

La plasticité pour une meilleure souplesse d'utilisation des graminées fourragères

L. Hazard

Une graminée fourragère souple d'utilisation offre à l'éleveur une meilleure marge de manoeuvre en limitant les interventions sur la prairie, ce qui permet de diminuer les coûts de production. Le maintien de la productivité et de la valeur alimentaire du fourrage pour des modes d'utilisation variés et des conditions "sous-optimales" devient un enjeu majeur pour le sélectionneur, qui doit prendre en compte de nouveaux critères de sélection.

RÉSUMÉ

La souplesse d'utilisation d'une graminée fourragère dépend de sa capacité d'adaptation au milieu, laquelle met en oeuvre la compétition et la plasticité phénotypique. Au sein d'un couvert de graminées fourragères, ces deux phénomènes déterminent la relation entre taille et nombre des talles, qui s'équilibrent en fonction du mode d'exploitation et déterminent la productivité et la pérennité de la prairie. Pour le ray-grass anglais, cet équilibre peut être modifié par une sélection sur des critères morphogénétiques. Il serait ainsi possible de créer des variétés adaptées à un mode d'exploitation. Toutefois, suite à cette étude, il semble envisageable de sélectionner des variétés polyvalentes, souples d'utilisation, en améliorant leur plasticité phénotypique.

MOTS CLÉS

Graminée, mode d'exploitation, sélection variétale, tallage.

KEY-WORDS

Cultivar breeding, grass, management, tillering.

AUTEUR

I.N.R.A., Amélioration des Plantes Fourragères, Génétique des Graminées Pérennes,
F-86600 Lusignan ; Email : Hazard @Lusignan.inra.fr

Les enjeux de la production fourragère évoluent. Comme le souligne J.C. EMILE (même ouvrage), le rôle de la prairie est désormais de favoriser le maintien d'une agriculture viable. La prairie a une fonction de production pour l'alimentation animale mais aussi une nouvelle fonction de mise en valeur du territoire. La tendance est à la réduction des coûts de production et au respect des nouvelles réglementations en matière d'environnement. Dans cette perspective, les variétés de graminées fourragères devront être plus souples d'utilisation. Par conséquent, une meilleure connaissance de leurs performances au pâturage et en conditions d'alimentation limitante en azote est nécessaire.

Le processus d'intensification, engagé lors de la Révolution Fourragère, a entraîné l'amélioration génétique de la productivité. Les variétés présentes sur le marché ont été sélectionnées pour une productivité accrue en fauche avec des apports d'azote systématiques. Comme les modes d'exploitation évoluent, il convient de redéfinir, dans un premier temps, la valeur d'utilisation des graminées fourragères en conditions sous-optimales plus proches des situations d'exploitation. Toutefois, les graminées fourragères présentent spontanément une grande capacité d'adaptation à différents modes d'exploitation. Nous détaillerons, dans un second temps, les mécanismes écologiques qui conduisent à cette capacité d'adaptation. Cette dernière semble cependant limitée chez certaines variétés. Par exemple, une certaine variabilité de la performance des variétés sélectionnées en fauche semble exister lorsqu'elles sont exploitées au pâturage (LECONTE, à paraître). Dans un premier temps, nous avons donc envisagé de créer des variétés adaptées à un mode d'exploitation donné. Nous travaillons désormais à **la création d'un matériel polyvalent sélectionné sur la souplesse d'utilisation pour des conditions sous-optimales**. Tout au long de cet article, nous nous référerons aux travaux conduits à Lusignan sur l'adaptation du ray-grass anglais à la fauche et au pâturage continu.

