de ses feuilles (Tubeileh et al., 2016). Il présente des impacts environnementaux limités. Le recyclage des nutriments, et notamment de l'azote, lui permet de constituer une source d'azote endogène et de ce fait, de dépendre moins de l'apport d'azote exogène pour produire de la biomasse (Beale and Long, 1997; Himken et al., 1997, 2013; Strullu et al., 2011; Schwartz and Amasino). Des impacts environnementaux limités de M×g sont aussi permis grâce à la quasi absence d'utilisation de produits phytosanitaires. Excepté pour les deux premières années de culture où le désherbage de la culture doit être mené pour limiter la compétition avec les adventices, aucun usage de produit phytopharmaceutique n'est à signaler sur le miscanthus. De plus, le désherbage peut également être réalisé de manière mécanique au début de la saison de croissance. Malgré des pratiques culturales simplifiées, les coûts de production restent élevés, notamment à cause des coûts d'implantation qui dépendent majoritairement du coût des rhizomes (Witzel and Finger, 2016). Le développement de nouvelles techniques d'implantation, notamment par le semis pourrait diminuer ces coûts mais nécessite le développement d'espèces de miscanthus adaptées. De plus, même si M×g présente de nombreuses qualités, d'autres inconvénients subsistent, en particulier une composition de biomasse peu variable, un risque sanitaire dû à la culture monoclonale actuelle (Jorgensen, 2011) et une faible tolérance à certains stress, dont la sécheresse édaphique. L'élargissement de l'offre variétale par

d'autres espèces de miscanthus pourrait répondre à ces contraintes et ainsi accompagner l'expansion de la culture du miscanthus.

Avec une meilleure tolérance à la sécheresse, à la salinité et au froid que M×g, *Miscanthus sinensis* (Msin) est une autre espèce de miscanthus qui pourrait permettre d'élargir la zone potentielle de culture du miscanthus de l'Europe méditerranéenne (Clifton-Brown et al., 2001; Lewandowski et al., 2016) jusqu'aux régions plus froides du nord comme la Suède (Clifton-Brown et al., 2001; Farrell et al., 2006; Zub et al., 2012; Fonteyne et al., 2016). Sa variabilité intraspécifique de composition de biomasse (Arnoult et al., 2015; Van der Weijde et al., 2016) pourrait permettre de produire différentes qualités de biomasse afin de mieux répondre aux besoins des différents débouchés. La production de graines et le semis de celles-ci réduiraient les coûts d'implantation à condition de produire des génotypes stériles afin de réduire à zéro le risque d'invasivité par dispersion de graines dans l'environnement. Enfin, même si à l'instar de M×g, Msin présente un phénomène de recyclage des nutriments, il présente un développement et une croissance contrastés ainsi qu'une réponse différente à la fertilisation azotée, ce qui peut suggérer des différences importantes sur le plan écophysologique.

Chez les plantes pérennes, on observe un stockage des nutriments. Il est défini par la constitution d'une réserve de molécules (protéines, glucides...) qui peuvent être mobilisées dans le futur pour accompagner la croissance de la plante ou d'autres métabolismes (Chapin et al., 1990). Le stockage et la remobilisation des nutriments leur permet de répondre à une éventuelle asynchronie entre le moment où l'approvisionnement en ressources est possible et celui où la plante en a besoin (Chapin et al., 1990). Cela leur permet également de pallier un éventuel accident climatique tel que le gel, la sécheresse ou bien répondre à une défoliation accidentelle causée par un ravageur (Dickson, 1989; Chapin et al., 1990). Enfin, les réserves permettent de fournir les ressources nécessaires lors de la modification du statut des plantes, par exemple lors du passage de l'état végétatif à l'état reproducteur (Chapin et al., 1990) ou encore le passage de l'état de dormance à la reprise de végétation. Chez les plantes pérennes, les phénomènes de stockage d'azote et de carbone dominent la reproduction (Schulze et al., 2019). Les formes et les organes de stockage dépendent de la stratégie de fonctionnement chez de nombreuses espèces. Chez le miscanthus, le stockage de carbone est réalisé sous forme d'accumulation de glucides - amidon et saccharose dans une moindre mesure (Lebas, 2012; Purdy et al., 2015)- dans le rhizome tout au long de la saison végétative (Dierking et al., 2017). Lors de la remobilisation, le transport de carbone est réalisé *via* le saccharose. Quant au stockage de l'azote chez les plantes pérennes, il se réalise sous forme de protéines et d'acides aminés, surtout arginine, proline, asparagine et glutamine (Dickson, 1989). Le stockage et la remobilisation de l'azote et du carbone sont assez bien documentés chez M×g mais ne le sont que très peu chez les autres espèces de miscanthus. Or ces mécanismes peuvent être importants pour limiter les impacts environnementaux de la production.

L'objectif de la thèse est de caractériser la gestion des réserves carbonées et azotées de *Miscanthus sinensis* par rapport à *Miscanthus x giganteus*, en lien avec le développement de la plante et la production de biomasse. La thèse comporte trois chapitres.

- Le premier chapitre est dédié à la caractérisation de la morphologie et l'architecture, du cycle de développement et de la production de biomasse de *Miscanthus sinensis* et *Miscanthus x giganteus* pour répondre à la question suivante : existe-t-il des différences de morphologie, d'architecture et de croissance entre Msin et M×g qui pourraient avoir un lien avec des fonctionnements différents ?
- Le second concerne une étude comparative des flux endogènes et exogènes d'azote chez *Miscanthus x giganteus* et *Miscanthus sinensis*. Les flux endogènes correspondent à l'évolution des stocks d'azote dans les parties aériennes et souterraines des plantes au cours

du temps tandis que les flux exogènes d'azote correspondent aux acquisitions et pertes d'azote par la plante. Cette partie permet de répondre aux questions suivantes : le recyclage de l'azote de Msin est-il aussi performant que celui de Mxg ? Les flux exogènes d'azote sont-ils similaires chez Msin et Mxg ?

- Enfin, le troisième chapitre vise à caractériser le stockage du carbone par l'étude de l'évolution des teneurs et stocks des glucides non structuraux dans les parties souterraines des deux espèces de miscanthus étudiées. Il vise également à comparer le stockage et la remobilisation du carbone et de l'azote : existe-t-il des différences concernant le stockage et la remobilisation du carbone en termes de molécules et de dynamiques entre Msin et Mxg ? Est-ce que les dynamiques de stockage et de remobilisation du carbone et de l'azote diffèrent en fonction du statut (source ou puits) des différents tissus du rhizome et des bas de tige ? Les dynamiques de stockage d'azote et de carbone sont-elles identiques ?

## Dispositif expérimental et méthodes

L'essai a été mené au champ à l'Institut national de recherche pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement (INRAE) dans le nord de la France. L'essai était situé sur un sol limoneux profond de l'unité expérimentale d'Estrées-Mons. Trois géotypes contrastés ont été plantés manuellement au printemps 2014 à une densité de 2,08 plantes m<sup>-2</sup> : *Miscanthus x giganteus* (Mxg), *Miscanthus sinensis* Goliath (Msin Goliath) et *Miscanthus sinensis* Malepartus (Msin Malepartus). Mxg correspond au clone cultivé en France et en Grande-Bretagne (approvisionnement auprès de l'ADAS en Grande-Bretagne). Msin Goliath a été choisi pour sa bonne productivité (Arnoult et al., 2015) tandis que Msin Malepartus est un géotype bien étudié par notre équipe en tant que parent de deux populations de cartographie génétique (Raverdy, 2021). Le champ expérimental a été divisé en quatre parties correspondant chacune aux quatre années de végétation étudiées, afin d'échantillonner des plantes chaque année sans détruire l'ensemble de l'essai. Dans chaque partie, les trois géotypes ont été plantés selon un plan en trois blocs complets. Les différentes zones d'échantillonnage étaient entourées de plantes de bordure entre afin de maintenir un effet de compétition équivalent tout au long de la saison de croissance (figure 1).

