

INFLUENCE DES FACTEURS CLIMATIQUES SUR LA PRODUCTION DE LA LUZERNE

QU'EST CE QUE LA PRODUCTION D'UNE PLANTE FOURRAGÈRE ? CERTAINS LA DÉFINISSENT COMME ÉTANT LA QUANTITÉ RÉCOLTABLE. IL EST SOUHAITABLE DE compléter cette notion de production par :

— la notion de qualité, par exemple en prenant en compte la teneur en azote, celle en glucides solubles ou le rapport feuille/tige dans le cas de la luzerne ;

— la notion de « plante entière » : en effet, la luzerne est une plante pérenne avec des réserves racinaires importantes ; même si, d'un point de vue agricole, le produit récolté est constitué des parties aériennes (feuilles + tiges), d'un point de vue biologique, il est nécessaire de considérer la plante dans son intégralité.

Nous allons évoquer dans cette optique l'action des facteurs climatiques sur la production d'une luzernière. Il est important dès maintenant d'introduire deux limitations à cette présentation :

— il ne s'agit pas d'une liste exhaustive des facteurs climatiques agissant sur le métabolisme carboné ; en particulier, l'action des contraintes hydriques sur la photosynthèse n'est pas évoquée ;

— nous ne prenons pas en compte ici le métabolisme azoté bien qu'il soit difficile de dissocier l'azote du carbone.

Comment peut-on concevoir un schéma de production applicable à la luzerne ?

Nous avons adopté la démarche suivante :

— Dans un premier temps, l'étude de l'organogénèse, ou rythme de génération des organes (une feuille accompagnée de son entre-nœud). A un instant donné, quelle est la quantité d'ébauches d'organes existant sur un méristème ?

— Ensuite, l'étude du carbone disponible, résultant de la photosynthèse et de la respiration pour savoir de quelle masse de carbone la plante dispose pour réaliser son programme de morphogénèse.

— Enfin l'étude de la répartition des assimilats en fonction des facteurs climatiques et des facteurs internes à la plante : comment le carbone disponible va-t-il être distribué entre les différentes ébauches d'organes ?

Nous conclurons par quelques remarques sur le rythme d'exploitation à adopter pour les luzernières.

Facteurs climatiques et organogénèse

L'organogénèse est la première étape du développement d'un végétal. La régulation de ce processus semble être due à des facteurs hormonaux et trophiques. Le plastochrone ou intervalle de temps existant entre l'apparition des ébauches de deux organes successifs sur un apex peut être considéré comme la matérialisation des processus d'organogénèse. Parmi les facteurs climatiques, la température semble être le facteur dominant : il est

en effet possible d'exprimer le plastochrone en fonction d'une somme de température. De nombreux travaux existent sur ce sujet. Les mesures des plastochrones, trop difficiles à effectuer sont souvent remplacées par celles des phyllochrones, notion plus délicate à interpréter car étant déjà l'expression de processus de développement et de distribution d'assimilats. Signalons en outre que l'observation d'apex de luzerne fait apparaître, au cours d'une période de végétation, un nombre d'ébauches largement supérieur à celles qui expriment effectivement leur potentiel de croissance.

Facteurs climatiques et carbone disponible

La quantité de carbone disponible par jour est égale à la somme algébrique du carbone fixé par le processus de photosynthèse pendant la phase diurne et du carbone perdu par les processus de respiration pendant la phase nocturne :

soit

$$[\text{Carbone disponible}]_{24 \text{ h}} = [\text{Respiration}]_{\text{jour}} - [\text{Photosynthèse nette}]_{\text{nuit}}$$

Les facteurs climatiques ont des effets spécifiques sur chacun des termes de ce bilan.

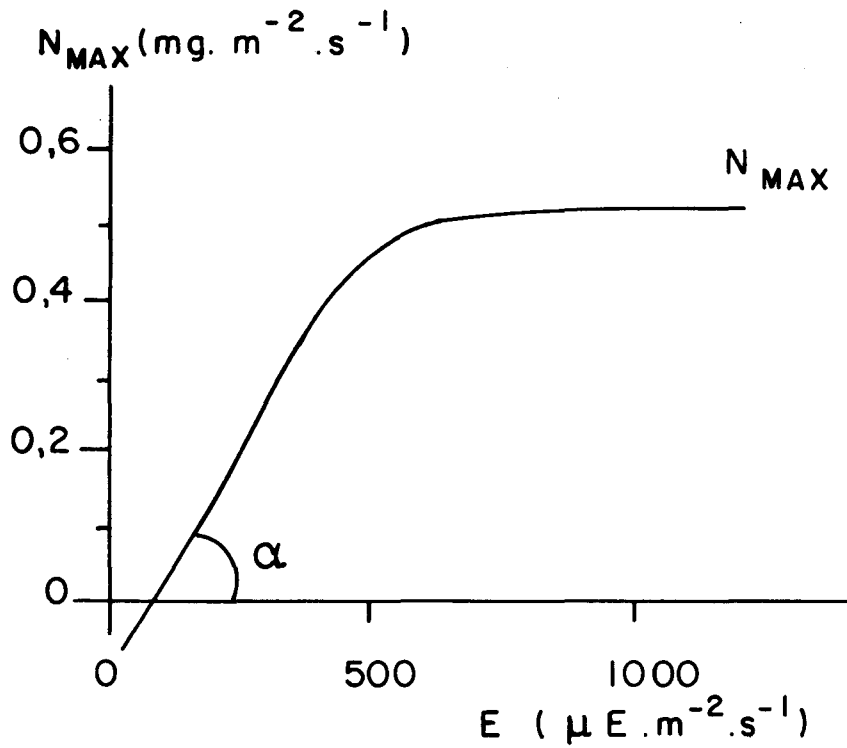
Cas de la photosynthèse

La photosynthèse d'une culture est le résultat de la photosynthèse élémentaire du capteur feuille et de l'agencement spatial de ce capteur au sein de la culture :