Redéfinir la valeur d'utilisation d'une graminée fourragère

La valeur d'une variété de graminée fourragère est appréciée par sa productivité et sa valeur alimentaire. **Jusqu'à présent, la sélection visait à améliorer la productivité des graminées fourragères notamment en augmentant leur potentiel**. Les résultats obtenus n'ont pas été ceux escomptés. D'une part, il existe peu de variabilité pour le potentiel de production (GOSSE *et al.*, 1986 ; SLEPER, 1985). D'autre part, l'importance des interactions génotype x milieu complique le travail du sélectionneur. Au regard des grandes cultures, la prairie apparaît comme un ensemble mouvant qui change de physiologie en fonction du mode d'exploitation. De plus, contrairement aux grandes cultures, les modes d'exploitation des prairies sont très variés et l'environnement agronomique beaucoup moins bien maîtrisé. Impossible donc pour le sélectionneur d'établir un protocole simple afin d'évaluer et de trier son matériel végétal.

Dans ces conditions, l'amélioration des graminées fourragères a surtout été efficace pour des caractères liés à l'expression du potentiel tels que la résistance aux maladies (ALLERT, 1986). Afin de valoriser le potentiel d'une variété, le mode et le rythme d'exploitation seront ajustés à la vitesse de croissance des plantes et à leur morphogénèse (LEMAIRE *et al.*, 1987 ; LEMAIRES, 1988). De ce constat est né l'idée de **sélectionner des plantes ayant une morphogénèse adaptée à un mode d'exploitation.**

La morphogénèse mérite d'être prise en compte pour l'amélioration des graminées fourragères. Elle permet en effet de mieux comprendre les interactions génotype x milieu. La biomasse récoltée lors d'une coupe peut être interprétée comme le produit de la taille des talles défoliées par leur nombre. De plus, la pérennité et le maintien de la productivité d'une prairie sont liés directement à la survie des talles défoliées et au tallage. Les proportions des différents organes qui composent une graminée fourragère (limbes, gaines, tiges, inflorescences), la remontaison, l'alternativité, le rapport limbe/gaine sont autant de paramètres faisant varier la valeur alimentaire des fourrages. L'accroissement des performances animales au pâturage passe par l'augmentation de la vitesse d'ingestion. Cette dernière dépendrait directement de la morphogénèse et de l'architecture des plantes qui conditionnent la préhensibilité et la résistance à l'arrachement de l'herbe (ILLIUS *et al.*, 1996). Enfin, la morphogénèse permet de caractériser l'équilibre entre herbe consommée et herbe résiduelle (LEMAIRE, 1991). De cet équilibre dépendent la productivité et la pérennité de la prairie, ainsi que certaines interventions comme le broyage des refus.

Leur morphogénèse particulière, et notamment le tallage, confère aux graminées fourragères une forte capacité d'adaptation à leur environnement. Jusqu'à présent, cette capacité a été perçue comme un inconvénient par les sélectionneurs. Elle génère des interactions génotype x milieu qui perturbent les étapes du programme de sélection depuis les comparaisons entre pépinières et parcelles jusqu'aux résultats d'expérimentations multilocales. Or **cette importante capacité d'adaptation constitue un atout majeur de ces espèces.** Une meilleure compréhension de son déterminisme morphogénétique devrait nous permettre, d'une part, de sélectionner plus efficacement et, d'autre part, de travailler à améliorer cette capacité d'adaptation afin d'étendre la souplesse d'utilisation des variétés.

Compétition et plasticité : les composantes de l'adaptation de la prairie à son milieu

Une prairie va s'adapter aux changements environnementaux comme le passage d'un mode d'exploitation à un autre. Ainsi, on observe une évolution de la flore des prairies naturelles. Dans le cas d'une prairie semée, monospécifique, un changement de structure est aussi observé par exemple lors du passage d'une exploitation en

