

Recherches récentes et en cours à la Station d'Ecophysiologie des Plantes Fourragères de Lusignan

F. Gastal, J.L. Durand, C. Varlet-Grancher,
H. Gautier, G. Lemaire, F. Tabourel-Tayot

L'adaptation des espèces fourragères aux contraintes, la compétition pour la lumière et la morphogenèse, l'effet du climat sur la qualité des fourrages... Essentiels pour accroître la pertinence de la sélection, ces thèmes de recherche ont un intérêt incontestable pour adapter les conduites en vue d'améliorer la qualité de la biomasse ingérée, de répondre à la diversification croissante des systèmes fourragers, de limiter certaines pollutions...

RÉSUMÉ

Trois axes de recherche majeurs sont poursuivis dans cette Station I.N.R.A. Pour l'adaptation des espèces fourragères à la sécheresse et à la carence en azote, les mécanismes physiologiques en cause sont décrits en incorporant les connaissances dans des modèles de fonctionnement et les comportements spécifiques sont étudiés. La morphogenèse des plantes en situation de compétition pour la lumière constitue la base du comportement des plantes dans les prairies (plasticité morphologique des individus en réaction à la défoliation) ; les réactions morphologiques à la compétition pour la lumière interviennent dans l'évolution de la composition botanique. L'étude des relations entre structure des peuplements, croissance et qualité fourragère, chez la luzerne et chez les graminées pérennes, est également abordée.

MOTS CLÉS

Azote, compétition, croissance, cultivar, digestibilité, eau, facteur limitant, lumière solaire, modélisation, morphogenèse, recherche scientifique, structure de la végétation.

KEY-WORDS

Competition, cultivar, digestibility, herbage growth, light, limiting factor, morphogenesis, nitrogen, scientific research, setting-up of models, sward structure, water.

AUTEURS

I.N.R.A. - S.E.P.F., F-86600 Lusignan.

Les recherches en agronomie et écophysologie des plantes fourragères sont orientées aussi bien par les spécificités des peuplements prairiaux et de leur utilisation que par l'évolution récente et prévisible des systèmes fourragers. Les spécificités des peuplements prairiaux sont liées aux caractéristiques de fonctionnement des plantes qui les composent (pérennité ; compétition interspécifique et intraspécifique) et aux modes de conduite et d'exploitation qu'ils subissent (fortes contraintes en eau et en minéraux ; défoliations, caractérisées par leur fréquence et leur intensité). L'évolution des systèmes fourragers est caractérisée par une diversification toujours croissante des modes de conduite et des modes d'exploitation, par la nécessité de réduire les coûts et d'améliorer la valorisation de la production fourragère, et par des préoccupations croissantes de limitation des émissions d'azote en situation d'exploitation intensive.

Ces différentes considérations nous ont conduit à privilégier **plusieurs axes de recherche qui permettent à court terme de faire évoluer les règles de conduite et de gestion des peuplements prairiaux** :

- Adaptation des espèces fourragères à la sécheresse et à la carence en azote. Il s'agit de deux contraintes majeures et pratiquement systématiques pour les peuplements prairiaux, que néanmoins les modèles de croissance n'ont pas considérées dans le passé.

- Compétition pour la lumière et morphogenèse des plantes. Cet aspect conditionne dans une large mesure la dynamique de croissance et de développement des individus en peuplement, et *in fine* l'évolution de la végétation.

- Relations entre structure du peuplement, croissance et qualité pour les herbivores. L'adaptation des conduites pour améliorer la qualité de la biomasse ingérée est pertinente aussi bien dans les situations intensives où l'on recherche une qualité optimale que dans les situations extensives où il est nécessaire de limiter les baisses inévitables de qualité liées à des accumulations ou à des dégradations de végétation.

Adaptation des espèces fourragères aux contraintes hydriques et minérales

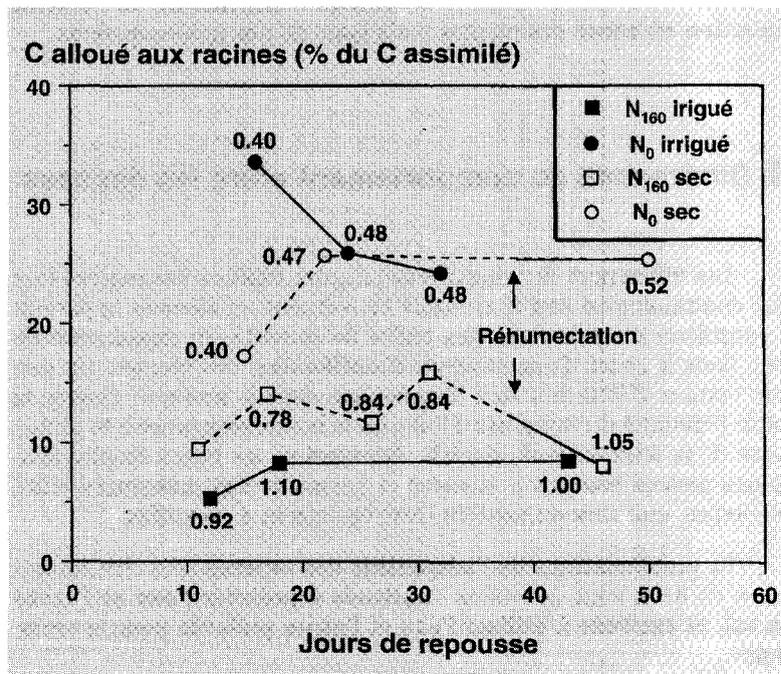
A la suite des travaux menés en agronomie à Lusignan dans le début des années 1980, et qui avaient permis de relier la croissance potentielle (croissance sans limitation hydrique et minérale) à un cumul de température ou à un cumul de rayonnement intercepté, les recherches plus récentes ont visé d'une part à comprendre les bases écophysologiques de la productivité sous contrainte hydrique et minérale, principalement sur deux espèces utilisées comme plantes modèles (luzerne et fétuque élevée), et d'autre part à examiner les constantes ou les différences de comportement entre les espèces fourragères communément cultivées.