— Réponse intrinsèque de la feuille

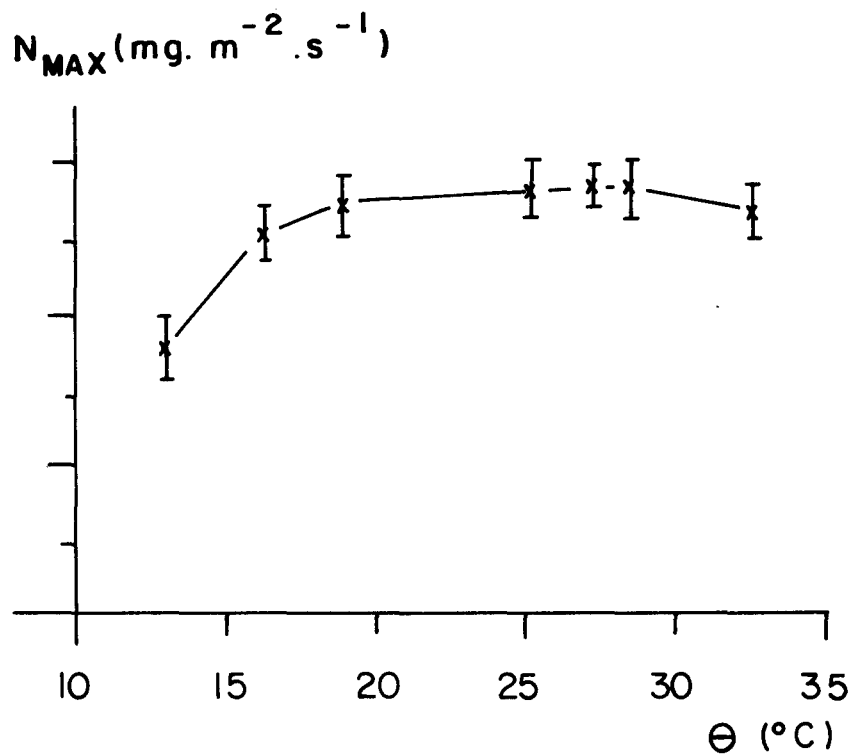
Le facteur climatique principal est le rayonnement photosynthétiquement actif. Les courbes N(E) de la photosynthèse nette en fonction du rayonnement, symbolisées en figure 1, peuvent être caractérisées par :

FIGURE 1
 COURBE DE PHOTOSYNTHÈSE NETTE N
 EN FONCTION DU RAYONNEMENT E



- un plateau N_{max} pour les éclairagements forts ($E > 650 \mu\text{mole. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), la valeur de ce plateau étant en moyenne de $0,55 \text{ mg m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;
- une variation linéaire aux éclairagements faibles, caractérisée par une pente α .