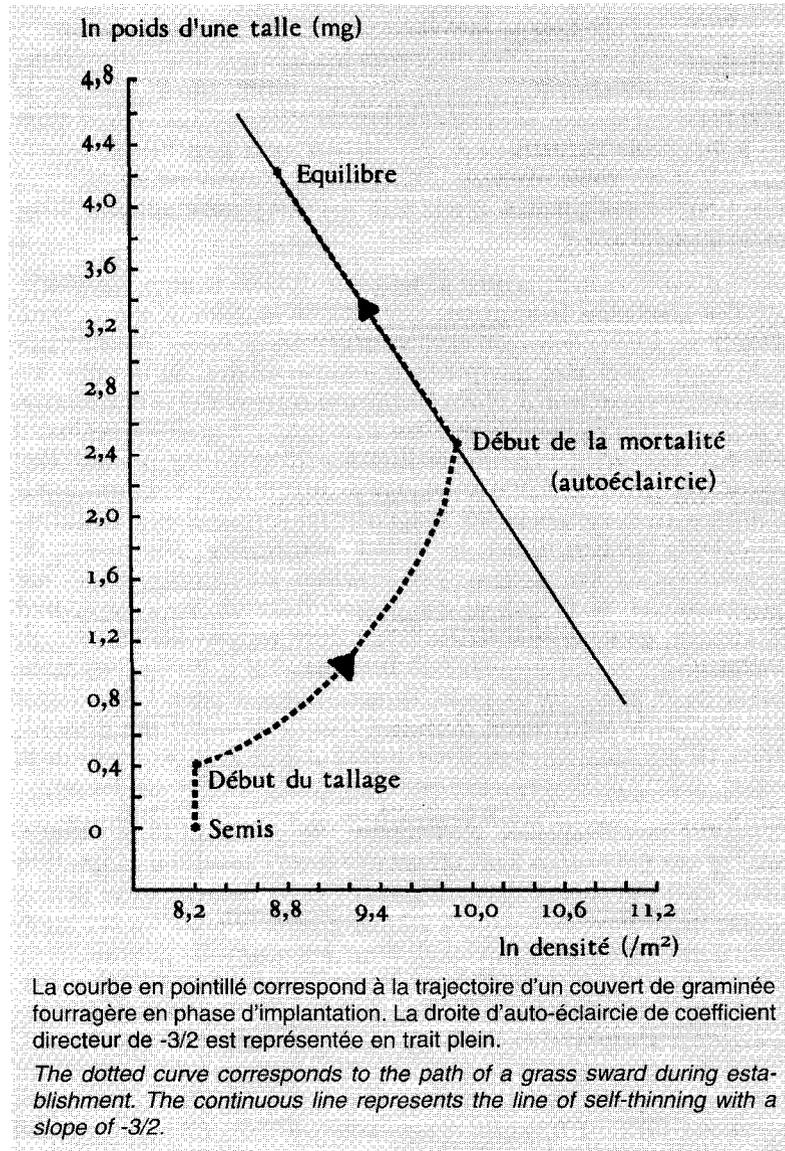


FIGURE 1 : Loi d'auto-éclaircie : relation entre le logarithme de la densité de talles et le logarithme du poids d'une talle.

FIGURE 1 : Law of self-thinning : relationship between the logarithm of tiller density and the logarithm of the weight of single tillers.

fauche à un pâturage continu : les plantes pâturées deviennent plus petites et prostrées tandis que la densité de talle augmente. Le couvert s'adapte ainsi aux changements de hauteur, de fréquence et de répartition de la coupe, au piétinement, aux déjections.

Une prairie semée est un peuplement d'individus (génotypes) qui diffèrent par leur patrimoine génétique. **La capacité d'adaptation de la prairie découle de la compétition à l'échelle du peuplement et de la plasticité phénotypique à l'échelle de l'individu.** La compétition favorisera les génotypes les mieux adaptés au milieu en augmentant leur chance de survie et leur tallage. En fauche, par exemple, les individus développant de longues feuilles se multiplieront au détriment des individus à feuilles courtes (HAZARD et GHESQUIÈRE, 1995).

Le succès d'un génotype dans la compétition dépend aussi de sa plasticité phénotypique. En effet, on observe des réponses morphogénétiques prévisibles, plus ou moins marquées selon le génotype, en réponse à des contraintes environnementales. Un même génotype placé dans différents environnements donne naissance à une gamme de phénotypes qui résulte d'un "dialogue" entre son génome et le milieu. Ainsi, en fauche, quel que soit le génotype, la longueur des feuilles s'accroît sous l'effet de la compétition pour la lumière. Cependant, les génotypes les plus plastiques, qui développent les plus longues feuilles, seront les plus compétitifs.

