

Intérêt prévisionnel des points végétatifs chez le trèfle blanc

F. Vertès, J.C. Simon, L. Le Corre

La variabilité de comportement du trèfle blanc au sein des associations est l'un des principaux facteurs limitant leur utilisation agricole (Laidlaw, 1990). Le taux de trèfle d'une parcelle varie entre saisons, entre années, sans compter la variabilité au sein de la parcelle (Vertès et Simon, 1991). Prédire la dynamique de végétation des prairies mixtes est donc un objectif important. Cette dynamique résulte notamment de la compétition entre les deux espèces, pour la lumière (Simon et al., 1989) et pour la nutrition (eau, minéraux).

La biomasse de trèfle peut s'exprimer comme le produit du nombre de ramifications par la masse unitaire des ramifications, celles-ci étant engendrées par des "points végétatifs" (growing-points des anglo-saxons).

Nous avons donc étudié les relations entre nombre de points végétatifs (PV) et biomasse sur un ensemble multilocal et pluriannuel d'expérimentations, menées à l'échelle du peuplement végétal :

— effets de l'azote et de la date de dernière coupe (observations réalisées à Trévarez (Finistère) en 1986 et 1987, en pâturage tournant),

MOTS CLÉS

Association végétale, compétition, dynamique de la végétation, gestion des prairies, morphogénèse, piétinement, prévision, production fourragère, trèfle blanc.

KEY-WORDS

Competition, forage production, morphogenesis, pasture management, plant association, prediction, sward dynamics, trampling, white clover.

AUTEURS

Station d'Agronomie, I.N.R.A., 4, rue de Stang Vihan, F-29000 Quimper.

— effets de l'azote et du mode d'exploitation (fauche, pâturages tournant et continu) sur différentes variétés de trèfle associé (Trévarez, 1990),

— effets du piétinement des bovins (expérimentations conduites à Kerbernez (Finistère) en 1987 et 1988 ; VERTÈS et al., 1988 ; VERTÈS, 1989).

Les données incluent les caractéristiques morphologiques des plantes mesurées lors de cinétiques de croissance ou en fin de repousse.

Types de ramifications

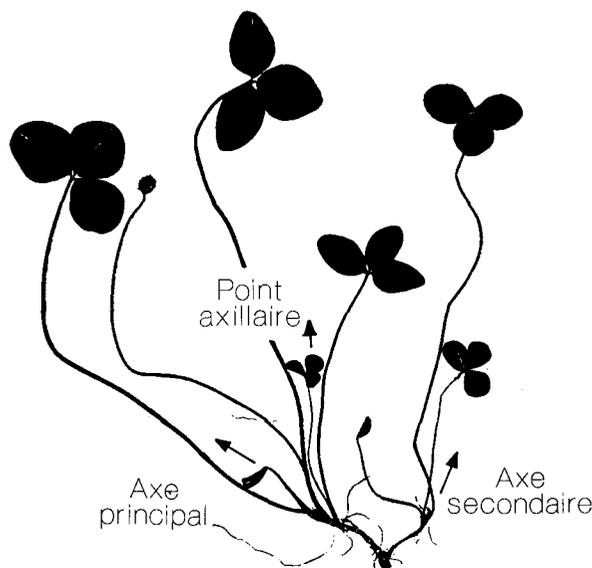


FIGURE 1 : Morphologie des trois types de ramifications

FIGURE 1 : Morphology of the three ramification types

Une ramification, ou axe selon la terminologie précisée ci-dessous, est composée d'un ou de plusieurs phytomères (entre-nœud + feuille + bourgeon axillaire + racines), dont la morphologie est très variable (figure 1). Trois types de ramifications sont définies (SIMON et al., 1989), très proches de la description de THOMAS (1987) :

— les axes principaux, en croissance active (récente élongation du stolon),

— les axes secondaires, ramifications de plus de 2 cm dont les entre-nœuds restent généralement courts,

— les points axillaires, dont au moins une feuille est entièrement dépliée mais sans élongation de stolon.