■ Bases écophysiologiques de la productivité sous contrainte

Une contrainte hydrique ou azotée conduit à **une diminution de l'assimilation du CO₂** par le peuplement (photosynthèse). Ceci résulte des effets conjugués d'une diminution de l'activité photosynthétique des feuilles (photosynthèse par unité de surface foliaire) et d'un moindre développement des surfaces foliaires, qui captent et convertissent l'énergie lumineuse. **La répartition et l'utilisation des photo-assimilats sont également fortement affectées par les contraintes hydrique et azotée.** Une carence en azote conduit de manière systématique à une répartition et une utilisation des photo-assimilats proportionnellement plus importante dans les racines que dans les feuilles. Ceci se vérifie au champ (BÉLANGER *et al.*, 1992), quelles que soient la saison de croissance et le mode d'exploitation (fauche ou pâturage). La contrainte hydrique **entraîne souvent une carence minérale dans la plante** ; en effet, lorsque le sol s'assèche, l'azote minéral n'est plus transporté au niveau des racines et son absorption s'en trouve limitée, ou parce que la fixation symbiotique est très sensible au déficit hydrique. Ainsi, la sécheresse modifie également la répartition et l'utilisation relative des photo-assimilats en faveur des racines (figure 1), à travers la carence en azote qu'elle induit (ONILLON *et al.*, 1995). Ces changements de répartition des photo-assimilats entre organes traduisent le fait que la croissance des feuilles et des tiges est plus pénalisée par une contrainte hydrique ou azotée que la croissance des racines. De fait, dans toutes les situations où le couvert n'est pas complètement fermé, le ralentissement de la croissance foliai-

FIGURE 1 : **Carbone alloué aux racines pour deux niveaux de fertilisation N et deux régimes hydriques** (pourcentage du carbone assimilé sur une journée par le peuplement, au cours d'une repousse d'été de fétuque élevée ; les chiffres portés indiquent l'indice de nutrition azoté pour chaque prélèvement).

FIGURE 1 : **Carbon partitioning to roots**, as a percentage of carbon assimilated over one day by the canopy, during summer growth of tall fescue swards under two nitrogen fertilization rates and two water regimes. Numbers refer to the nitrogen nutrition index.



re entraîne directement une moindre interception du rayonnement solaire, et donc une moindre assimilation du CO₂ par le peuplement. Ainsi, les conséquences d'une sécheresse ou d'une carence en azote sur l'activité photosynthétique et sur la répartition des photo-assimilats constituent les deux mécanismes clés qui sont à l'origine de la limitation de croissance sous contrainte hydrique ou minérale.

L'analyse que nous avons développée met en avant le rôle majeur de la réponse de la croissance des feuilles à la contrainte, à un double titre. D'une part ces organes contribuent directement, à travers leur développement, à la photosynthèse du peuplement. D'autre part, ils constituent également la partie valorisable en production des peuplements fourragers. Ceci nous a conduit récemment à **étudier de manière plus spécifique le rôle de l'alimentation hydrique et azotée sur la croissance des feuilles**, en termes de dynamique cellulaire (production et grandissement des cellules) et de flux de carbone, d'azote et d'eau associés, dans les limbes de graminées et les tiges de luzerne.

L'intégration des connaissances écophysiologiques dans des modèles de fonctionnement des plantes en peuplement constitue un élément important de nos activités. Elle permet progressivement de substituer aux relations empiriques établies dans le passé, comme les modèles basés sur les sommes de températures, des relations plus proches des mécanismes, qui par nature sont moins tributaires des conditions expérimentales dans lesquelles elles ont été établies.

Enfin, en complément des courbes de dilution de l'azote qui ont été proposées dans le passé (LEMAIRE et SALETTE, 1984) mais qui présentent des limites dans les cas de biomasse faible (pâturage) ou, au contraire, de biomasse forte, **la recherche d'indicateurs de l'état de nutrition en azote** des plantes reste l'une de nos préoccupations.

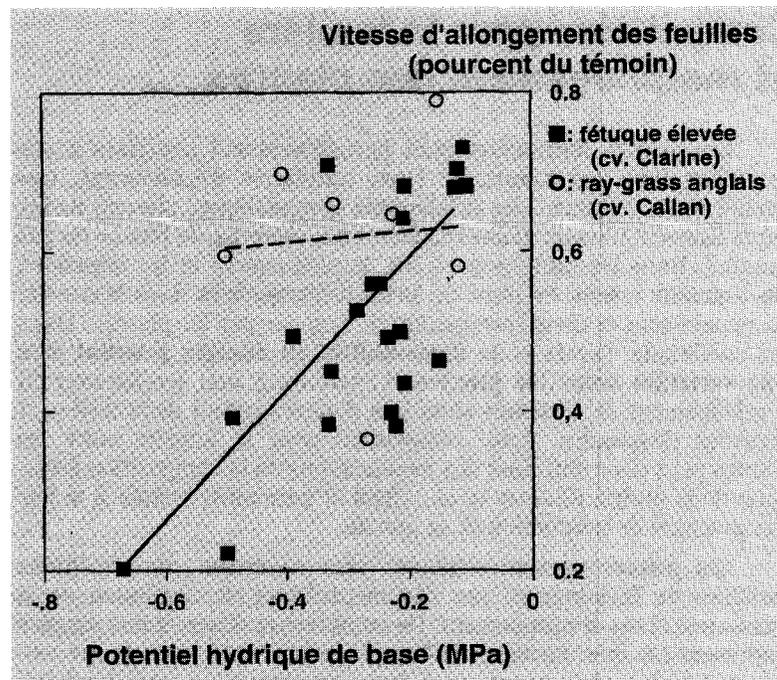
■ Différences de comportement entre les espèces