Dans une prairie fauchée de ray-grass d'Italie, environ 10% des individus semés survivent à la première année d'exploitation (MANSAT, 1965). Six mois suffisent aux 10% de plantes les plus compétitives pour occuper 50% d'un couvert de ray-grass anglais (HAZARD et GHESQUIÈRE, 1995). Considérant l'importance de la compétition, les individus survivants dans une prairie fauchée et dans une prairie pâturée ne sont probablement pas les mêmes. Toute comparaison entre les deux systèmes doit en tenir compte. De plus, la sélection devrait porter sur ces individus qui contribueront véritablement à la productivité de la prairie.

Un équilibre entre taille et densité de talles : la loi d'auto-éclaircie

Croissance en taille des individus et compétition sont intimement liées au sein d'un peuplement végétal. Durant la phase d'établissement de la prairie, la croissance du couvert suit une trajectoire correspondant à l'augmentation du poids et du nombre des talles le composant. Un maximum de biomasse sera accumulé en fonction de la richesse des ressources du milieu. Cette limite est matérialisée par une droite de coefficient directeur de $-3/2$ (YODA *et al.*, 1963) reliant le logarithme de la taille des plantes à celui de la densité (figure 1) :

$$\ln(\text{taille des plantes}) = -3/2 \ln(\text{densité}) + \text{constante}$$

Cette loi des $-3/2$ ou loi d'auto-éclaircie semble s'appliquer à tous les peuplements végétaux.

Lorsque le couvert atteint cette droite, les ressources ne permettent plus à l'ensemble des plantes de croître. Les plantes les plus compétitives vont donc monopoliser les ressources pour leur croissance au détriment des plantes les plus faibles qui meurent. Le couvert progresse donc sur la droite d'auto-éclaircie. La densité diminue tandis que la taille des plantes survivantes augmente. **Le couvert va atteindre un équilibre entre la taille des talles survivantes et leur densité.** Cet équilibre s'établit différemment en fonction du mode d'exploitation (figure 2). Si le coefficient directeur de la droite était égal à -1 , la production, produit du nombre des talles défoliées par leur taille, serait équivalente tout le long de la droite et donc égale en fauche et en pâture. Or le coefficient directeur a été établi expérimentalement autour de $-3/2$. Comme le montre la droite, la productivité en fauche est bien supérieure à celle obtenue au pâturage.

Des variétés adaptées à un mode d'exploitation

Les couverts fauchés et pâturés diffèrent par leur structure à l'équilibre. Nous avons donc défini un idéotype Fauche et un idéotype Pâture qui se situent dans les zones extrêmes de la droite d'auto-éclaircie (figure 3).

Il est possible de sélectionner des plantes directement sur leur morphogénèse. Nous avons obtenu ainsi des ray-grass anglais à petites feuilles pour le pâturage et à grandes feuilles pour la fauche (GHESQUIÈRE *et al.*, 1994 ; HAZARD *et al.*, 1994, 1995). Ces ray-grass anglais ont fait l'objet d'une étude dans le réseau multilocal de l'A.C.V.F. (Association des Créateurs de Variétés Fourragères, figure 4). En moyenne, les ray-grass anglais à petites feuilles sont plus productifs en conditions de pâturage simulé et moins productifs en fauche