Les deux types d'axes sont parfois rassemblés en une seule classe (ARREGUI, 1990).

Morphogénèse des points végétatifs

L'émission des feuilles et des ramifications a été étudiée dans différentes conditions de compétition, en peuplements pur et associé, exploités en fauche (SIMON et al., 1989). Les parties souterraines des plantes (stolons enterrés et racines) ne sont pas perturbées.

• Hors compétition pour la lumière

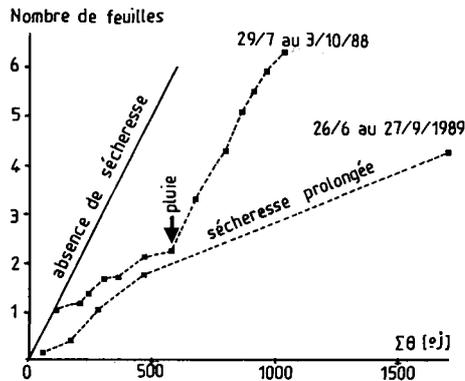


Figure 2

FIGURE 2 : Effet d'un stress hydrique sur le rythme d'apparition des feuilles, en absence de compétition pour la lumière

FIGURE 2 : Water stress effects on leaf appearance rate, in absence of competition for light

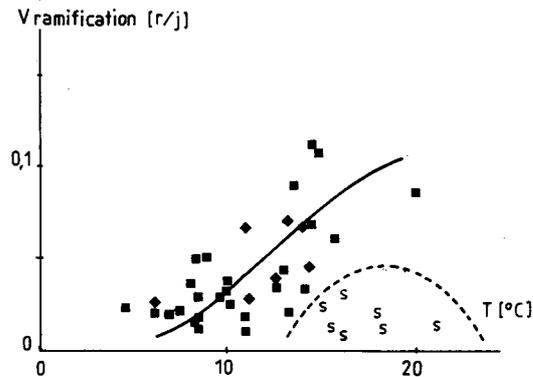


Figure 3

FIGURE 3 : Relation entre le taux de ramification des stolons et la température moyenne de l'air (20 plantes marquées ; mêmes conditions que figure 2). Les points s correspondent aux suivis réalisés en période de sécheresse

FIGURE 3 : Relationship between stolon branching rate and mean air temperature (20 marked plants, same conditions as in figure 2). Points s those of observations made during drought

Dans un peuplement pur de deux ans, bien implanté, 20 stolons ont été bagués et maintenus à la lumière en rasant le couvert à la périphérie. En l'absence de facteurs limitants, le rythme d'émission des feuilles est lié à la température (SIMON et al., 1989), avec un phyllochrone de 100 degrés-jours.

Un stress hydrique ralentit la vitesse d'émission des feuilles (figure 2). La reprise de la croissance après une sécheresse limitée se fait au même rythme qu'en absence de sécheresse. En revanche, la vitesse de ramification du trèfle paraît ne pas dépendre uniquement de la température (figure 3).