Les différences de comportement entre espèces fourragères face aux contraintes en eau et en azote constituent un élément important à considérer dans le choix des règles de conduite en exploitation ou bien dans le cadre d'une stratégie d'amélioration des plantes. Un certain nombre d'éléments sont bien connus dans la pratique, comme la faible pérennité du ray-grass d'Italie ou la bonne résistance à la sécheresse de la fétuque et du dactyle. Néanmoins, les bases écophysiologiques restent souvent à élucider et l'ampleur des différences entre génotypes, cultivars ou variétés reste également à quantifier.

La **problématique de l'adaptation des espèces** peut être décomposée en deux sous-questions : **aptitude à prélever l'eau et l'azote du sol, et aptitude à utiliser l'eau et l'azote prélevés pour la croissance**.

FIGURE 2 : Relation entre état hydrique interne de la plante (potentiel hydrique de base) et vitesse d'allongement foliaire chez la fétuque élevée (variété Clarine) et le ray-grass anglais (variété Callan).

FIGURE 2 : Relationship between plant water status (pre-dawn leaf water potential) and leaf elongation rate in tall fescue (cv. Clarine) and perennial ryegrass (cv. Callan).



Ainsi, on a pu mettre en évidence **des différences importantes d'exploration racinaire entre les graminées pérennes** (DURAND *et al.*, 1996). La capacité de la fétuque élevée mais également du ray-grass anglais (variété étudiée : Callan) à prélever de l'eau en profondeur contraste avec une utilisation de l'eau du sol plus superficielle pour le dactyle et surtout pour le ray-grass d'Italie. Le comportement relativement similaire sur ce point de la fétuque élevée et du ray-grass anglais diffère de l'idée couramment admise. Ces différences d'aptitude à valoriser l'eau du sol confèrent aux plantes des cinétiques d'évolution de leur état hydrique (potentiel hydrique de base) variables au cours des cycles de dessèchement. En revanche, la sensibilité de la croissance foliaire à l'état hydrique des plantes est relativement similaire pour la fétuque élevée et le ray-grass d'Italie, mais distincte pour le ray-grass anglais (figure 2).

Des **différences importantes dans l'aptitude à valoriser l'azote** ont également été mises en évidence entre graminées pérennes (GASTAL *et al.*, 1997). Ainsi, le dactyle est plus apte à absorber l'azote que la fétuque élevée en été et sans contrainte hydrique marquée, particulièrement dans les situations de faible fertilisation. Par ailleurs, on a constaté une variabilité importante de la capacité d'absorption de l'azote entre variétés de fétuque élevée, là encore particulièrement marquée dans les situations de fertilisation faible ou modérée. Les différences d'absorption d'azote observées conduisent généralement à des différences de croissance à niveau de fertilisation faible ou intermédiaire. Il est intéressant de noter que les différences intraspécifiques observées chez la fétuque élevée perdurent lorsque les mêmes parcelles sont évaluées sur plusieurs années consécutives.

Compétition pour la lumière et morphogenèse des plantes

Les plantes fourragères sont particulièrement soumises à des variations très importantes de leurs conditions d'éclairement. Ces modifications résultent des défoliations systématiques plus ou moins importantes et plus ou moins régulières imposées par la fauche ou par l'animal. Dans les prairies pâturées, le piétinement et les déjections des animaux créent, en plus, de fortes hétérogénéités dans la densité du peuplement et dans l'occupation de l'espace par les plantes. Dans ces conditions, l'accès et **la disponibilité en énergie peuvent être très variables entre les plantes** et conduire à une accélération du développement de certaines alors que d'autres seront défavorisées et pourront disparaître. Cette compétition pour la lumière entre les plantes peut donc entraîner des modifications de la composition floristique de la prairie (GAUTIER *et al.*, 1995) et faire ainsi évoluer à la fois son potentiel de production et sa qualité.

Les plantes peuvent s'adapter plus ou moins aux conditions variables de l'éclairement par des mécanismes de régulation de la croissance et du développement. De nombreuses observations simples traduisent ces mécanismes : différences de port entre des plantes isolées et des plantes en peuplement dense ou soumises à un faible éclairement (plantes étiolées), ou encore orientation vers la lumière de certaines plantes d'appartement par exemple. Plus généralement, **ces régulations interviennent dans les processus de germination, du développement végétatif** (architecture des plantes) **et de la mise à fleur de certaines espèces**. Elles correspondent globalement à une optimisation de la capture de l'énergie solaire.

Pour beaucoup d'espèces fourragères, les mécanismes de régulation de l'architecture des plantes sont les plus importants. Ils correspondent à ce que l'on appelle la photomorphogenèse et résultent essentiellement des variations des radiations bleues, rouges claires et rouges sombre dans la lumière reçue par la plante.