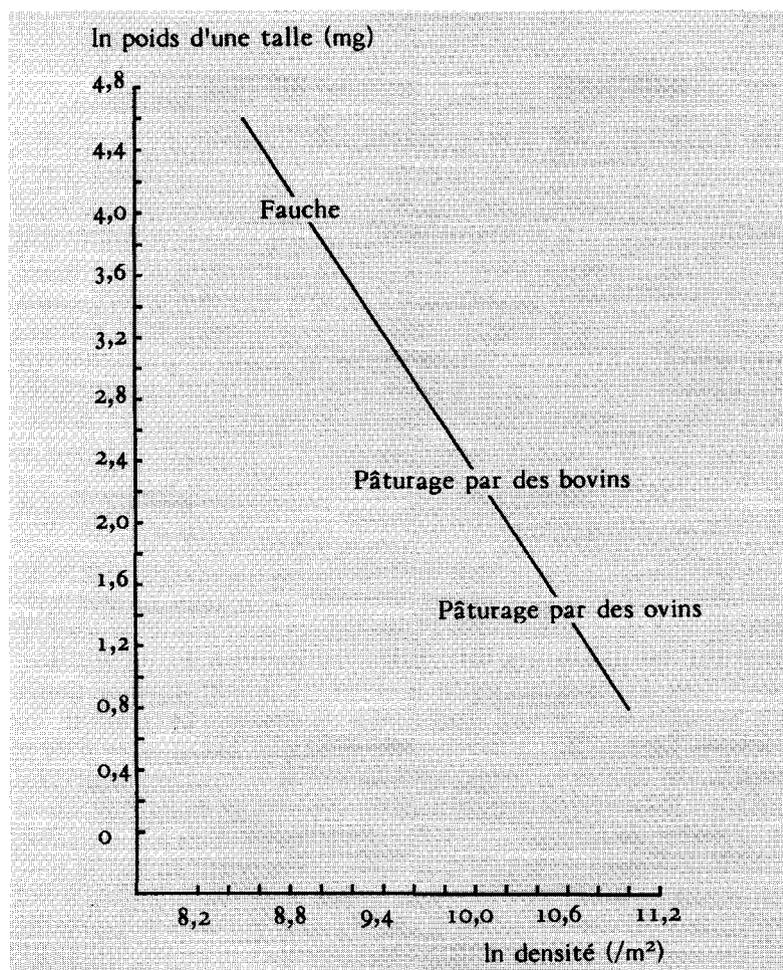
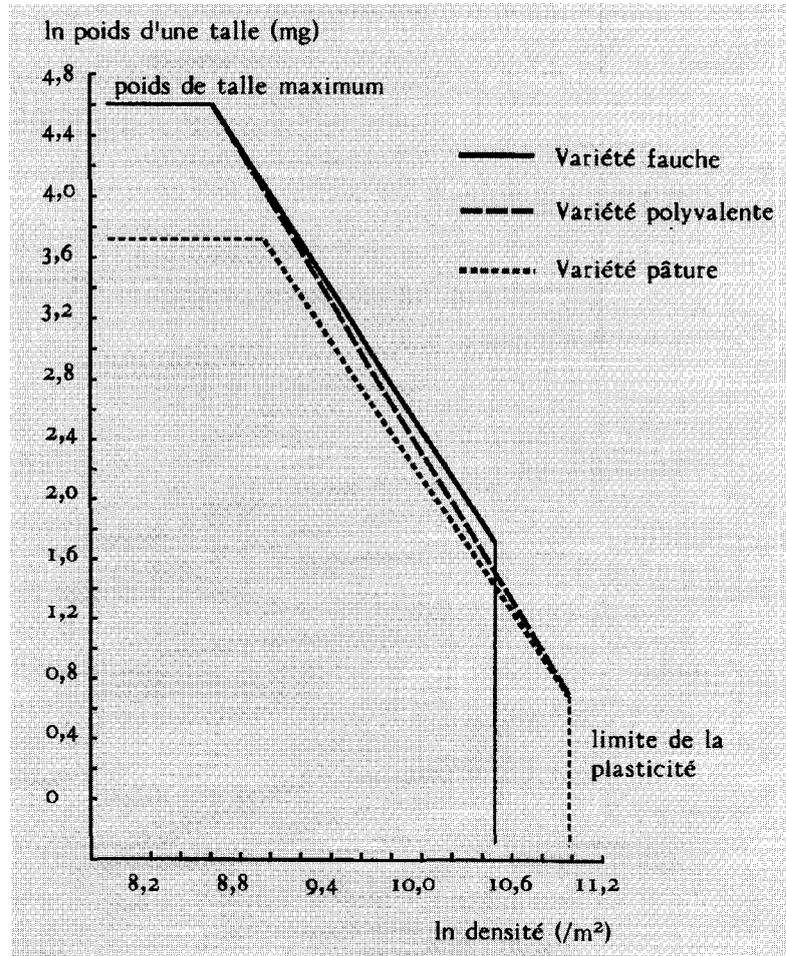