• En situation de compétition pour la lumière

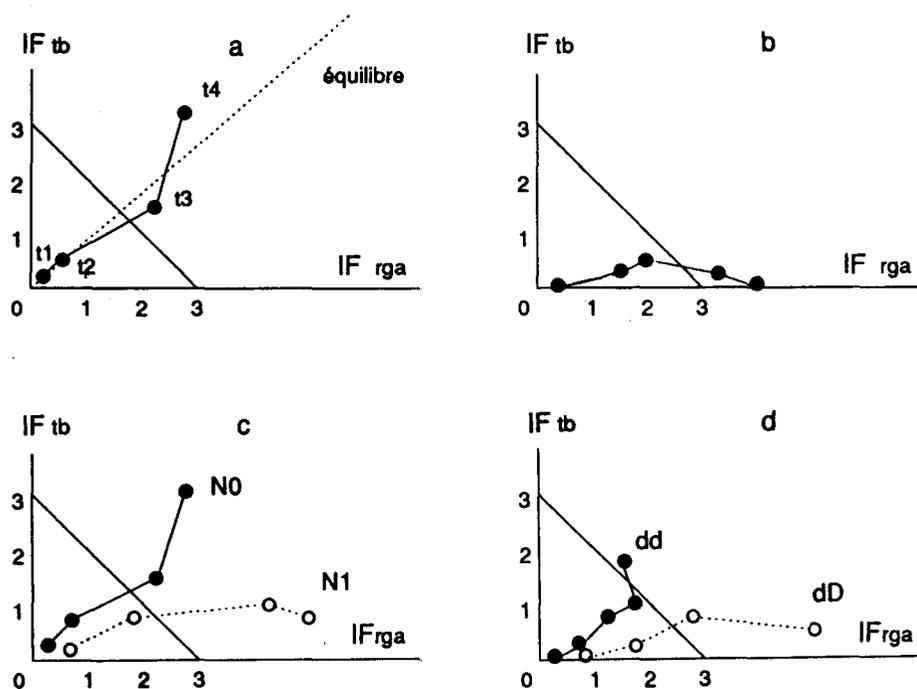


FIGURE 4 : Evolution au cours d'une repousse (t1 à t4) des indices foliaires respectifs du trèfle blanc (IF_{tb}) et du ray-grass anglais (IF_{rga}) : a) association en équilibre, b) association semée tard en automne, c) association fertilisée ou non (N0 et N1 : 0 et 80 kg N/ha à l'implantation), d) effet des densités de semis (dd = normale, dD = normale pour le trèfle et forte pour le ray-grass)

FIGURE 4 : Evolution of clover and ryegrass leaf area indices with time (t1 to t4) in : a) a stable mixture, b) late Autumn sown mixture, c) mixture with (N1) or without (N0) application of 80 kg N/ha at sowing time, d) effect of seeding density (dd = normal, dD = normal for clover, high for grass)

Le trèfle en culture pure montre un ralentissement de la vitesse d'émission des feuilles et un arrêt de la ramification dès que l'indice foliaire atteint la valeur 3 (valeur également critique pour le tallage des graminées). Cette constatation est valable pour les trois types de points végétatifs (SIMON et al., 1989).

En association, ce sont les conditions de croissance qui déterminent l'installation des deux espèces en deçà de l'indice foliaire 3-4 (couvert non fermé). Au delà de cet indice, le tallage et la ramification cessent, et l'on observe un ralentissement du renouvellement des feuilles. Quand l'association atteint l'indice foliaire 3, c'est l'espèce qui a l'indice foliaire le plus élevé qui reste dominante sur toute la durée de la repousse (figures 4a à 4d).

Les différences d'optimum de croissance en interaction avec les facteurs climatiques peuvent entraîner un rééquilibrage d'une repousse sur l'autre, ou au contraire la régression de l'une ou l'autre des espèces. Enfin, dans un peuplement pâturé, l'indice foliaire n'est jamais homogène dans l'espace (il varie couramment de 1 à 8 avant l'entrée des animaux dans un pâturage tournant), ce qui rend complexe la prévision des phénomènes de compétition.

Quelles relations entre biomasse et morphologie ?

• Intérêt explicatif du nombre de points végétatifs

La figure 5 présente l'ensemble des observations réalisées en 1988 sur 4 sites en parcelles agricoles pâturées (chargement de 50% supérieur à la normale pour étudier l'impact sur le sol du piétinement par les bovins à la mise à l'herbe). Malgré la disparité des situations, la relation observée entre le nombre d'axes principaux et la biomasse est assez stable. **Les relations entre le nombre d'axes principaux et la biomasse présente à une repousse sont très étroites mais varient avec la saison (figure 6).** La pente de la droite de régression augmente de la première à la seconde repousse de printemps : les masses unitaires des axes principaux sont légèrement supérieures, car les conditions de croissance sont alors plus favorables, et simultanément la pression de compétition sélectionne les axes les plus vigoureux. De même, à une date donnée, la pente de la droite de régression est plus forte en prairie fauchée qu'en parcelle pâturée.