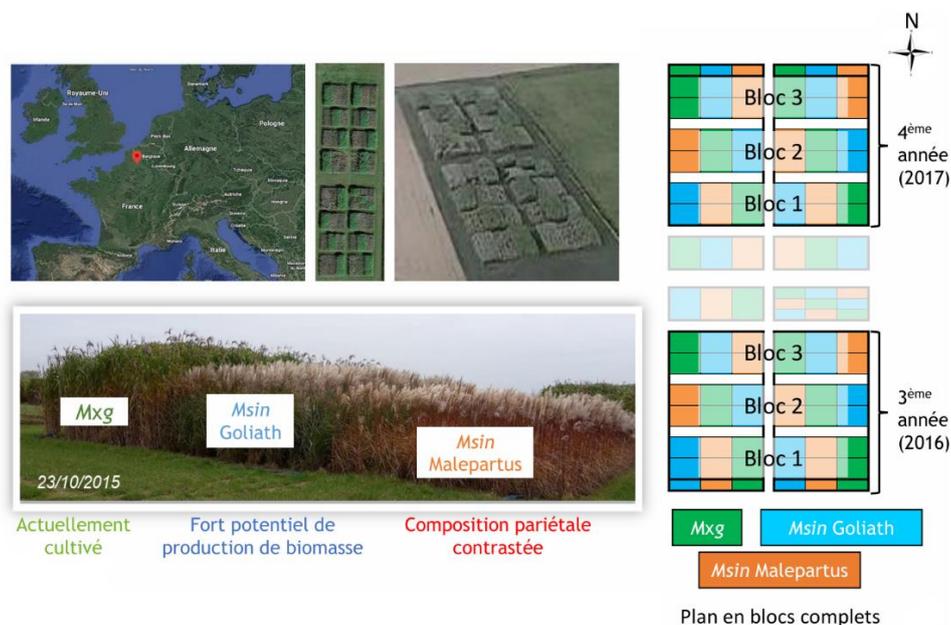
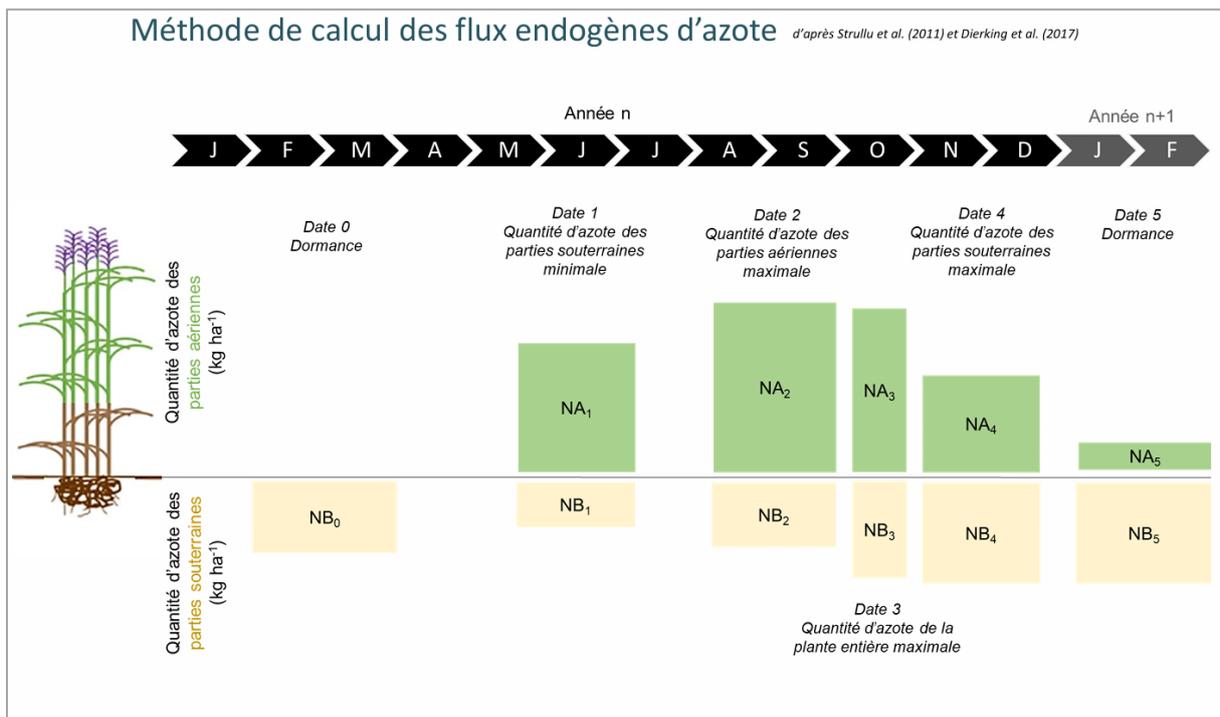


Figure 1 : Le dispositif au champ dans son ensemble : localisation géographique (photo en haut à gauche), vue aérienne de l'essai (photos situées en haut à droite), vue des géotypes à épiaison (photo du bas) et schéma du dispositif expérimental (à droite).

Cette étude s'est concentrée sur la troisième (2016) et la quatrième (2017) années de croissance car les plantes étaient supposées avoir atteint leur production maximale de biomasse dans les conditions pédoclimatiques de cette région. Toutes les parcelles ont été irriguées pendant les quatre années de culture afin de créer des conditions de croissance non limitantes. Aucune fertilisation n'a été appliquée les deux premières années. En revanche, 120 kg d'azote (N) ha<sup>-1</sup> ont été apportés sous forme de solution d'urée et de nitrate d'ammonium marquée au <sup>15</sup>N (0,125 At %) au début du mois de mai 2016 et 2017 sur les zones de l'essai, respectivement en 2016 et 2017, le marquage permettant l'observation du devenir de l'engrais. Pour que les plantes étudiées en 2016 et 2017 suivent le même itinéraire technique, 120 kg N ha<sup>-1</sup> non marqué ont été appliqués en 2016 sur la parcelle étudiée en 2017. L'indice de nutrition azotée, calculé selon la courbe de dilution critique de l'azote définie pour miscanthus (Zapater et al., 2017), a montré que les plantes n'avaient jamais été déficientes en azote. L'excès isotopique des plantes a été mesuré à chaque date d'échantillonnage puis comparé à l'abondance naturelle de <sup>15</sup>N mesurée dans des plantes témoins plantées la même année, cultivées à proximité des autres mais n'ayant pas reçu de fertilisation ni d'irrigation.