FIGURE 2 : Effet du mode d'exploitation. Le logarithme de la densité et le logarithme du poids des talles s'équilibrent à des niveaux différents sur la droite d'auto-éclaircie en fonction du mode d'exploitation.

FIGURE 2 : Effect of management. The level at which the logarithm of tiller density and the logarithm of tiller weight balance each other on the line of self-thinning depends on the type of management.

FIGURE 3 : Variétés adaptées et variétés polyvalentes. Trois idéotypes de graminées fourragères peuvent être définis et représentés par des droites d'auto-éclaircie différentes.

FIGURE 3 : *Adapted cultivars and multi-purpose cultivars.* Three ideotypes of a forage grass can be defined ; they are represented by different lines of self-thinning.



que les ray-grass anglais à grandes feuilles. La sélection ainsi réalisée a donc produit un effet important sur la productivité malgré les effets de la plasticité phénotypique et la compétition. Néanmoins, **certaines génotypes à feuilles longues semblent avoir la capacité d'adaptation nécessaire pour maintenir une bonne productivité au pâturage.** Cette capacité doit être liée à la plasticité de la taille des talles et de leur aptitude au tallage. **La création de variétés polyvalentes est donc envisageable.**

Vers des variétés polyvalentes, souples d'utilisation

Pour créer des variétés polyvalentes, la capacité d'adaptation de la variété doit être étendue (figure 3). Or nous savons que cette capacité d'adaptation revêt deux aspects : la compétition et la plasticité phénotypique.

L'amélioration de la plasticité phénotypique devrait permettre d'obtenir une variété homogène pourvue d'une capacité d'adaptation rapide et réversible. Pour ce faire, nous travaillons à Lusignan sur le ray-grass anglais et les hybrides ray-grass x fétuque. Le ray-grass anglais est notre plante modèle pour la recherche de critères de sélection traduisant la valeur au pâturage et la souplesse d'utilisation. Une sélection expérimentale, réalisée à la Station du Pin-au-Haras, nous permet de tester la pertinence de ces critères, d'évaluer la variabilité génétique et d'étudier la génétique de la plasticité phénotypique. Le programme d'hybridation ray-grass x fétuque conduit à Lusignan vise à créer un ray-grass d'Italie pérenne et rustique. Cependant, l'étude plus fondamentale de l'expression des gènes de fétuque dans le ray-grass nous permettra de progresser dans la connaissance de la plasticité phénotypique. Ainsi, dans le cadre de cette étude, nous espérons pouvoir proposer un matériel véritablement nouveau et d'une grande souplesse d'utilisation.

Conclusion

L'ensemble de notre démarche vise à **reconsidérer la plasticité phénotypique et la compétition comme des atouts pour la production fourragère.** Ces deux phénomènes constituent le coeur du problème et font la spécificité des graminées fourragères. Longtemps occultés par les sélectionneurs, ils pourraient être valorisés afin d'augmenter l'adaptation des variétés à des conditions sous-optimales d'exploitation (pâturage, azote et eau limitants...). **Des critères simples de plasticité doivent donc être identifiés** afin de pouvoir être utilisés pour l'amélioration des graminées fourragères, mais aussi pour leur évaluation par le C.T.P.S.

Travail présenté aux Journées d'information de l'A.F.P.F.
"Les prairies semées destinées aux ruminants :
quelle sélection végétale pour demain ?",
les 28 et 29 mars 1996.