FIGURE 2
 VARIATION DU POTENTIEL MAXIMUM DE PHOTOSYNTHÈSE
 AVEC LA TEMPÉRATURE

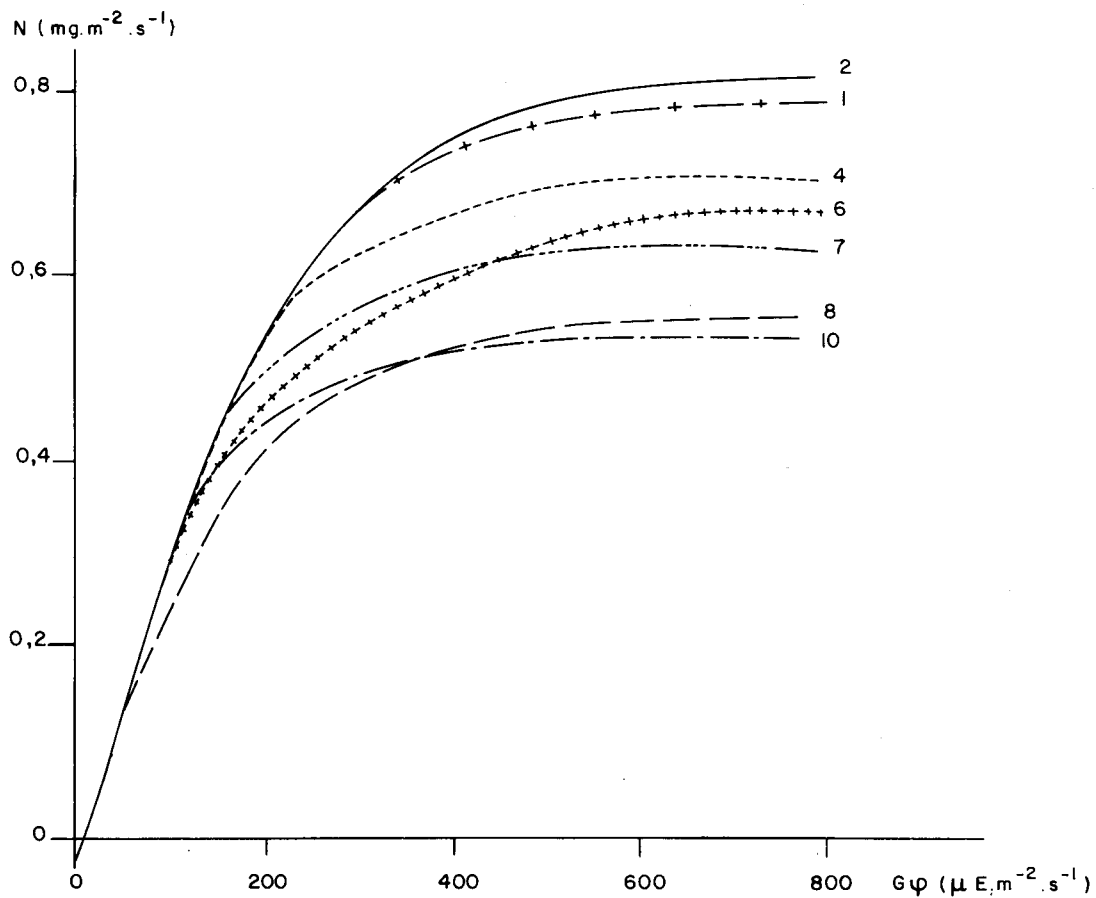


L'ensemble des paramètres climatiques, autres que le rayonnement, vont intervenir comme des perturbations sur les courbes $N(E)$ décrites précédemment.

La figure 2 représente la variation du palier N_{max} en fonction de la température. Ce palier N_{max} est pratiquement indépendant de la tempéra- 117

FIGURE 3
RÉPONSE PHOTOSYNTHÉTIQUE SUIVANT L'ÂGE
DE LA FEUILLE
(D'après J.C. RODE)

1, 2 ... 10 : numéros d'ordre des feuilles en comptant à partir de l'apex



ture de 15 à 30°C. La pente α est indépendante de la température. La figure 3 illustre, pour une température donnée, l'effet de l'âge des feuilles sur la réponse photosynthétique.

L'âge joue surtout sur N_{\max} et très peu sur la pente α . Dans le cas d'une végétation dense, les feuilles jeunes sont au sommet, donc à plein éclairage (N_{\max}) ; les feuilles âgées, au sein de la végétation et donc faiblement éclairées, se trouvent sur la pente mais fonctionnent comme si elles étaient des feuilles jeunes peu éclairées.

L'âge des feuilles n'est donc pas un facteur très important dans le cas d'une luzerne.

— *Réponse de la culture*

Deux paramètres vont conditionner la réponse de la culture :

- la surface foliaire développée par la culture (If en m^2 feuille/ m^2 sol),
- la structure de la culture (inclinaison des feuilles, taux de recouvrement des feuilles...).

Pour une surface foliaire donnée, le rayonnement intercepté par la culture illustre bien le rôle de la structure du couvert.

La figure 4 représente la variation de l'efficience d'interception (rayonnement intercepté/rayonnement incident) en fonction de l'indice foliaire, ceci pour les différentes repousses au cours d'une même année.

On peut signaler deux faits importants :

— Pour un même indice foliaire, le numéro de la repousse n'a pas d'effet. Vis-à-vis du rayonnement, la structure de la luzerne est donc la même au printemps et en automne (GOSSE et al. 1982).

— Le maximum d'interception, de l'ordre de 95 %, est obtenu pour un indice foliaire de 3,0. Les différentes repousses peuvent cependant différer par la vitesse d'évolution de l'indice foliaire en fonction du temps. On remarque, figure 5, que l'indice foliaire obtenu en fin de repousse est supérieur à 3 quelque soit le numéro de la repousse. Par contre, la vitesse d'établissement cette surface est plus rapide pendant les repousses d'été (en