■ Programme de recherche en cours de développement

Le rayonnement solaire apporte de l'énergie dans une gamme de radiations qui comprend l'ultraviolet, le visible et l'infrarouge. La conversion de cette énergie par les mécanismes photosynthétiques (via l'absorption par les pigments chlorophylliens) se fait essentiellement dans le visible mais pas avec la même intensité pour les différentes radiations de ce domaine. Cette absorption est plus faible pour la lumière verte qui est aussi plus réfléchiée par les organes chlorophylliens. Ainsi, **la compétition pour la lumière va se traduire non seulement par la diminution du niveau d'énergie disponible pour la photosynthèse (PAR) mais aussi par une modification de la qualité de cette énergie** : forte diminution en bleu (BL) et en rouge clair (RC), diminution relativement plus faible en vert. La lumière proche infra-

rouge (rouge sombre, RS) étant peu ou pas absorbée, l'importance relative de ces radiations par rapport au rouge clair (rouge clair/rouge sombre : RC/RS) dépend très fortement de l'intensité de la compétition. Plus cette compétition est importante plus les niveaux de PAR, de bleu et du rapport RC/RS sont faibles (VARLET-GRANCHER *et al.*, 1993).

Les plantes sont capables de percevoir ces modifications et, en particulier, celles du bleu et du rapport RC/RS grâce à deux systèmes de photorécepteurs : le cryptochrome (perception dans les UV-A et le bleu) et le phytochrome (perception dans le bleu et surtout du rapport RC/RS). Le programme de recherche développé à Lusignan porte sur les effets morphogénétiques induits par le cryptochrome et le phytochrome chez des graminées (en particulier fétuque et ray-grass) et des légumineuses (trèfle blanc surtout).

Ce programme comporte trois grands axes :

- l'identification des réponses de la plante (croissance, ramification des organes aériens...) qui sont régulées par les variations de la qualité de la lumière (BL, RC/RS) ;

- l'établissement des lois d'action de la lumière pour ces réponses, c'est-à-dire l'établissement de relations quantitatives entre l'intensité des réponses et les conditions d'éclairément ;

- l'intégration de ces relations au niveau du peuplement, c'est-à-dire la traduction des réponses de la plante en terme de variables d'état du couvert végétal (indice foliaire par exemple) et la description du rayonnement reçu par les plantes au sein du peuplement.

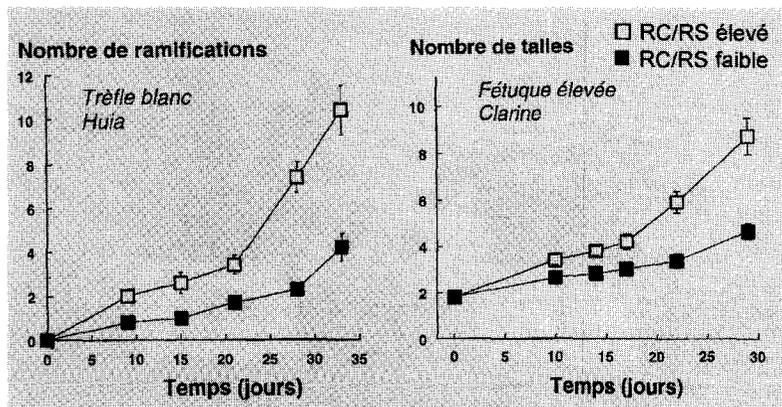
Dans ce cadre et en collaboration avec la station d'Amélioration des Plantes de Lusignan, nous essayons de **mettre en évidence les différences de comportement entre génotypes afin d'analyser les mécanismes de compétition** dans les peuplements.

■ Résultats et perspectives

Les mécanismes de ramification sont fortement affectés par la qualité de la lumière et plus particulièrement par l'importance relative du rouge sombre (rapport RC/RS). Les plantes qui reçoivent

FIGURE 3 : Effet d'un ombrage simulé par variation du rapport rouge clair/rouge sombre (RC/RS) sur la ramification du trèfle blanc et le tallage de la fétuque élevée.

FIGURE 3 : Effect of simulated shading (variation of the red/far red (RC/RS) ratio) on the branching of white clover and the tillering of tall fescue.



un éclairage avec un rapport RC/RS plus faible (simulation d'un ombrage) développent moins de ramifications (figure 3). Cependant, cet effet est plus ou moins marqué selon le génotype. La croissance des organes aériens est aussi très sensible aux variations de la qualité de la lumière, à la fois par le niveau de bleu (GAUTIER et VARLET-GRANCHER, 1996) et par celui du rapport RC/RS. Ces effets sont particulièrement importants chez le trèfle blanc (VARLET-GRANCHER *et al.*, 1989 ; ROBIN *et al.*, 1992). La simulation d'un ombrage par une diminution du bleu ou de RC/RS provoque le redressement et l'allongement des pétioles, ainsi qu'une augmentation de la taille des folioles (figure 4). L'alternance entre différentes conditions d'éclairage conduit à des structures morphologiques variables qui dépendent du sens de cette alternance et entraînent différents modes de colonisation de l'espace. Ainsi, la morphologie de plantes de trèfle soumises à un éclairage d'abord riche puis pauvre en bleu diffère de celles qui reçoivent d'abord une lumière simulant un ombrage (faible bleu) puis une lumière riche en bleu. Le premier cas pourrait simuler le passage d'une plante d'un couvert peu dense à un couvert dense ; le développement de la plante privilégie la croissance du stolon principal aux dépens des ramifications (exploration unidirectionnelle dans le plan horizontal) ainsi que celle des pétioles qui sont également plus dressés (exploration de l'espace dans le plan vertical vers la lumière incidente). Dans l'autre simulation, passage d'une plante en situation de forte densité vers la pleine lumière, la croissance des ramifications est favorisée (exploration de l'espace dans toutes les directions du plan horizontal) et les pétioles deviennent plus courts, avec une géométrie qui favorise aussi l'occupation de l'espace horizontal par les feuilles. Ces résultats montrent bien que la qualité de la lumière est un facteur déterminant de la structure des plantes.