Seize campagnes d'échantillonnage ont été réalisées entre février et novembre, en 2016 et en 2017 dans chacun des trois blocs, environ tous les dix jours pendant la pleine période de végétation chaque année. Pour chaque génotype et à chaque date d'échantillonnage, neuf plantes ont été échantillonnées pour les parties souterraines et quinze plantes pour les parties aériennes. Les masses des tiges et des feuilles (A désignant « aboveground » par la suite) de chaque plante ont été déterminées ainsi que celles du rhizome et des racines associées (B désignant « belowground »). La teneur en azote et l'excès isotopique en <sup>15</sup>N ont été déterminés sur des sous-échantillons des parties aériennes et des parties souterraines des plantes pour chaque bloc et chaque génotype. La teneur en amidon, sucres solubles (glucose, fructose et saccharose) et protéines a été déterminée sur des sous-échantillons des parties souterraines et du bas des tiges. En parallèle, un suivi phénologique (émergence, épiaison, senescence) ainsi que des mesures de la croissance des plantes (hauteurs et nombre de tiges) ont été effectuées avant chaque campagne d'échantillonnage.



**Figure 2 : Principales variables pour le calcul des flux endogènes d'azote. Signification des sigles : N désigne l'azote, A fait référence à l'aérien (« aboveground » en anglais) et B fait référence au souterrain (« belowground » en anglais).**

Selon la littérature, différentes méthodes peuvent être utilisées pour calculer les flux nets d'azote. Nous avons choisi les méthodes les plus adaptées sur la base de nos observations et de nos hypothèses et nous avons comparé deux méthodes pour la remobilisation de l'azote en automne. Sur la base de l'évolution des stocks d'azote dans les parties aériennes et les parties souterraines, nous avons pu définir six dates clés présentant les éléments remarquables suivants (figure 2) :

- Date 0 : phase de dormance (février) de l'année n
- Date 1 : date où la quantité d'azote de la partie souterraine de la plante ( $NB_1$ ) est minimale
- Date 2 : date à laquelle la quantité d'azote de la partie aérienne de la plante ( $NA_2$ ) est maximale
- Date 3 : date à laquelle la quantité d'azote de la plante entière ( $NT=NA_3+NB_3$ ) est maximale
- Date 4 : date où la quantité d'azote de la partie souterraine de la plante ( $NB_4$ ) est maximale
- Date 5 : phase de dormance de l'année n+1.

Une fois ces éléments remarquables définis, nous pouvons calculer les variables suivantes :

- Remobilisation printanière (spring remobilization) :  $SR = NB_0 - NB_1$
- Remobilisation automnale (autumn remobilization) calculée à partir des parties aériennes :  $ARa = NA_2 - NA_4$
- Remobilisation automnale calculée à partir des parties souterraines :  $ARb = NB_4 - NB_2$
- Absorption maximale d'azote (N uptake) :  $U = NT_3 - NB_0$
- Pertes d'azote :  $L = NT_3 - NT_5$

De plus, disposant de la production des mesures de biomasse aérienne maximale ( $WA_{max}$ ) obtenue à la date 2 et de la production finale ( $WA_5$ ) de biomasse aérienne à la date 5, nous avons calculé deux efficacités d'utilisation de l'azote (d'après Ra et al., 2012; Olson et al., 2013; Dierking et al., 2016). Elles correspondent à la quantité de biomasse aérienne produite par unité d'azote accumulée dans la plante (dans la partie aérienne) à une date donnée :

- $NUE_1$  à la date où la quantité de biomasse aérienne est maximale :  $WA_{max}/NA_2$
- $NUE_2$  à la date de récolte à surmaturité :  $WA_5/NA_5$

## Chapitre 1 : Morphologie et développement de *Miscanthus* × *giganteus* et *Miscanthus sinensis*

Nous avons mis en évidence que M×g, Msin Goliath et Msin Malepartus sont trois génotypes très contrastés en termes de morphologie, de croissance et de développement, ainsi qu'en termes d'efficacité d'utilisation du rayonnement. Selon la figure 3 (tableau à droite), M×g produit le plus de biomasse aérienne (22 t ha<sup>-1</sup> en février), Msin Goliath présente une production intermédiaire (14 t ha<sup>-1</sup>) tandis que Msin Malepartus présente une production de biomasse inférieure (10 t ha<sup>-1</sup>).

M×g possède également la plus forte efficacité d'utilisation du rayonnement (RUE) qui correspond à la production de biomasse aérienne par rayonnement intercepté (figure 4). Pour l'année 2016, sa RUE s'élève à 2,58 g MJ<sup>-1</sup> contre 1,60 et 1,38 g MJ<sup>-1</sup>, pour Msin Goliath et Msin Malepartus respectivement. Le nombre de tiges des Msin est supérieur à celui de M×g, avec un plus grand nombre de tiges chez Msin Goliath que chez Msin Malepartus, en raison d'une période d'émission de tiges plus longue pour Goliath (figure 5). M×g est le plus haut des trois génotypes et les deux Msin présentent en outre une hauteur équivalente (résultats non présentés dans ce résumé).

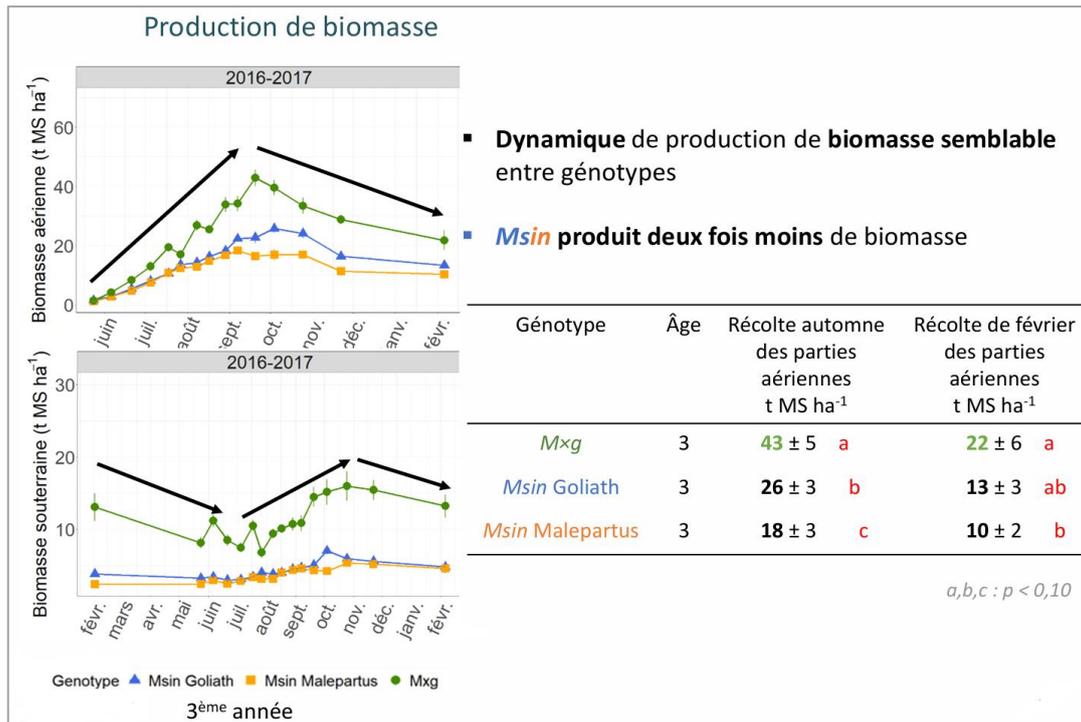


Figure 3 : Dynamique de production de biomasse pour les trois géotypes (à gauche) et tableau des comparaisons des biomasses aériennes à la récolte (à droite).