FIGURE 4
VARIATION DE L'EFFICIENCE D'INTERCEPTION
AVEC L'INDICE FOLIAIRE

Efficienc d'interception

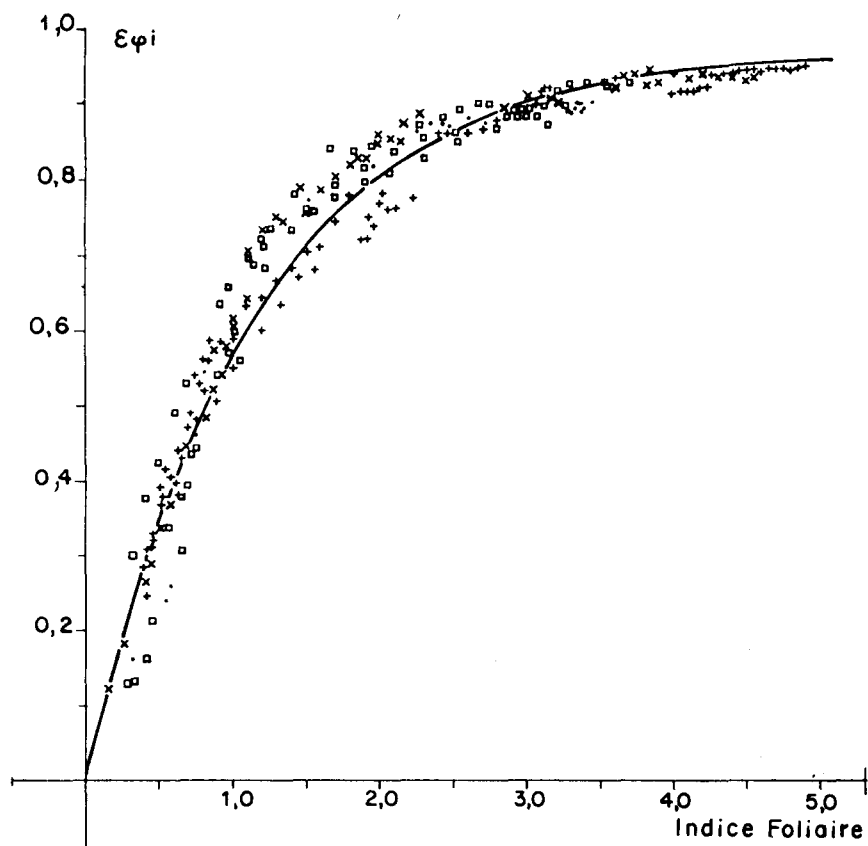
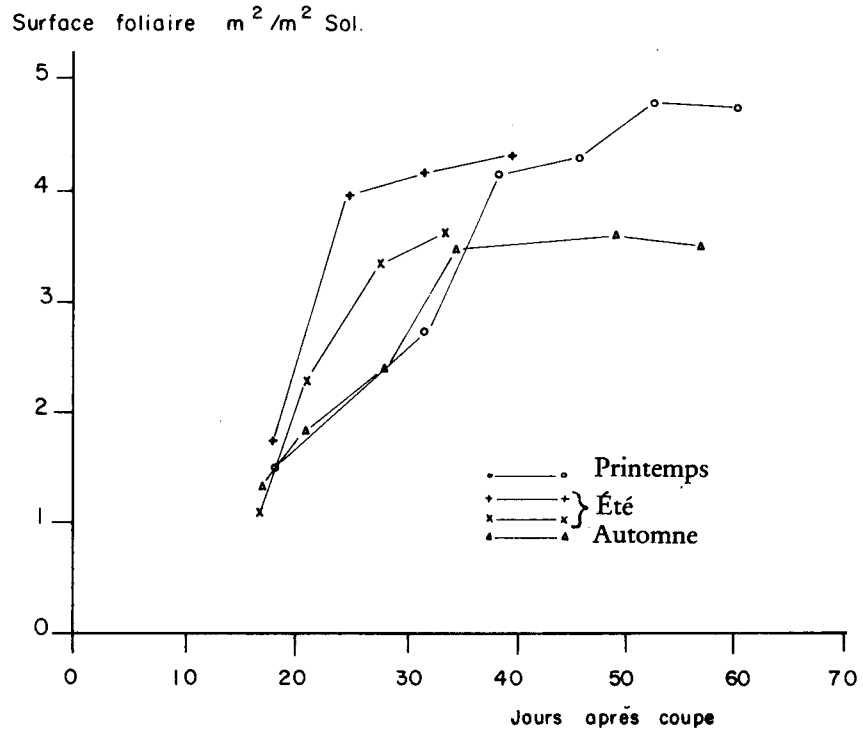


FIGURE 5
ÉVOLUTION DE LA SURFACE FOLIAIRE DE LA LUZERNE

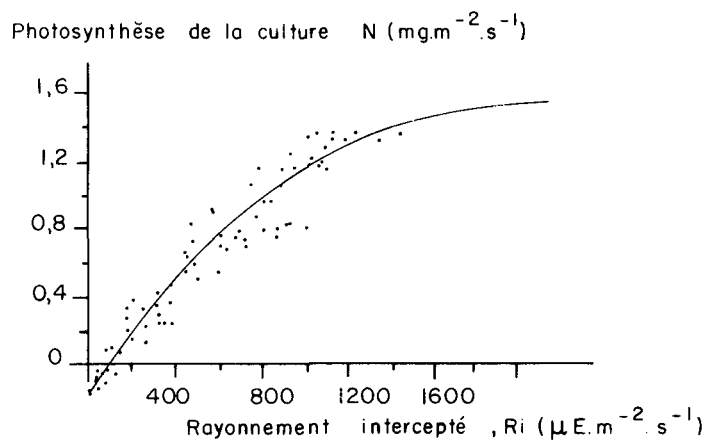


absence de déficit hydrique) que pendant les repousses de printemps et d'automne.

Il existe différentes manières de représenter la photosynthèse d'une culture :

— photosynthèse en fonction du rayonnement avec l'indice foliaire en paramètre ;

FIGURE 6
PHOTOSYNTHÈSE DE LA LUZERNE EN FONCTION
DU RAYONNEMENT INTERCEPTÉ



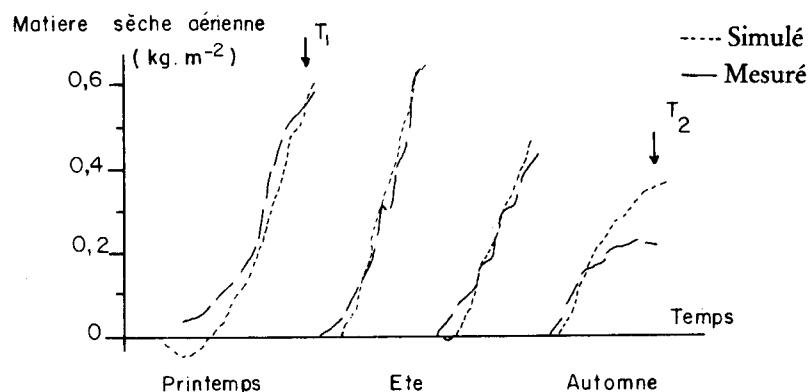
— photosynthèse en fonction du rayonnement intercepté, intégrant d'une part le rayonnement incident et d'autre part l'indice foliaire.

Nous avons choisi la seconde solution, plus synthétique. La figure 6 représente l'évolution de la photosynthèse d'une culture de luzerne, en fonction du rayonnement intercepté défini ci-avant, pour les différentes pousses ou repousses de l'année. Compte tenu, d'une part des faibles sensibilités de la réponse de la feuille à certains paramètres climatiques (température notamment) et d'autre part de la structure similaire de la luzernière entre le printemps et l'automne, on obtient une courbe unique de la photosynthèse en fonction du rayonnement intercepté.