Nos premiers travaux sur **la description et la prévision des variations de l'éclairage** (quantité et qualité) **au sein du couvert végétal** concernent, actuellement et pour des raisons méthodologiques, le sorgho. L'adaptation de ces démarches à des espèces fourragères prairiales est prévue à très court terme. Nous allons aussi développer l'étude de l'intégration de ces réponses photomorphogénétiques à l'échelle de la plante elle-même (degré d'indépendance entre différentes unités morphologiques de la plante) et à l'échelle du peuplement (entre les plantes qui le constituent).

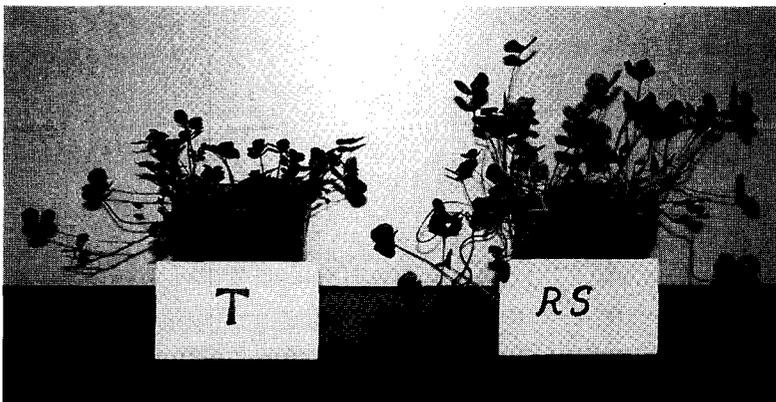


FIGURE 4 : Effet d'un traitement rouge sombre (RS) sur la morphologie du trèfle blanc.

FIGURE 4 : Effect of far red treatment (RS) on the morphology of white clover.

Ces travaux sont particulièrement importants pour les plantes fourragères, car celles-ci sont soumises à des conditions de compétition très variables en fonction de leur mode d'exploitation (peuplements denses souvent plurispécifiques, défoliations plus ou moins fréquentes par l'homme ou l'animal). La plasticité des plantes à ces conditions peut donc favoriser la croissance et/ou l'extension d'un génotype par rapport à un autre ou, au contraire, entraîner sa disparition. **La compréhension de ces mécanismes permettra de sélectionner les génotypes les mieux adaptés à des conditions d'exploitation variées, ainsi que de mieux maîtriser l'évolution des peuplements** (prairie naturelle notamment).

Une nouvelle approche des effets du milieu sur la qualité des fourrages

La qualité des fourrages (teneur en protéines et digestibilité) a souvent été corrélée aux stades phénologiques des plantes ou à l'âge des repousses (DEMARQUILLY, 1966). Cette approche a permis de rendre compte globalement de la diminution de la valeur alimentaire des fourrages récoltés au cours des différentes repousses, mais les tables ainsi produites ne permettent pas de **prendre en compte** de manière explicite **les différences de qualité liées aux cultivars, ni les différences de qualité engendrées par les effets directs du milieu**.

Des études menées antérieurement sur la luzerne (LEMAIRE *et al.*, 1989) avaient permis de montrer que la sécheresse provoquait une augmentation de la digestibilité du fourrage récolté alors que la floraison des plantes était accélérée par le stress hydrique. Ce résultat a remis en cause la valeur prédictive des stades phénologiques pour la digestibilité. De plus, nous avons montré que l'augmentation de digestibilité due à la sécheresse s'expliquait par la diminution de croissance des plantes, suggérant que la dynamique de diminution de la valeur alimentaire d'un fourrage au cours d'une repousse était directement reliée à la dynamique de croissance du peuplement. Des constatations analogues ont été réalisées lors de la comparaison de deux génotypes, dans laquelle il est apparu que les différences de digestibilité correspondaient en fait à des niveaux différents de biomasse récoltée (LEMAIRE et ALLIRAND, 1993 ; LEMAIRES *et al.*, 1994).

Nous avons élaboré **un modèle général de croissance d'un peuplement végétal pour permettre d'explicitier la dynamique d'évolution des composantes de la valeur alimentaire des fourrages en fonction de leur dynamique de croissance**. Il s'agit d'une analyse compartimentale de la croissance d'une plante qui considère que sa biomasse totale (W) est composée d'une partie métabolique (W_m), directement impliquée dans les processus de croissance, et d'une partie structurale (W_s) correspondant aux tissus de soutien qui permettent le développement de l'architecture :

$$W = W_m + W_s \quad (1)$$

Compte tenu de cette définition, la vitesse de croissance d'une

plante est proportionnelle à la taille du compartiment métabolique W_m :

$$dW/dt = kW_m(t) \quad (2)$$

Une des hypothèses du modèle est qu'au cours de la croissance d'une plante il existe une relation d'allométrie entre la masse métabolique W_m et la masse totale de la plante W :