De la même façon que pour les parties aériennes, les parties souterraines se distinguent entre les géotypes : les deux Msin présentent de plus petits rhizomes, mais alors que la profondeur d'enracinement de Msin Malepartus est limitée aux deux premiers mètres, Msin Goliath et Mxg présentent encore de nombreuses racines jusqu'à 3 mètres de profondeur pour une culture âgée de 4 ans (résultats non présentés dans ce résumé).

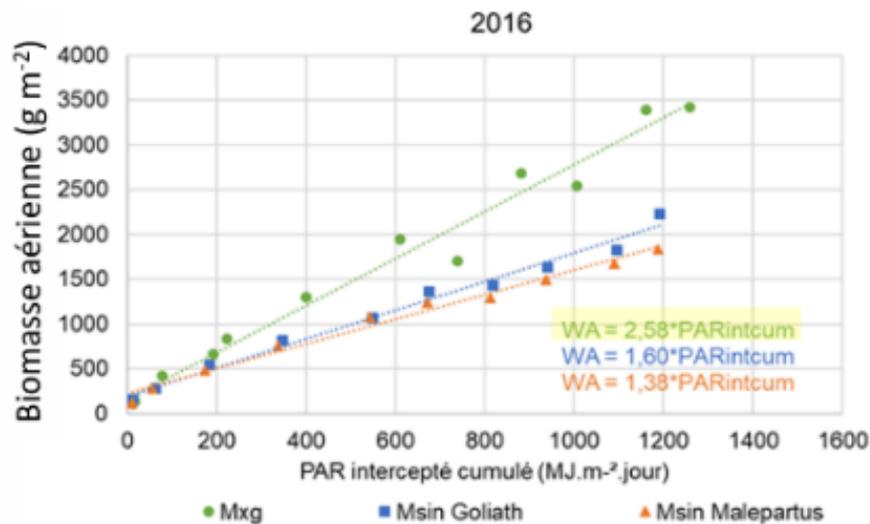


Figure 4 : Efficacité d'utilisation du rayonnement correspondant à la pente de la droite.

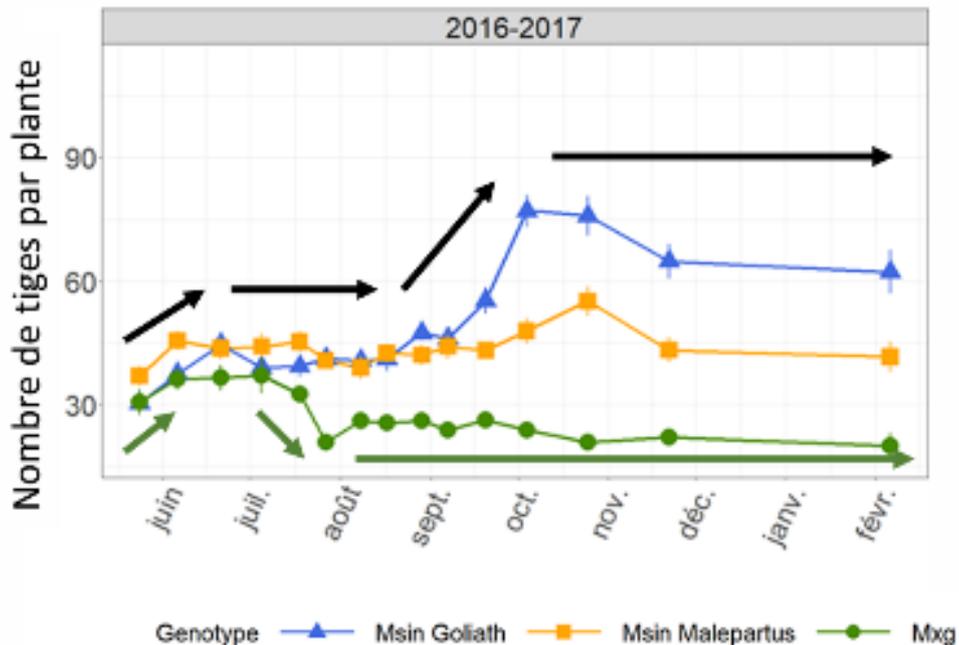


Figure 5 : Dynamique d'émission de tiges.

Concernant le cycle de développement, alors que l'émergence a lieu à la même période pour les trois génotypes étudiés, les cycles de croissance sont différents. Msin Malepartus présente le cycle de croissance le plus court où l'apparition de la feuille étendard (correspondant à la dernière feuille émise), la sortie de panicule et la sénescence complète des tiges de première cohorte sont les plus précoces (d'un à deux mois). Msin Goliath et Mxg présentent des cycles de croissance assez équivalents en termes de durée, mais Mxg entre en sénescence active un mois plus tôt que les Msin. De plus, toutes les tiges de première cohorte de Msin Goliath atteignent la floraison alors que ce n'est pas toujours le cas pour les tiges de Mxg. Enfin, les Msin émettent tardivement des cohortes de tiges, lesquelles restent encore vertes pendant l'automne, voire même pendant l'hiver, ce qui peut suggérer une remobilisation automnale différente des nutriments par rapport à Mxg (résultats non présentés dans ce résumé).

## Chapitre 2 : Etude comparative des flux endogènes et exogènes d'azote chez *Miscanthus × giganteus* et *Miscanthus sinensis*

Cette étude fournit une première comparaison expérimentale des réserves et des flux d'azote (endogène et exogène) chez *Miscanthus × giganteus* et *Miscanthus sinensis*. Selon notre première hypothèse, Mxg a des flux nets d'azote plus élevés que Msin en raison d'une biomasse plus importante. Par conséquent, notre deuxième hypothèse a également été vérifiée : en raison des mêmes besoins en azote entre les espèces pour produire une unité de biomasse, Mxg a présenté des flux nets d'azote plus élevés que Msin en raison de production de biomasse plus élevée.

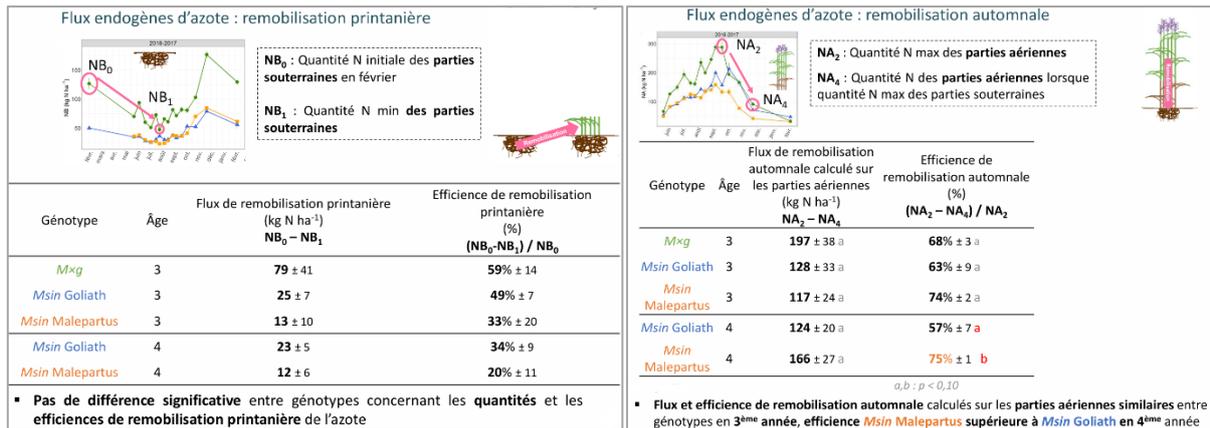


Figure 6 : Remobilisations printanières (à gauche) et automnales de l'azote (à droite).