Cas de la respiration

Nous avons retenu le schéma élaboré par Mac CREE pour expliquer les processus de respiration :

FIGURE 7
CONFRONTATION DES MATIÈRES SÈCHES AÉRIENNES
DE LUZERNE MESURÉES ET CALCULÉES À PARTIR DU BILAN
DE CARBONE



$$\text{Respiration} = \underset{\text{RM}}{\text{Respiration de Maintenance}} + \underset{\text{RC}}{\text{Respiration de Croissance}}$$

$$\text{avec RM} = a(\theta) \times \text{M.S. totale}$$

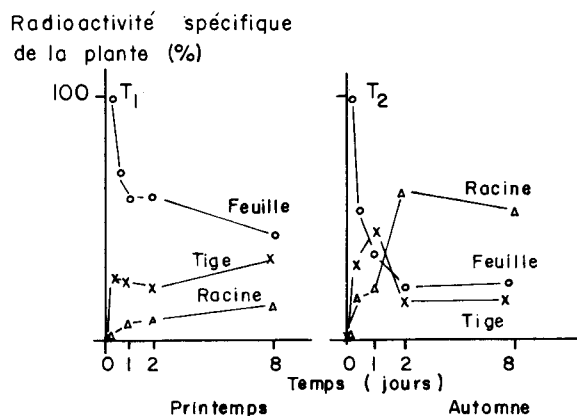
$$\text{et RC} = b \times [\text{Photosynthèse du jour}]$$

La respiration sera donc fonction de la température θ , du stade de végétation, de la photosynthèse du jour et de la nature des produits formés (glucides, protéines).

La part de la respiration dans le bilan de carbone sera de 10 à 30 % suivant les conditions ci-dessus.

Les paramètres que nous venons d'envisager concernent le bilan de carbone instantané. Pour obtenir une production de matière sèche, il faut intégrer ce bilan sur des périodes de temps correspondant à la période de végétation.

FIGURE 8
DEVENIR DES ASSIMILATS SELON L'ORGANE ET LA SAISON
(D'après E. JOLIVET)



L'intérêt d'une telle démarche est de comparer la matière sèche aérienne produite à la masse de carbone globalement fixée pendant la même période de temps. La figure 7 confronte ces deux approches pour les différentes pousses ou repousses d'une luzerne au cours d'une année.

On constate :

— la bonne concordance qui existe sur les trois premières pousses avec néanmoins un déficit de carbone en début de croissance et un excédent à la fin ;

— la divergence qui existe entre les deux approches sur la repousse d'automne où l'on observe un large excédent de carbone.

Les hypothèses suivantes d'utilisation ou de formation des réserves ont été établies pour expliquer ces différences :

Excédent de carbone → Mise en réserve

Déficit de carbone → Mobilisation des réserves.

Une confirmation de ces résultats a été obtenue par marquages au C^{14} au printemps et à l'automne (repérés par T1 et T2 en figure 7) sur une culture pleinement développée (GOSSE et al. 1981).

La figure 8 représente le devenir des assimilats marqués selon les différents organes :

— au printemps, les assimilats marqués sont distribués en majeure partie vers les parties aériennes et notamment les tiges ;

— à l'automne, nous avons un comportement inverse avec une répartition importante vers les racines. On peut signaler aux temps 12 h et 24 h le rôle de transfert que jouent les tiges.

Ces différents résultats nous ont amené à moduler les hypothèses sur les réserves avancées par DEMARLY (1957). De même, des mesures directes de matière sèche racinaire (0-30 cm) ont fait apparaître une évolution allant de 180 g/m² au printemps à 310 g/m² à l'automne. En effet, il semble que l'on puisse raisonner le transfert des réserves en fonction des conditions climatiques en termes d'offre et de demande en carbone.

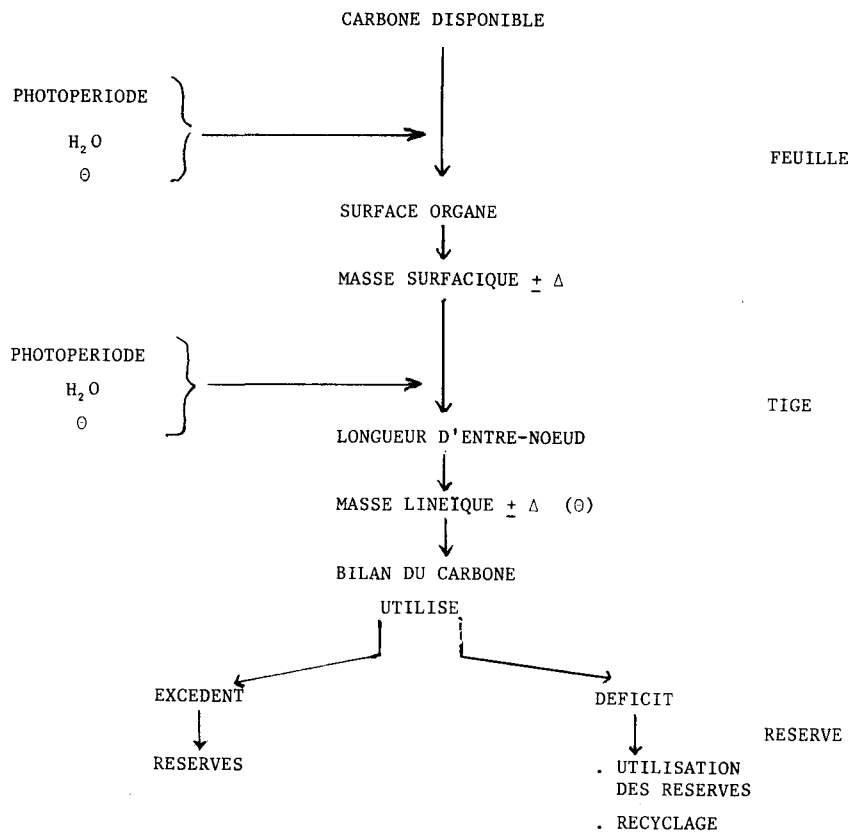
Facteurs climatiques et répartition du carbone entre les différents organes