$$W_m(t) = kW^b(t) \quad \text{avec } 0 < b < 1 \quad (3)$$

Ceci conduit à une diminution ontogénique de la proportion du compartiment métabolique dans la biomasse totale :

$$W_m/W = kW^{b-1} \quad (4)$$

La substitution de (3) dans (2) réduit la formulation de la croissance à l'équation suivante :

$$dW/dt = kk'W^b(t) \quad (5)$$

On peut noter que W^b représente la masse métabolique de la plante, ce qui est l'équivalent du concept de poids métabolique utilisé en nutrition animale. Pour une plante isolée, le coefficient b est constant. Une valeur de 0,85 a été déterminée pour la luzerne (ALLIRAND *et al.*, 1992) et le sorgho. En peuplement dense, la valeur de b diminue du fait de la compétition qui "oblige" les plantes à un investissement accru dans le compartiment structural pour atteindre la lumière. La valeur de b tend alors vers une valeur théorique de 0,66 qui semble être la règle pour un grand nombre d'espèces (LEMAIRE et GASTAL, 1997).

Ce modèle simple permet d'expliquer la décroissance de la teneur en azote du fourrage au cours d'une repousse telle qu'elle a été décrite par les courbes de dilution (LEMAIRE et SALETTE, 1984), si on admet que chaque compartiment de la plante possède une teneur en azote spécifique et constante, N_m et N_s respectivement pour W_m et W_s . La teneur en azote du fourrage devient alors :

$$N\% = (N_m - N_s)W_m/W + N_s \quad (6)$$

La combinaison des équations (3) et (6) permet de retrouver une formulation de la courbe de dilution assez proche de la formulation empirique proposée initialement :

$$N\% = k'(N_m - N_s)W^{b-1} + N_s, \quad (7)$$

avec une valeur de $(b-1)$ proche de $-0,33$ pour la plupart des espèces.

Nous avons **étendu ce modèle à l'analyse de l'évolution de la digestibilité de la plante entière** (D) en identifiant la digestibilité des deux compartiments W_m et W_s respectivement par D_m et D_s . En supposant que la digestibilité du compartiment métabolique est égale à 1, on obtient la formulation suivante :

$$D = k'(1 - D_s)W^{b-1} + D_s, \quad (8)$$

qui permet de relier par une fonction décroissante la digestibilité de la plante à sa biomasse et fait apparaître de manière explicite la digestibilité intrinsèque du compartiment structural de la plante (D_s).

L'intérêt de ce modèle est de permettre d'identifier les deux composantes de la digestibilité d'un fourrage : l'une liée à la dynamique de

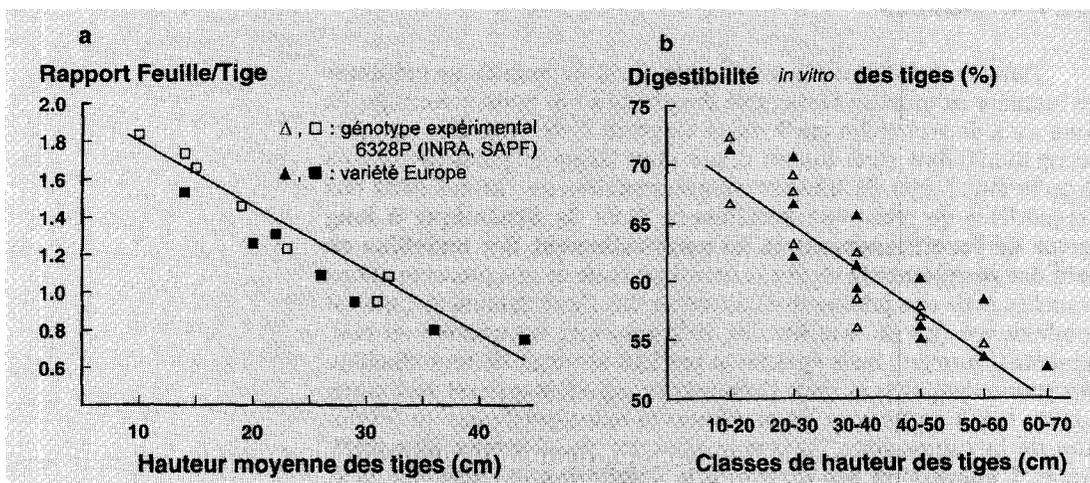
croissance du peuplement ($W = f(t)$) qui peut être décrite par des modèles appropriés faisant intervenir le potentiel de croissance des cultivars et les contraintes du milieu (température, rayonnement, stress hydrique, nutrition azotée et minérale), et l'autre liée à la dynamique d'évolution de la composition biochimique du compartiment structural qui détermine l'évolution de sa digestibilité ($D_s = f(t)$) au cours de sa croissance.

Pour des dicotylédones comme la luzerne, la biomasse foliaire (F) peut représenter une estimation approchée du compartiment métabolique ; la biomasse de tige (T) représente alors le compartiment structural. Nous avons pu montrer qu'au cours d'une repousse de luzerne la proportion de feuilles dans la biomasse totale (F/F+T), qui est l'équivalent de W_m/W , diminuait avec la biomasse du peuplement selon une relation conforme à l'équation (4) et avec une valeur de (b-1) conforme à la valeur théorique de -0,33 (LEMAIRE *et al.*, 1992). On retrouve ici l'importance du rapport feuille/tige (F/T) comme déterminant de la digestibilité de la luzerne. Ce rapport est lui-même relié à la croissance en hauteur des tiges (figure 5a). La digestibilité des tiges, qui est l'analogue de D_s , représente la deuxième composante de la digestibilité de la luzerne. Nos travaux ont pu montrer que la digestibilité des tiges diminue au cours de leur croissance (figure 5b) et qu'une relation empirique peut être établie avec la hauteur des tiges (LEMAIRE et ALLIRAND, 1993 ; LEMAIRE *et al.*, 1994). Ainsi, la croissance en hauteur des tiges apparaît être le déterminant majeur de l'évolution de la digestibilité de la luzerne.