Au niveau des efficacités, M×g présente un recyclage de l'azote efficace, notamment une forte efficacité de remobilisation printanière avec 59% de l'azote du rhizome qui ont été remobilisés (figure 6, tableau de gauche). Msin Malepartus, reste intéressant grâce à son efficacité de remobilisation automnale de l'azote avec 74 à 75% de l'azote des parties aériennes sont remobilisés (figure 6, tableau de droite). Il utilise cependant une part importante d'azote exogène avec 81% de l'azote total de la plante qui est issu de l'absorption d'azote exogène (figure 7, tableau de gauche). Quant à Msin Goliath, il apparaît moins adapté pour limiter les impacts environnementaux car son recyclage de l'azote apparaît un peu moins efficace : 57 à 63% de l'azote des parties aériennes sont remobilisés à l'automne (figure 6, tableau de droite).

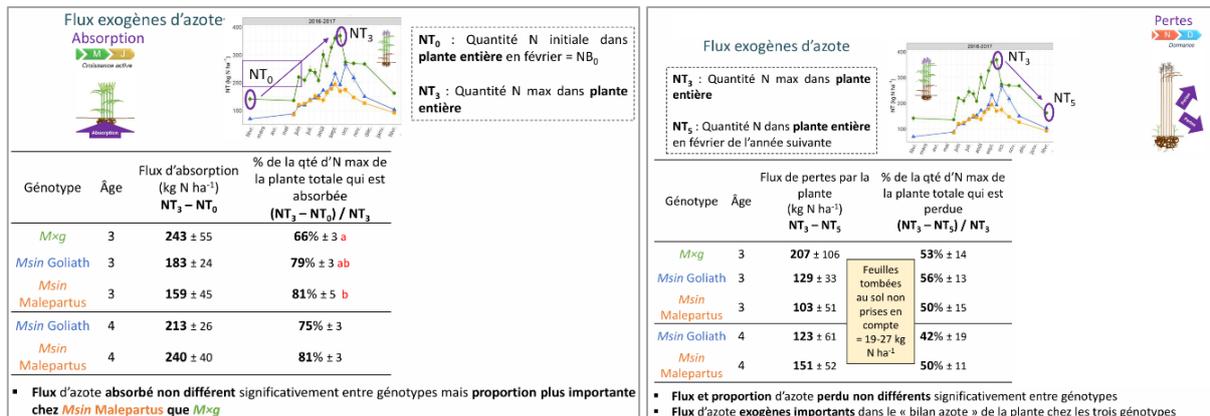


Figure 7 : Absorption (à gauche) et flux exogènes d'azote (à droite)

Enfin, nous avons observé l'existence de pertes d'azote à la récolte (à la date 5) lorsque l'on compare la quantité totale de la plante au moment de la récolte à la quantité totale d'azote maximale obtenue au cours du cycle (à la date 2, cf figure 2) : quel que soit le génotype, cette perte avoisine les 50% (figure 7, tableau de droite). Ces pertes sont bien supérieures aux quantités d'azote contenu dans les feuilles qui sont tombées au sol car celles-ci ne représentent que 9 à 22 % de cette quantité maximale d'azote (résultats non montrés).

Ainsi, ces résultats montrent que Msin peut devenir une alternative à M×g pour la production de biomasse lignocellulosique. Même si le miscanthus est au moins aussi efficace que d'autres cultures pérennes en ce qui concerne le recyclage de l'azote, il est capable de maintenir une forte absorption d'azote, qui est la principale source du stock d'azote de la plante entière à la fin de l'été. Notons toutefois que cette forte absorption a été enregistrée en conditions fertilisées en azote. En outre, nous avons pu mesurer des pertes d'azote des plantes en fin de la saison de croissance. Ces pertes

confirment des observations antérieures réalisées sur *Miscanthus x giganteus* et d'autres espèces de plantes, mais nécessitent d'en déterminer les processus impliqués, en particulier le transfert possible de l'azote de la plante au sol par la rhizodéposition et le renouvellement des racines.

### Chapitre 3 : Caractérisation approfondie de la dynamique des réserves d'azote et de carbone

Cette étude constitue une première caractérisation approfondie de la dynamique des réserves de carbone et d'azote pour trois génotypes de miscanthus. Le rhizome principal a été le compartiment étudié pour caractériser le stockage et la remobilisation du carbone et de l'azote et leur remobilisation. Notre hypothèse selon laquelle la réserve de carbone pourrait être plus élevée pour Mxg que pour Msin a été confirmée : Mxg a présenté une concentration de réserve totale en carbone (sous forme d'amidon et de saccharose) pendant l'hiver plus élevée que celle de Msin (figure 8). A la récolte de février, nous avons observé une plus forte teneur en glucides de réserve : 99 mg g<sup>-1</sup> pour Mxg contre 47 et 57 mg g<sup>-1</sup> pour les Msin (figure 9, en haut). Les glucides sont majoritairement composés d'amidon pour Mxg, à hauteur de 70% (figure 9, en bas). Pour les Msin, cette proportion reste majoritaire en moyenne mais plus faible : elle représente 60% pour Msin Malepartus et 52.5% pour Msin Goliath (avec une variation interannuelle plus marquée pour ce dernier).