Les relations entre le nombre total de ramifications et la biomasse en fin de repousse varient de façon encore plus accentuée avec la saison (figure 7). Le nombre total de points végétatifs diminue en même temps que leur masse unitaire augmente, ce qui traduit la plasticité du couvert. En conditions optimales de croissance (fin de printemps), la production de surface foliaire par les deux espèces est maximale pour assurer la nutrition carbonée (grandes feuilles). Avec les conditions

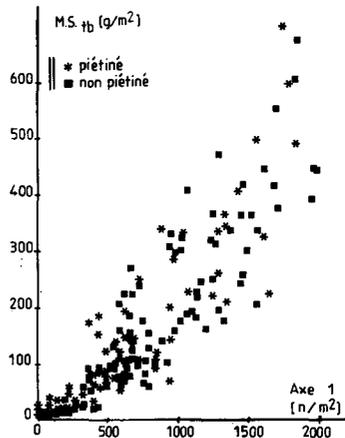


Figure 5

FIGURE 5 : Relation entre le nombre d'axes principaux et la biomasse aérienne du trèfle (4 sites d'observation : 2 en Sud-Finistère sur granite, 1 en Centre-Finistère sur schiste et 1 en Ille-et-Vilaine sur limon)

FIGURE 5 : Relationship between the number of main axes and the biomass of clover leaves (4 observation sites : 2 on granitic soils in Finistère, 1 on schists in Central-Finistère, 1 on loamy soil in Ille-et-Vilaine)

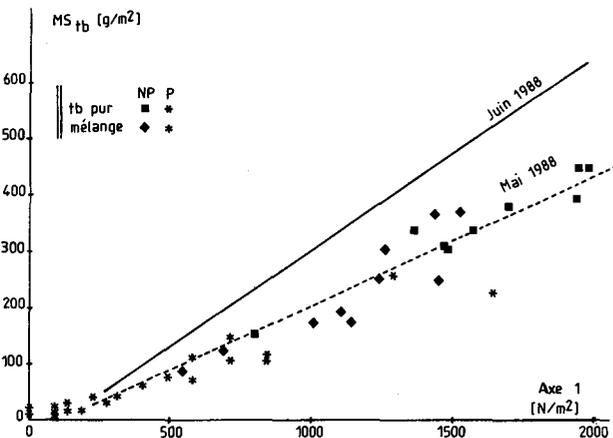


Figure 6

FIGURE 6 : Evolution avec les saisons de la relation entre le nombre d'axes principaux et la biomasse aérienne (les points expérimentaux de juin ne sont pas positionnés pour plus de clarté)

FIGURE 6 : Seasonal evolution of the relationship between the number of main axes and clover leaf yield (the points for June are not marked, for clarity's sake)

hydriques limitantes de l'été, la masse unitaire des ramifications diminue à nouveau, tandis que leur apparition est elle aussi freinée : ralentissement des émissions de nouvelles feuilles ou ramifications (figures 2 et 3).

La différence de pente entre les deux repousses de printemps (figure 7) est plus nette chez le trèfle pur (droite 4 comparée aux droites 1 et 2) que chez le trèfle associé (droite 3 comparée aux droites 1 et 2). La compétition intraspécifique, supérieure à l'interspécifique, sélectionne les axes les plus vigoureux, ce qui correspond à la stratégie K décrite par HARPER (1967). La légère supériorité du trèfle pur peut aussi exprimer des conditions de croissance plus favorables en monoculture (biomasse totale un peu supérieure à celle de l'association).