FIGURE 5 : Relation entre la hauteur des tiges et a) le rapport feuille/tige, b) la digestibilité *in vitro* de la luzerne.

FIGURE 5 : Relationship between stem height and a) leaf/stem ratio, b) *in vitro* digestibility of stems of two lucerne genotypes.

Une analyse plus détaillée des relations entre la croissance en hauteur et en diamètre des tiges d'une part, et les modifications histo-chimiques des composants pariétaux d'autre part est en cours, en collaboration avec le laboratoire de Chimie Biologique de Grignon (B. MONTIES, B. CHABBERT et C. VALLET). Les premiers résultats indiquent qu'il existe une coordination entre l'activité méristématique qui détermine la croissance en hauteur des tiges, l'activité cambiale qui détermine l'augmentation de diamètre et les processus de lignification des parois primaires et secondaires. **La croissance en hauteur des**



tiges semble être un bon indicateur de l'état moyen de différenciation des tissus, et donc de la digestibilité globale de la tige. Des travaux entrepris par la Station d'Amélioration des Plantes utilisent ces premiers résultats pour analyser la variabilité génétique au sein de l'espèce *Medicago sativa* à partir de critères morphogénétiques simples.

Pour les graminées, l'identification des deux compartiments métabolique et structural ne peut pas s'effectuer sur des bases purement morphologiques en séparant les tiges et les feuilles. En effet, pour ces espèces, les tissus foliaires possèdent à la fois une fonction métabolique (parenchyme photosynthétique) et une fonction de soutien (vaisseaux conducteurs et sclérenchyme). Ces deux types de tissus ne sont pas aisément discernables ni quantifiables par des études purement anatomiques. Des études en cours sur les feuilles de fétuque élevée indiquent cependant que la proportion de tissus de soutien croît de la pointe vers la base de la feuille et que cette proportion s'accroît avec la taille de la feuille. Ceci permettrait d'expliquer la relation observée au sein d'une même espèce entre la taille des feuilles et leur digestibilité (M. DURU, non publié). Des travaux en cours visent à caractériser le compartiment structural W_S des peuplements de graminées sur la base d'une détermination biochimique (NDF par exemple) et à décrire leur croissance à l'aide des équations développées ci-dessus. Il sera possible, à partir de ces travaux, d'**analyser directement les effets de différentes contraintes du milieu** (température, stress hydrique, déficits de nutrition minérale et azotée) **sur la digestibilité des feuilles de graminées**, en distinguant les effets provenant des modifications de la taille des organes, des effets directs sur les processus de différenciation des tissus. Bien entendu, cette analyse du déterminisme de la digestibilité des tissus foliaires devra être complétée par des études sur les processus du développement reproducteur des talles. En effet, la proportion de talles reproductrices, qui varie à certaines saisons, conditionne la taille du compartiment structural des peuplements de graminées lié aux tiges.

Conclusion

Dans le cadre de cette courte note, il est impossible de présenter de manière exhaustive l'ensemble des thèmes qui nous préoccupent. Si trois axes de recherche particuliers viennent d'être abordés, nos préoccupations sont sans aucun doute plus larges et plusieurs autres aspects font l'objet de travaux complémentaires ou entrent dans nos perspectives de recherche immédiates. Ainsi, **la dynamique à long terme de fonctionnement et de renouvellement des individus au sein des peuplements** végétaux constitue l'une de nos préoccupations actuelles et de nos perspectives de recherche. Cette dynamique, qui est conditionnée par la réaction des individus aux contraintes en eau, minéraux, lumière, mais également par leur stratégie de reproduction, détermine des aspects dont l'importance agronomique est reconnue, comme la pérennité pour les peuplements monospécifiques ou l'évolution de la composition floristique pour les peuplements plurispécifiques. **L'adaptation des plantes à la défoliation** (ou plasticité mor-

phologique), qui se traduit globalement par une diminution de la dimension des individus compensée par une augmentation de leur densité lorsque la fréquence ou l'intensité de défoliation augmente (CHAPMAN et LEMAIRE, 1993), constitue également l'une de nos préoccupations à très court terme.