Les résultats exposés, des travaux antérieurs (GUY 1971) et des études récentes menées à HURLEY G.R.I. (SHEEHY 1979) nous ont conduit à proposer un modèle de répartition du carbone suivant les différents organes de la plante, notamment feuille, tige, racine. La figure 9 représente le modèle proposé qui est un modèle à deux niveaux :

— définition d'une hiérarchie dans la réalisation du système végétatif de la plante avec, par ordre de priorité, les feuilles, les tiges puis éventuellement les réserves racinaires ;

— pour chacune des étapes proposées précédemment, définition d'un potentiel d'élongation des organes déterminé par les facteurs climatiques instantanés et par le rythme interne de la plante induit par des facteurs saisonniers (photopériode).

FIGURE 9
FACTEURS CLIMATIQUES ET RÉPARTITION DU CARBONE
DANS LES DIFFÉRENTS ORGANES DE LA LUZERNE



La réalisation de ce programme est sous la dépendance du carbone disponible (photosynthèse et/ou réserve).

Cas des feuilles

Le rôle des facteurs climatiques et saisonniers sur l'établissement de la surface foliaire est faible. En effet, il semble exister des compensations entre l'action sur la longueur et celle sur la largeur des feuilles. On peut néanmoins dégager les actions suivantes :

- un régime de jours longs provoque un allongement plus rapide des feuilles mais par contre l'extension en largeur est réduite (GUY 1971) ;
- la température accélère l'établissement de la surface foliaire dans une gamme allant de 10 à 28°C environ ; au-delà, il semble qu'elle devienne un facteur limitant (WOLF, ROBINSON et MASSENGALE, 1968, BLASER, 1972 et SHEEHY, 1979) ;
- une contrainte hydrique réduit l'extension des surfaces, et ceci plus rapidement qu'elle n'affecte les processus de photosynthèse.

Cas des tiges

L'allongement des entre-nœuds est le facteur prépondérant de la variabilité de production entre les différentes pousses d'une année (figure 10). Cet allongement est favorisé par un régime de jours longs. Cette action de la photopériode peut être corrélée au processus de la mise à fleur.

Pour une même photopériode, la température va jouer sur la vitesse de réalisation de ce potentiel d'élongation (corrélation positive) alors que la contrainte hydrique jouera comme un élément de blocage de l'élongation.

Les travaux de SHEEHY (1979) ont bien montré ces deux types d'actions sur l'élongation des entre-nœuds (figure 11).

La discussion concernant la gestion des réserves se fera donc essentiellement autour de la satisfaction du potentiel d'élongation des entre-nœuds :