L'effet de la variété de trèfle est très significatif sur la relation entre biomasse et nombre de points végétatifs. On retrouve par exemple un classement attendu entre les variétés S184 (type sauvage), Huia (Hollandicum) et Olwen (Ladino),

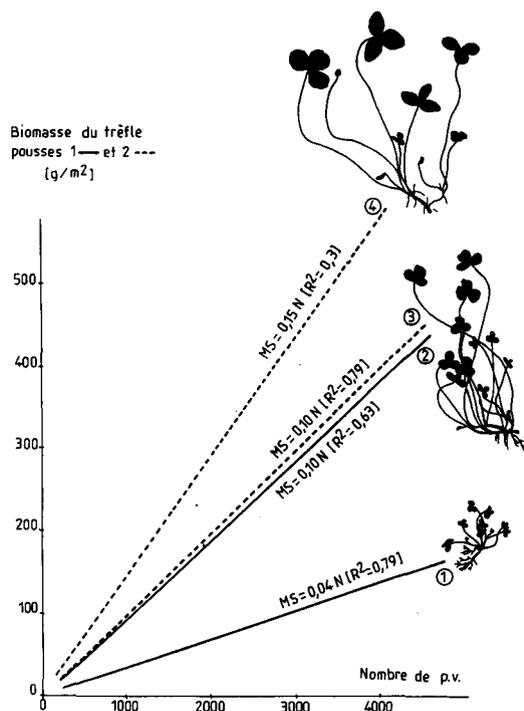


Figure 7

FIGURE 7 : Relation entre le nombre total de points végétatifs et la biomasse foliaire lors de 2 repousses de printemps :

- 1 = repousse 1, trèfle piétiné, pur ou associé,
- 2 = repousse 1, trèfle non piétiné, pur ou associé,
- 3 = repousse 2, trèfle associé piétiné ou non,
- 4 = repousse 2, trèfle pur piétiné ou non

FIGURE 7 : Relationship between the total number of growing points and the biomass of clover leaves, during two Spring regrowths :

- 1 = regrowth 1, clover, pure or in mixture, trampled
- 2 = regrowth 1, clover control, pure or in mixture,
- 3 = regrowth 2, mixed clover, with or without trampling,
- 4 = regrowth 2, pure clover, with or without trampling

FIGURE 8 : Incidence du type morphologique du trèfle (S184 à petites feuilles ; Huia, type Hollandicum ; Olwen, type Ladino) sur la relation entre biomasse et nombre de points végétatifs (comparaisons pour une même saison)

FIGURE 8 : Effects of morphologic clover type (wild, Hollandicum or Ladino) on the relationship between biomass and number of growing points (compared at the same season)

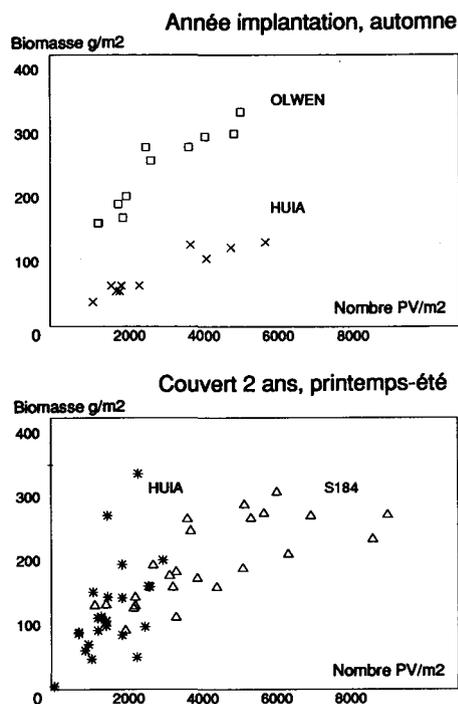


Figure 8

respectivement à petites, moyennes et grandes feuilles (figure 8). On observe cependant au bout d'un an une certaine convergence de formes entre Huia et S184 : après une année de pâturage continu par des génisses, les deux variétés ont de très petites feuilles, tandis qu'en fauche, la longueur des pétioles de S184 est à peine inférieure à ceux de Huia. La plasticité de *Trifolium repens* subsiste en partie dans les variétés sélectionnées.