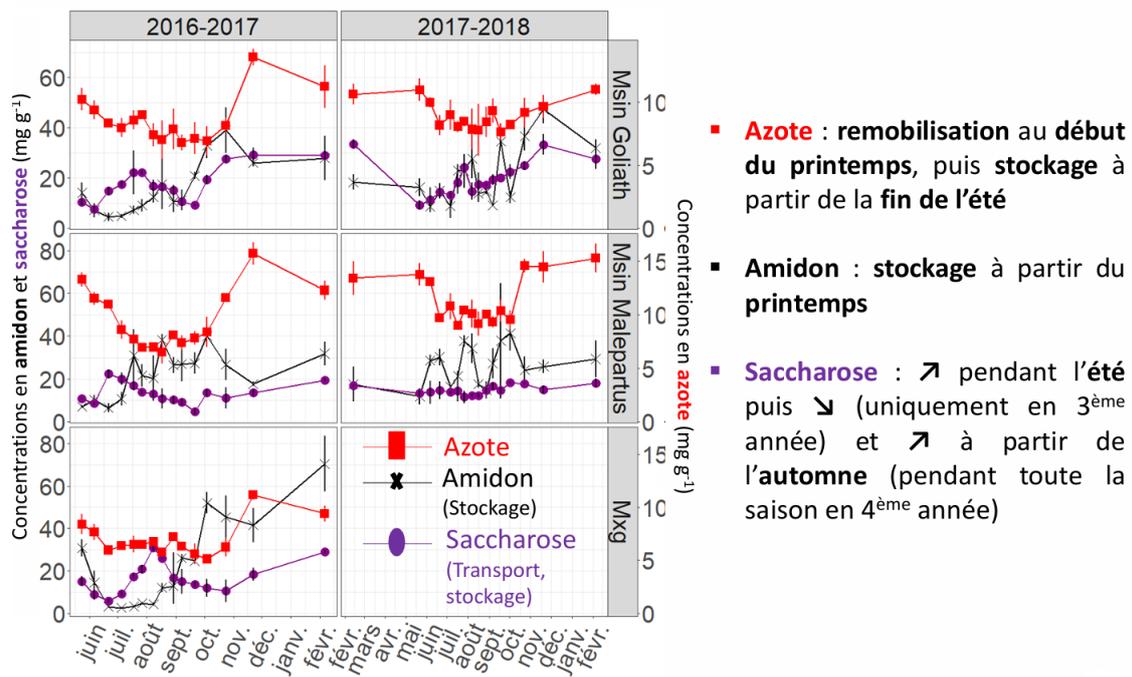
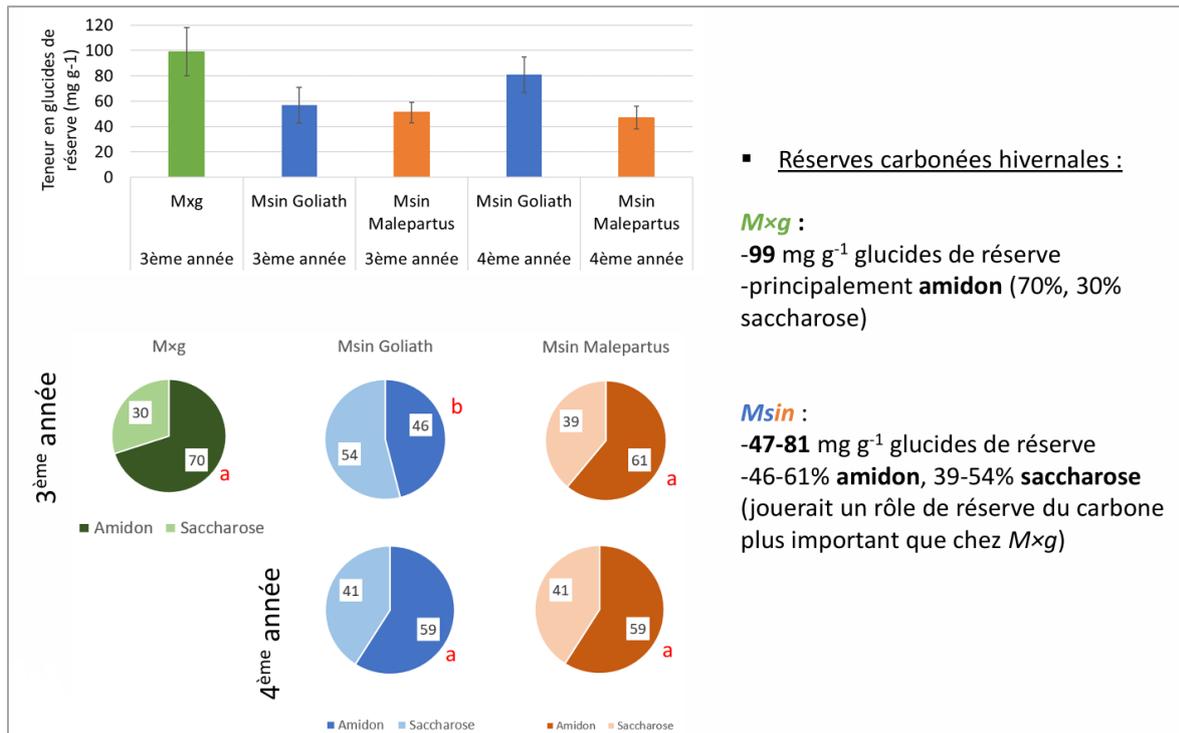


Figure 8 : Dynamiques de molécules de réserve du carbone et de l'azote pour les trois génotypes.

Même si l'amidon était la principale molécule de réserve de carbone, le saccharose a également joué un rôle de stockage important, surtout chez les deux Msin où on observe une proportion de 39 à 54% (figure 9, en bas).



■ Réserves carbonées hivernales :

**Mxg :**

-99 mg g<sup>-1</sup> glucides de réserve  
-principalement **amidon** (70%, 30% saccharose)

**Msin :**

-47-81 mg g<sup>-1</sup> glucides de réserve  
-46-61% **amidon**, 39-54% **saccharose**  
(jouerait un rôle de réserve du carbone plus important que chez Mxg)

**Figure 9 : Focus sur les molécules de réserves du carbone (teneurs en glucides, en haut) et composition en amidon et saccharose (en bas)**

Nous avons émis l'hypothèse que les protéines solubles devraient nous aider à caractériser les réserves d'azote de stockage. Néanmoins, notre étude s'est limitée à des analyses de dosage en azote. Les valeurs obtenues dans notre expérience étaient inférieures à celles de la littérature. Notons que les dynamiques du carbone et de l'azote étaient indépendantes car leur stockage était dû à deux processus différents : une accumulation des molécules carbonées pendant la période de croissance, suivie d'une remobilisation automnale des molécules carbonées. L'azote a quant à lui été principalement recyclé à partir des parties aériennes à l'automne. Même si aucun lien direct n'a pu être établi, le caractère « stay-green » des Msin, selon lequel des cohortes de tiges émises tardivement peuvent demeurer vertes pendant l'hiver, pourrait être à l'origine des différences de gestion des réserves par rapport à Mxg : il pourrait avoir un impact sur l'évolution de la concentration en amidon et des protéines dans le rhizome et la plus grande réserve d'amidon de Mxg pourrait être liée à l'absence de pousses vertes pendant l'hiver.

Ces points mériteraient d'être étudiés plus en détail. Des différences ont été observées entre les compartiments aériens et souterrains au niveau de la dynamique des molécules de réserve. Les bases des tiges ont joué un rôle de stockage temporaire de l'amidon pendant l'été, tandis que leur rhizome a été un lieu de stockage de carbone et d'azote pendant l'hiver.