FIGURE 10
 VARIABILITÉ DE LA COMPOSITION MORPHOLOGIQUE
 DES POUSES DE LUZERNE

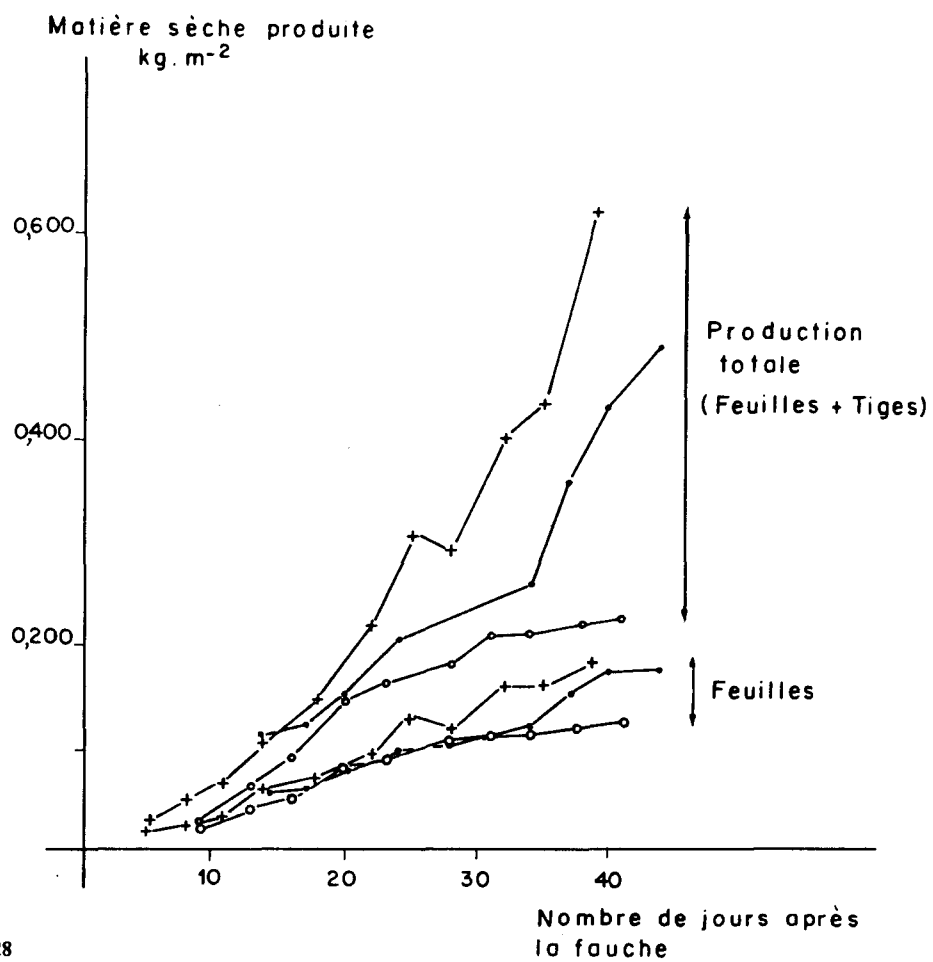
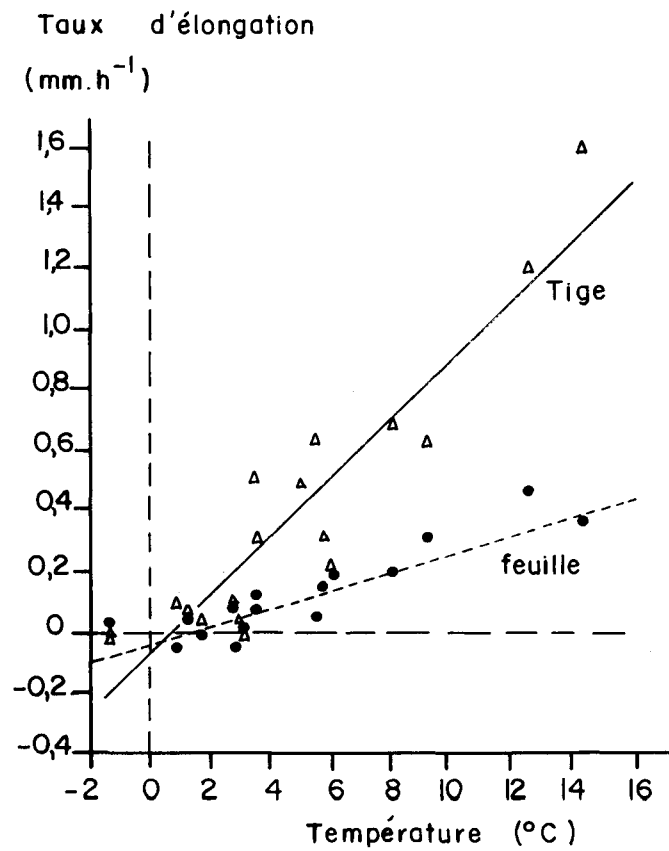


FIGURE 11
EFFET DE LA TEMPÉRATURE SUR LA VITESSE D'ÉLONGATION
DES ENTRE-NŒUDS DE LA LUZERNE
(D'après Sheehy et al.)



— la demande en carbone est fonction, pour une photopériode donnée, de la température et de la contrainte hydrique ; cette demande élémentaire est à multiplier par le nombre de tiges par pivot ;

— l'offre en carbone : deux éléments sont importants à intégrer :

a) le stock potentiel de carbone (photosynthèse + masse de réserve), lequel est fonction du rayonnement instantané (photosynthèse) et de l'histoire de la plante (masse de réserves) ;

b) le flux de carbone disponible, fonction des conditions de température du sol et d'alimentation azotée de la plante.

Application à la conduite de l'exploitation d'une luzernière

Cas d'une pousse de printemps

Lorsque l'hiver a été doux, avec présence de rosettes de feuilles générées au cours de l'hiver, au printemps, la demande en élongation est faible (photopériode de type jour court, température faible), la surface foliaire présente peut suffire à satisfaire les besoins en carbone de la plante. Une exploitation précoce est possible.

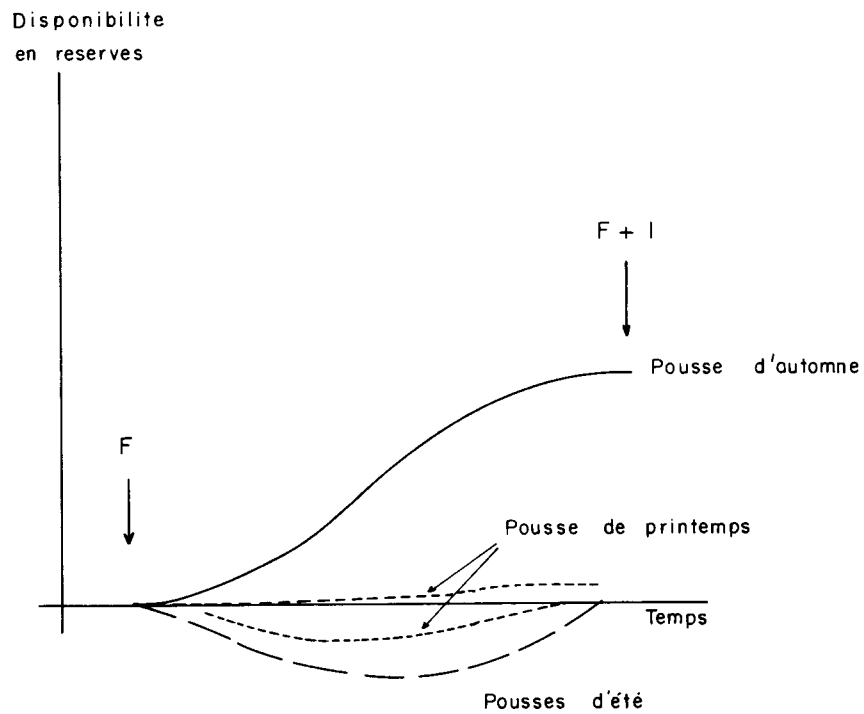
En cas d'hiver rigoureux avec destruction des parties aériennes par l'action du gel, avec un redémarrage de printemps tardif mais rapide, les besoins en carbone ne peuvent être alors assurés que grâce aux réserves ; la première pousse de la luzerne s'apparente plutôt aux repousses d'été.