Le pâturage continu intensif, de même qu'un piétinement intense ouvrant le couvert, induisent une morphologie de type "sortie d'hiver" : on observe alors de très nombreux organes de petite taille, et un pourcentage élevé de points axillaires. La pente de la régression entre biomasse et nombre de points végétatifs est faible et exprime les réponses morphogénétiques du peuplement au pâturage.

• Intérêt prévisionnel du nombre de points végétatifs

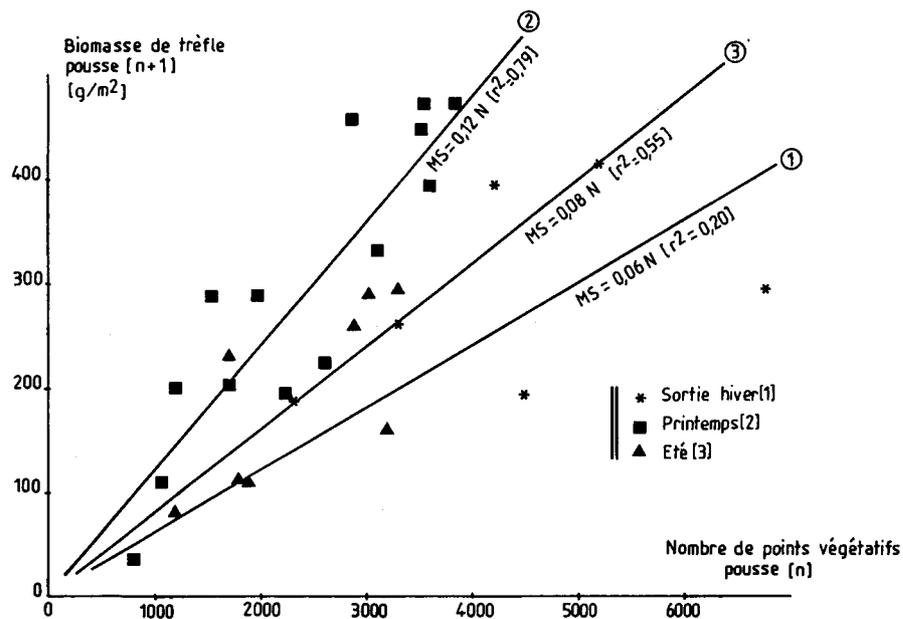


FIGURE 9 : Relation entre le nombre de points végétatifs de la repousse n et la biomasse foliaire du trèfle de la repousse n+ 1, en fonction de la saison

FIGURE 9 : Relationship between the number of growing points at the end of regrowth n and the biomass of clover leaves, at the end of regrowth n+1, according to season

La pente de la régression entre le nombre de points végétatifs à la repousse n et la biomasse produite à la repousse $n + 1$ varie avec les saisons, comme on pouvait s'y attendre, mais la corrélation s'avère hautement significative pour les repousses de printemps (figure 9). Les coefficients de corrélation sont inférieurs en été et en sortie d'hiver ; ceci peut s'expliquer en partie par la plus grande variabilité des facteurs climatiques limitants pour ces deux saisons, et en partie par un plus faible nombre de données. L'exploitation commune des résultats de plusieurs équipes est en cours et devrait permettre de pallier ces inconvénients.

Conclusions et perspectives

Les difficultés de gestion des peuplements mixtes pâturés appellent l'élaboration de critères de diagnostic permettant de prévoir la dynamique d'un couvert :

— à court terme, pour choisir en connaissance de cause l'intervention favorisant l'objectif souhaité,

— à moyen terme pour décider de l'utilisation de la parcelle.

Les corrélations exposées ici fournissent une première réponse. Elles concernent seulement la biomasse foliaire du trèfle ; un important travail reste à faire pour préciser le déterminisme d'évolution des points végétatifs (photomorphogenèse, répartition et utilisation des assimilats, etc.). Le changement d'échelle entre plantes isolées en milieu contrôlé et peuplement de terrain est ici particulièrement délicat.