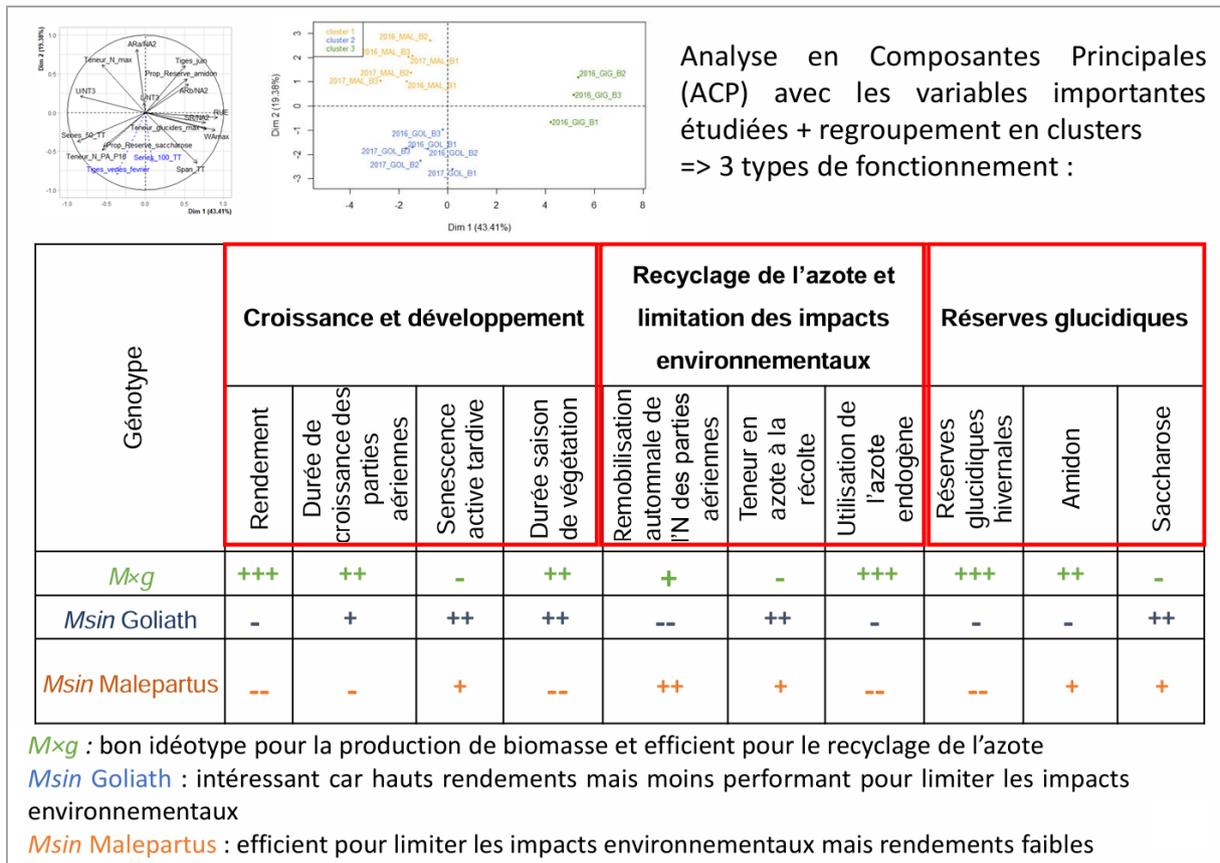


Figure 10 : Tableau synthétisant les différences de fonctionnement des trois génotypes : variables mises en évidence à la suite d'une analyse en composantes principales.

## Conclusion et perspectives

Ainsi, *Mxg* reste un idéotype pour la production de biomasse grâce à son rendement important couplé à un recyclage de l'azote efficient, en particulier au niveau de l'efficacité de remobilisation printanière (figure 10). Néanmoins, *Msin* est une espèce prometteuse pour élargir l'offre variétale car les génotypes montrent des différences concernant à la fois leur gestion des réserves carbonées et azotées et leur développement.

Notre étude ayant été menée en conditions fertilisées en azote afin d'être non limitantes, il serait bon de la compléter par une étude en situation déficiente en azote pour valider les résultats obtenus sur le fonctionnement de l'azote. Dans ces conditions limitantes, on pourrait s'attendre à une part moins importante de l'absorption de l'azote. La question serait de savoir si *Mxg* présenterait un recyclage de l'azote toujours aussi efficient et si *Msin Malepartus* montrerait toujours une forte remobilisation automnale. Cela permettrait de consolider le choix de génotypes combinant bonne performance et faible impact environnemental.

Un autre point intéressant serait de conduire de telles expérimentations selon un dispositif échelonné ou staggered-start design, c'est-à-dire implanté plusieurs années de suite, afin de découpler l'effet de l'âge de la culture de celui des conditions pédo-climatiques. En effet, le miscanthus étant une culture pérenne, l'effet année correspond à l'effet de l'âge confondu avec celui des conditions pédo-climatiques. Un tel dispositif permettrait de mieux interpréter les variations interannuelles.

En matière de phénotypage, nous avons recherché à faciliter le phénotypage des parties souterraines qui sont difficiles à mesurer, destructives et coûteuses en main d'œuvre. Pour faciliter le phénotypage des parties souterraines au moment de la récolte, plusieurs variables indirectes, dont le rhizome situé à proximité de la base des tiges, ont été explorées mais des études complémentaires sont encore nécessaires.

Enfin, les périodes de stockage et de remobilisation du carbone et de l'azote n'étant pas identiques entre les génotypes, il serait intéressant d'identifier parmi les variables associées au développement de la plante et aux conditions environnementales quels sont les déclencheurs du stockage du carbone et de l'azote.

## Références

- Abas, N., Kalair, A., Khan, N., 2015. Review of fossil fuels and future energy technologies. *FUTURES* 69, 31–49. <https://doi.org/10.1016/j.futures.2015.03.003>
- Arnoult, S., Obeuf, A., Bethencourt, L., Mansard, M.-C., Brancourt-Hulmel, M., 2015. Miscanthus clones for cellulosic bioethanol production: Relationships between biomass production, biomass production components, and biomass chemical composition. *Ind. CROPS Prod.* 63, 316–328. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2014.10.011>
- Beale, C.V., Bint, D.A., Long, S.P., 1996. Leaf photosynthesis in the C4-grass *Miscanthus x giganteus*, growing in the cool temperate climate of southern England. *J. Exp. Bot.* 47, 267–273. <https://doi.org/10.1093/jxb/47.2.267>
- Beale, C.V., Long, S.P., 1997. Seasonal dynamics of nutrient accumulation and partitioning in the perennial C4-grasses *Miscanthus x Giganteus* and *Spartina cynosuroides*. *Biomass Bioenergy* 12, 419–428. [https://doi.org/10.1016/S0961-9534\(97\)00016-0](https://doi.org/10.1016/S0961-9534(97)00016-0)
- Cadoux, S., Ferchaud, F., Demay, C., Boizard, H., Machet, J.M., Fourdinier, E., Preudhomme, M., Chabbert, B., Gosse, G., Mary, B., 2014. Implications of productivity and nutrient requirements on greenhouse gas balance of annual and perennial bioenergy crops. *GCB Bioenergy* 6, 425–438. <https://doi.org/10.1111/gcbb.12065>
- Chapin, F., Schulze, E., Mooney, H., 1990. The ecology and economics of storage in plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21, 423–447. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.21.1.423>
- Clifton-Brown, J.C., Lewandowski, I., Andersson, B., Basch, G., Christian, D.G., Kjeldsen, J.B., Jørgensen, U., Mortensen, J.V., Riche, A.B., Schwarz, K.-U., Tayebi, K., Teixeira, F., 2001. Performance of 15 *Miscanthus* genotypes at five sites in Europe. *Agron. J.* 93, 1013–1019.
- Dickson, R., 1989. Carbon and nitrogen allocation in trees. *Ann. Sci. For.* 46, S631–S647. <https://doi.org/10.1051/forest:198905ART0142>
- Dierking, R.M., Allen, D.J., Brouder, S.M., Volenec, J.J., 2016. Yield, biomass composition, and N use efficiency during establishment of four *Miscanthus x giganteus* genotypes as influenced by N management. *BIOMASS BIOENERGY* 91, 98–107. <https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2016.05.005>
- Dierking, R.M., Allen, D.J., Cunningham, S.M., Brouder, S.M., Volenec, J.J., 2017. Nitrogen Reserve Pools in Two *Miscanthus x giganteus* Genotypes under Contrasting N Managements. *Front. PLANT Sci.* 8. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01618>
- Farrell, A.D., Lewandowski, I., Jones, M.B., 2006. Genotypic variation in cold tolerance influences the yield of *Miscanthus*. *Ann. Appl. Biol.* 149, 337–345. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2006.00099.x>
- Fonteyne, S., Lootens, P., Muylle, H., van den Ende, W., de Swaef, T., Reheul, D., Roldan-Ruiz, I., 2016. Chilling tolerance and early vigour-related characteristics evaluated in two *Miscanthus* genotypes. *PHOTOSYNTHECA* 54, 295–306. <https://doi.org/10.1007/s11099-016-0193-y>
- GIEC, 2019. Résumé à l'intention des décideurs, Changement climatique et terres émergées, in: *Changement Climatique et Terres Émergées: Rapport Spécial Du GIEC Sur Le Changement Climatique, La Désertification, La Dégradation Des Sols, La Gestion Durable Des Terres, La Sécurité Alimentaire et Les Flux de Gaz à Effet de Serre Dans Les Écosystèmes Terrestres*. [P.R. Shukla, J. Skea, E. Calvo Buendia, V. Masson-Delmotte, H.- O. Pörtner, D. C. Roberts, P. Zhai, R. Slade, S. Connors, R. van Diemen, M. Ferrat, E. Haughey, S. Luz, S. Neogi, M. Pathak, J. Petzold, J. Portugal Pereira, P. Vyas, E. Huntley, K. Kissick, M. Belkacemi, J. Malley, (Dir. Publ.)]. Cambridge University Press, Cambridge, Royaume-Uni et New York (État de New York), États-Unis d'Amérique.
- GIEC, 2011. Résumé à l'intention des décideurs, in: *Rapport Spécial Du GIEC Sur Les Sources d'énergie Renouvelable et l'atténuation Des Effets Des Changements Climatiques* [Sous La Direction de O. Edenhofer, R. Pichs-Madruga, Y. Sokona, K. Seyboth, P. Matschoss, S. Kadner, T. Zwickel, P. Eickemeier, G. Hansen, S. Schlömer et C. von Stechow]. Cambridge University Press, Cambridge, Royaume-Uni et New York (État de New York), États-Unis d'Amérique.