Cas des pousses d'été

En absence de stress hydrique, les démarrages d'été sont intenses et coûteux en carbone, compte tenu d'une photopériode et d'une température favorables. Nous avons dans ce cas le schéma typique décrit par DEMARLY avec les conséquences du rythme d'exploitation trop rapide qui en découlent.

Le stress hydrique, selon son intensité et le moment où il se situe peut bloquer soit le redémarrage (après une fauche), soit la croissance aérienne, essentiellement la croissance des entre-nœuds, et ainsi provoquer des mises en réserves.

FIGURE 12
ÉVOLUTION DES RÉSERVES DE LA LUZERNE
EN FONCTION DE LA POUSSE



Cas de la repousse d'automne

L'action de la photopériode semble être le facteur le plus important, bloquant l'élongation des entre-nœuds ; le coût en carbone de ce redémarrage est faible. La photosynthèse reste active et nous avons une mise en réserve intense au cours de cette repousse.

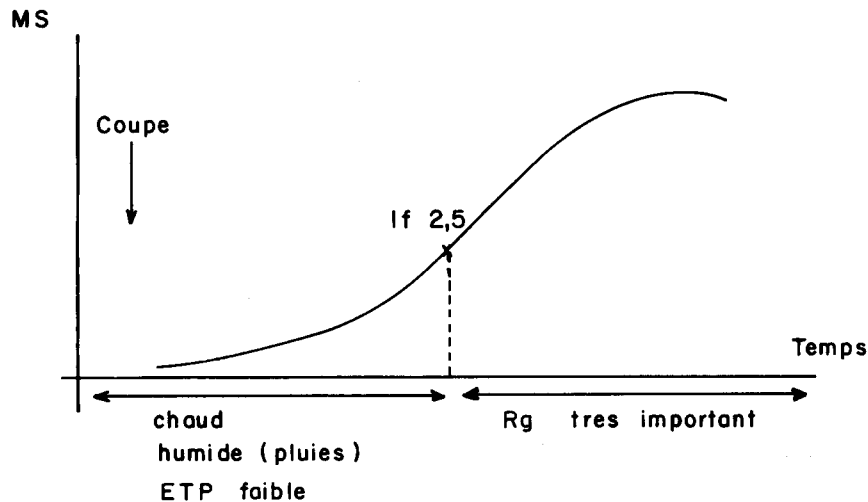
Des mesures effectuées depuis plusieurs années font apparaître une disparition de ces réserves pendant les premiers mois de l'hiver. Que deviennent-elles et pourrait-on les récupérer ? La figure 12 représente les différentes possibilités de l'évolution des réserves en fonction du numéro de la pousse.

CONCLUSION

A long terme, pourra-t-on augmenter, grâce à des travaux de sélection, la période de végétation de la luzerne ?

A court terme, la séquence climatique la plus favorable nous semble être la suivante (figure 13) :

FIGURE 13
SCHÉMATISATION DE LA SÉQUENCE CLIMATIQUE
FAVORABLE À LA REPOUSSE D'UNE LUZERNE



— pour le redémarrage après la coupe, un temps chaud et humide avec une faible évaporation potentielle ;

— en fin de repousse, lorsque l'indice foliaire If est supérieur à 2,5 : un rayonnement important.

G. GOSSE*, M. CHARTIER*,
G. LEMAIRE** et P. GUY***.

* *Laboratoire de Bioclimatologie, C.N.R.A. Versailles.*

** *Station Agronomie Angers — Antenne Expérimentale de Lusignan, I.N.R.A.*

*** *Station Amélioration des Plantes Fourragères, Lusignan, I.N.R.A.*

Avec la collaboration technique de
M. LAURANSOT*, S. MEUSNIER*
et J.P. TERRASSON**.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

DEMARLY (1957) : « Biologie et exploitation de la luzerne », *Ann. Amélior. Plantes*, 3, 247-272.

GOSSE G., CHARTIER M., VARLET GRANCHER C. et BONHOMME R. (1982) : « Interception du rayonnement utile à la photosynthèse chez la luzerne : variations et modélisation », à paraître, *Agronomie*.

GOSSE G., CHARTIER M., MAUGET C., FIALA V. et BETHENOD O. (1981) : « Net CO₂ exchange and dry matter production of alfalfa », *OECD Conference Ettlingen*, octobre 1981.

GUY P., BLONDON F. et DURAND J. (1971) : « Action de la température et de la durée d'éclairement sur la croissance et la floraison de deux types éloignés de luzerne cultivée », *Ann. Amélior. Plantes*, 21-4, 409-422.

ROBINSON G. et MASSENGALE M. (1968) : « Effect of harvest management and temperature on forage yield, root carbohydrates, plant density and leaf area relationships in alfalfa », *Crop Science*, 8, p. 147-151.

SHEEHY J.E., WOODWARD F.J., JONES M.B. et WINDRAM A., (1979) : « Microclimate photosynthesis and growth of lucerne. I — Microclimate and photosynthesis », *Annals of Botany*, 44, 693-707.

WOLF D. et BIASER R. (1972) : « Growth rate and physiology of alfalfa influenced by canopy and light », *Crop Science*, 12, pp. 23-26.