Ces premières observations semblent encourager la voie de la modélisation (KILPATRICK et al., 1988), bien que le déterminisme de nombreux paramètres de croissance et de compétition reste encore à préciser. Le pourcentage des différents types de points végétatifs variant avec les saisons, il est plus judicieux, dans une optique de modélisation, de prendre en compte leur nombre total dans un premier temps. Des travaux similaires sont actuellement poursuivis à Aberystwyth et Clermont-Ferrand (DAVIES et al., 1983 ; FOTHERGILL, 1990 ; ARREGUI, 1990) et la confrontation des résultats apparaît très souhaitable (sauf si le pâturage ovin présente une trop forte spécificité).

Travail présenté aux Journées d'information de l'A.F.P.F.,
"La prairie permanente : typologie et diagnostic",
les 25 et 26 avril 1990

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ARREGUI M.C. (1990) : *Contribution à l'étude des facteurs morphogénétiques et trophiques (C, N) de la compétition dans les associations trèfle blanc - ray-grass anglais*, thèse Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand, 171 p.

- DAVIES A., EVANS M.E. (1983) : "The pattern of growth in swards of two contrasting varieties of white clover in Winter and Spring", *Grass and Forage Sci.*, 37, 199-207.
- FOTHERGILL M. (1990) : "Evaluation of new white clover varieties for less favoured areas", *FAO Meet. on white clover development*, Polcenigo (Italie), 9-12 oct. 1990.
- HARPER J.L. (1967) : "A Darwinian approach to plant ecology", *J. of Ecol.*, 55, 247-270.
- KILPATRICK D.J., LAIDLAW A.S. (1988) : "An empirical model to predict clover yield and content in cut swards", *Proc. 12th Gen. Meet. of Europ. Grassl. Fed.*, Dublin, July 4-7, 467-471.
- LAIDLAW A.S. (1990) : "Factors influencing branching of white clover stolons", *FAO Meet. on white clover development*, Polcenigo (Italy), 9-12 oct. 1990.
- SIMON J.C., GASTAL F., LEMAIRE G. (1989) : "Compétition pour la lumière et morphologie du trèfle blanc (*Trifolium repens*) : émission des feuilles et des ramifications", *Agronomie*, 9, 383-389.
- THOMAS R.G. (1987) : "The structure of the mature plant", *White Clover*, M.J. Baker and W.M. Williams ed., CAB Intern., 1-29.
- VERTÈS F., LE CORRE L., SIMON J.C., RIVIERE J.M. (1988) : "Effets du piétinement de printemps sur un peuplement de trèfle blanc pur ou en association", *Fourrages*, 116, 347-366.
- VERTÈS F. (1989) : "Effets du piétinement des bovins sur le trèfle blanc pur ou en association", *XVIème Cong. Int. des Herbages*, Nice (France), 1063-1064.
- VERTÈS F. (1990) : "Soils and white clover persistancy in grazed association", *FAO Meet. on white clover development*, Polcenigo (Italy), 9-12 oct. 1990.

RÉSUMÉ

La prévision du comportement du trèfle dans une prairie pâturée est un enjeu important pour l'introduction des associations dans les systèmes fourragers. L'étude de l'évolution des caractéristiques morphologiques peut fournir des éléments de diagnostic (effets de l'azote, du piétinement, du mode d'exploitation), de prévision de la dynamique de végétation, et permettre à terme une modélisation du fonctionnement des couverts mixtes.

SUMMARY

Forecast of white clover behaviour from the observation of its growing points

The prediction of clover behaviour in grazed swards is an important condition for introducing the mixtures in grazing systems. The study of the evolution of morphological characteristics can supply diagnostic features (effects of nitrogen, trampling and management practices), predict vegetation dynamics, and then allow the modelling of mixtures growth.