Remerciements

Je remercie pour leurs commentaires Michèle BETIN et Géraldine PARPINELLI ainsi que les membres de l'A.C.V.F. pour leur participation à l'expérimentation multilocale sur le ray-grass anglais.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALLERIT R. (1986) : "Espèces fourragères pérennes : progrès réalisés depuis 25 ans, appréciés à travers l'expérimentation officielle", *Fourrages*, 107, 17-33.

GHEsqUIÈRE M., HAZARD L., BETIN M. (1994) : "Breeding for adaptation in perennial ryegrass (*Lolium perenne*). II. Genetic variability and heritability of leaf morphogenesis components", *Agronomie*, 14, 267-272.

GOSSE G., VARLET-GRANCHET C., BONHOMME R., CHARTIER M., ALLIRAND J.M., LEMAIRE G. (1986) : "Production maximale de matière sèche et rayonnement solaire intercepté par un couvert végétal", *Agronomie*, 6, 47-56.

- HAZARD L., GHESQUIÈRE M., BETIN M. (1994) : "Breeding for adaptation in perennial ryegrass (*Lolium perenne*). I. Assessment of yield under contrasting cutting frequencies and relationships with leaf morphogenesis components", *Agronomie*, 14, 259-266.
- HAZARD L., GHESQUIÈRE M. (1995) : "Evidence from the use of isozyme markers of competition in swards between short-leaved and long-leaved perennial ryegrass", *Grass For. Sci.*, 50, 241-248.
- HAZARD L., GHESQUIÈRE M., BARRAUX C. (1995) : "Genetic variability for leaf development in perennial ryegrass populations", *Can. J. Plant Sci.*, 76, 113-118.
- ILLIUS A.W., GORDON I.J., MILNE J.D., WRIGHT W. (1995) : "Costs and benefits of foraging on grasses varying in canopy structure and resistance to defoliation", *Func. Ecol.*, 9, 894-903.
- LEMAIRE G. (1988) : "Sward dynamics under different management programmes", *Proc. XIIth Gen. Meet. European Grassl. Fed.*, Dublin, Ireland, 7-23.
- LEMAIRE G. (1991) : "Productivité des peuplements prairiaux : caractérisation et diagnostic", *Fourrages*, 127, 259-272.
- LEMAIRE G., VARLET-GRANCHET C., GASTAL F., DURAND J.L. (1987) : "Ecophysiological approach to plant growth. Consequences for breeding strategies for forage species in contrasting conditions and different managements", *Proc. XIVth Meet Fodder Crops, Section of Eucarpia*, Lusignan, France, 103-118.
- MANSAT P. (1965) : "Tillering evolution in *Lolium italicum*", *Proc. IXth Int. Grassl. Cong.*, 395-398.
- SLEPER D.A. (1985) : "Breeding tall fescue", *Plant Breed. Rev.*, 3, 313-342.
- YODA K., KIRA T., OGAWA H., HOZUMI K. (1963) : "Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions (intraspecific competition among higher plants XI)", *J. Biology*, 14, 107-129.

SUMMARY

Plasticity gives a greater flexibility to forage grass use

To maintain the yield and feeding value of herbage with various methods of utilization and under "sub-optimal" conditions is now a major task for forage breeders, who have to take new selection criteria into account. Flexibility of utilization of a forage grass gives farmers a latitude which, by reducing work on the pastures, lowers the production costs.

The flexibility of utilization of a forage grass depends on its aptitude to adapt to the environment, itself a consequence of competitiveness and phenotypic plasticity. In a sward of forage grasses these two factors determine the relationship between the size and the number of tillers, which balance in accordance with the type of management and determine the pasture's productivity and persistency. In perennial ryegrass this balance can be modified by breeding for adequate morphogenetic features ; it should thus be possible to create cultivars suited to a given type of management. Nevertheless, this study seems to point out the possibility of creating multi-purpose cultivars that have flexibility of utilization by improving the phenotypic plasticity.