La prairie constitue un écosystème cultivé particulièrement complexe, du fait des nombreuses interactions entre milieu physique, végétation, microflore et microfaune, herbivores, mais aussi un agrosystème également très complexe, de par la diversité des modes d'exploitation. De ce fait, une équipe de recherche ne peut prétendre aborder tous les problèmes qui se posent autour de l'agronomie des prairies. Nos travaux sont donc également à considérer dans un cadre plus large qui inclut les Stations d'Amélioration des Plantes Fourragères et de Zoologie de Lusignan d'une part, les autres équipes du Département d'Agronomie, d'Élevage des Ruminants et du S.A.D. (Systèmes Agraires et Développement) d'autre part.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALLIRAND J.M., GOSSE G., LEMAIRE G. (1992) : "Influence of temperature on lucerne dry matter and nitrogen repartition", *Proc. X^e Conf. Int. sur la luzerne*, EUCARPIA, Lodi, Italie, 15-19 juin 1992, 245-252.
- BÉLANGER G., GASTAL F., WAREMBOURG F.R. (1992) : "The effects of nitrogen fertilization and the growing season on carbon partitioning in a sward of tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb)", *Annals of Botany*, 70(3), 239-244.
- CHAPMAN D.F., LEMAIRE G. (1993) : "Morphogenetic and structural determinants of plant regrowth following defoliation", *Proc. XVIIth Int. Grassl. Congr.*, 8-21 fév. 1993, Palmerston North, Nouvelle-Zélande, 95-104.
- DEMARQUILLY C. (1966) : "Valeur alimentaire de la luzerne", *Fourrages*, 26, 12-33.
- DURAND J.L., GASTAL F., ETCHEBEST S., BONNET C., GHESQUIÈRE M. (1996) : "Interspecific variability of plant water status and leaf morphogenesis in temperate forage grasses under summer water deficit", *European Soc. of Agronomy, 4th meeting*, Pays-Bas.
- GASTAL F., GHESQUIÈRE M., MURRAY C., HAZARD L., BÉLANGER G. (1997) : "Variation in nitrogen use efficiency among tall fescue and cocksfoot cultivars", *XVIIIth Int. Grassl. Congr.*, Canada.
- GAUTIER H., VARLET-GRANCHER C., GASTAL F., MOULIA B. (1995) : "Evolution of leaf area index of white clover and tall fescue intercropping : possible involvement of a regulation by light quality", *Ecophysiology of tropical intercropping*, Sinoquet H. & Cruz P. Eds, INRA Editions, "Science Update", Paris, 275-293.
- GAUTIER H., VARLET-GRANCHER C. (1996) : "Regulation of leaf growth of grass by blue light", *Physiol. Plant*, 98, 424-430.
- LEMAIRE G., SALETTE J. (1984) : "Relation entre dynamique de croissance et dynamique de prélèvement d'azote pour un peuplement de graminées fourragères. I - Etude de l'effet du milieu", *Agronomie*, 4(5), 423-430.
- LEMAIRE G., DURAND J.L., LILA M. (1989) : "Effet de la sécheresse sur la valeur énergétique et azotée de la luzerne (*Medicago sativa* L.)", *Agronomie*, 9(9), 841-848.

- LEMAIRE G., KHAITY M., ONILLON B., ALLIRAND J.M., CHARTIER M., GOSSE G. (1992) : "Dynamics of accumulation and partitioning of N in leaves, stems and roots of lucerne in a dense canopy", *Annals of Botany*, 70 (5), 429-435.
- LEMAIRE G., ALLIRAND J.M. (1993) : "Relation entre croissance et qualité de la luzerne : interaction génotype-mode d'exploitation", *Fourrages*, 134, 183-198.
- LEMAIRE G., GENIER G., LILA M. (1994) : "Growth dynamics and digestibility for two genotypes of lucerne having different morphology", *Colloque EUCARPIA-FAO Medicago*, 4-8 sept. 1994, Lusignan, France.
- LEMAIRE G., GASTAL F. (1997) : "A theoretical basis for the dynamics of N uptake and N distribution in plant canopies", *Diagnosis of the nitrogen status of crops*, coordination G. Lemaire, Editions Springer Verlag, Berlin, sous presse.
- ONILLON B., DURAND J.L., GASTAL F., TOURNEBIZE R. (1995) : "Drought effects on growth and partitioning in a tall fescue sward grown at different nitrogen rates", *Eur. J. Agron.*, 4(1), 91-99.
- ROBIN C., VARLET-GRANCHER C., GASTAL F., FLENET F., GUCKERT A. (1992) : "Photomorphogenesis of white clover (*Trifolium repens* L.) : Phytochrome mediated effects on ¹⁴C assimilate partitioning", *Eur. J. Agron.*, 1 (4), 235-240.
- VARLET-GRANCHER C., MOULIA B., JACQUES R. (1989) : "Phytochrome mediated effects on white clover morphogenesis", *XVIth Cong. Int. Herbages*, Nice, France, 4-11 oct. 1989, 477-478.
- VARLET-GRANCHER C., MOULIA B., SINOQUET H., RUSSEL G. (1993) : "Spectral modifications of light within the plant canopy / how to quantify its effect on the plant stand architecture", *Crop structure and light microclimate : characterization and applications*, Varlet-Grancher C., Bonhomme R., Sinoquet H. (eds), INRA éditions, "Science Update", Paris, 428-451.

SUMMARY

Recent and current research work at the Station d'Ecophysiologie des Plantes Fourragères, Lusignan.

Current research work at the Forage Plant Ecophysiology Research Station is guided by the particularities of grassland populations and their utilization, as well as by present and foreseeable trends in farming practices. Three main objectives have been set up. One is the adaptation of forage species to drought and to nitrogen shortage, which are two major limitations to grassland productivity. The aim is to describe the physiological mechanisms involved and to incorporate this knowledge into physiological models, but also to compare the specific responses of the most common forage species and genotypes to shortages of water and nitrogen. The second research topic is the study of plant morphogenesis when there is competition for light, as this is a major factor of plant behaviour in grassland swards, through the morphological plasticity of individual plants to defoliation (according to its frequency and intensity). Besides, morphological responses to competition for light are a major factor in the determination of changes in the botanical composition. The third topic is the study of relationships between sward structure, growth and forage quality in lucerne and in perennial grasses.