- Himken, M., Lammel, J., Neukirchen, D., CzipionkaKrause, U., Olf, H., 1997. Cultivation of *Miscanthus* under west European conditions: Seasonal changes in dry matter production, nutrient uptake and remobilization. *PLANT SOIL* 189, 117–126. <https://doi.org/10.1023/A:1004244614537>
- Jorgensen, U., 2011. Benefits versus risks of growing biofuel crops: the case of *Miscanthus*. *Curr. Opin. Environ. Sustain.* 3, 24–30. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2010.12.003>
- Lebas, G., 2012. Etude du métabolisme carboné et azoté de *Miscanthus x giganteus*. Amiens, Université d'Amiens.
- Lewandowski, I., Clifton-Brown, J., Trindade, L.M., van der Linden, G.C., Schwarz, K.-U., Mueller-Saemann, K., Anisimov, A., Chen, C.-L., Doistre, O., Donnison, I.S., Farrar, K., Fonteyne, S., Harding, G., Hastings, A., Huxley, L.M., Iqbal, Y., Khokhlov, N., Kiesel, A., Lootens, P., Meyer, H., Mos, M., Muylle, H., Nunn, C., Ozguven, M., Roldan-Ruiz, I., Schule, H., Tarakanov, I., van der Weijde, T., Wagner, M., Xi, Q., Kalinina, O., 2016. Progress on Optimizing *Miscanthus* Biomass Production for the European Bioeconomy: Results of the EU FP7 Project OPTIMISC. *Front. PLANT Sci.* 7. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01620>
- Naidu, S., Long, S., 2004. Potential mechanisms of low-temperature tolerance of C<sub>4</sub> photosynthesis in *Miscanthus x giganteus*: an in vivo analysis. *PLANTA* 220, 145–155. <https://doi.org/10.1007/s00425-004-1322-6>
- Naidu, S., Moose, S., Al-Shoaibi, A., Raines, C., Long, S., 2003. Cold tolerance of C<sub>4</sub> photosynthesis in *Miscanthus x giganteus*: Adaptation in amounts and sequence of C<sub>4</sub> photosynthetic enzymes. *PLANT Physiol.* 132, 1688–1697. <https://doi.org/10.1104/pp.103.021790>
- Olson, S.N., Ritter, K., Medley, J., Wilson, T., Rooney, W.L., Mullet, J.E., 2013. Energy sorghum hybrids: Functional dynamics of high nitrogen use efficiency. *BIOMASS BIOENERGY* 56, 307–316. <https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2013.04.028>
- Purdy, S.J., Cunniff, J., Maddison, A.L., Jones, L.E., Barraclough, T., Castle, M., Davey, C.L., Jones, C.M., Shield, I., Gallagher, J., Donnison, I., Clifton-Brown, J., 2015. Seasonal Carbohydrate Dynamics and Climatic Regulation of Senescence in the Perennial Grass, *Miscanthus*. *BIOENERGY Res.* 8, 28–41. <https://doi.org/10.1007/s12155-014-9500-2>
- Ra, K., Shiotsu, F., Abe, J., Morita, S., 2012. Biomass yield and nitrogen use efficiency of cellulosic energy crops for ethanol production. *BIOMASS BIOENERGY* 37, 330–334. <https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2011.12.047>
- Raverdy, R., 2021. Study of the genetic determinism related to biomass production and composition traits in *Miscanthus sinensis*. AgroParisTech, Paris.
- Schulze, E., Beck, E., Buchmann, N., Clemens, S., MullerHohenstein, K., SchererLorenzen, M., 2019. Plant Ecology, 2nd Edition, in: *PLANT ECOLOGY, 2ND EDITION*. pp. 1–926. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-56233-8>
- Schwartz, C., Amasino, R., 2013. Nitrogen recycling and flowering time in perennial bioenergy crops. *Front. PLANT Sci.* 4. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00076>
- Strullu, L., Cadoux, S., Preudhomme, M., Jeuffroy, M.H., Beaudoin, N., 2011. Biomass production and nitrogen accumulation and remobilisation by *Miscanthus x giganteus* as influenced by nitrogen stocks in belowground organs. *Field Crops Res.* 121, 381–391. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2011.01.005>
- Tubeileh, A., Rennie, T.J., Goss, M.J., 2016. A review on biomass production from C<sub>4</sub> grasses: yield and quality for end-use. *Curr. Opin. PLANT Biol.* 31, 172–180. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2016.05.001>
- Van der Weijde, T., Torres, A.F., Dolstra, O., Dechesne, A., Visser, R.G.F., Trindade, L.M., 2016. Impact of Different Lignin Fractions on Saccharification Efficiency in Diverse Species of the Bioenergy Crop *Miscanthus*. *Bioenergy Res.* 9, 146–156. <https://doi.org/10.1007/s12155-015-9669-z>
- Witzel, C.-P., Finger, R., 2016. Economic evaluation of *Miscanthus* production - A review. *Renew. Sustain. ENERGY Rev.* 53, 681–696. <https://doi.org/10.1016/j.rser.2015.08.063>
- Zapater, M., Catterou, M., Mary, B., Ollier, M., Fingar, L., Mignot, E., Ferchaud, F., Strullu, L., Dubois, F., Brancourt-Hulmel, M., 2017. A Single and Robust Critical Nitrogen Dilution Curve for

Miscanthus × giganteus and Miscanthus sinensis. *Bioenergy Res.* 10, 115–128. <https://doi.org/10.1007/s12155-016-9781-8>

Zub, H.W., Arnoult, S., Younous, J., Lejeune-Henaut, I., Brancourt-Hulmel, M., 2012. The frost tolerance of Miscanthus at the juvenile stage: Differences between clones are influenced by leaf-stage and acclimation. *Eur. J. Agron.* 36, 32–40. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2011.08.001>