HAL
open science

Comparaison des dynamiques d'apparition et de mortalite des organes de fetuque elevee, dactyle et luzerne (feuilles, talles et tiges)

Michel M. Duru, Eric Justes, A. Langlet, V. Tirilly

▶ **To cite this version:**

Michel M. Duru, Eric Justes, A. Langlet, V. Tirilly. Comparaison des dynamiques d'apparition et de mortalite des organes de fetuque elevee, dactyle et luzerne (feuilles, talles et tiges). Agronomie, 1993, 13 (4), pp.237-252. hal-02707900

HAL Id: hal-02707900

https://hal.inrae.fr/hal-02707900v1

Submitted on 1 Jun 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

agronomie (1993) 13, 237-252
© Elsevier/INRA

Agronomie

Comparaison des dynamiques d'apparition et de mortalité des organes de fétuque élevée, dactyle et luzerne (feuilles, talles et tiges)

M Duru [1,3], E Justes [2], A Langlet [3], V Tirilly [1],

avec la collaboration de S Rouziès, L Sos, R Viard

[1] *INRA, centre de recherches de Toulouse, station d'agronomie, BP 27, F 31326 Castanet-Tolosan Cedex;*
[2] *INRA, station d'agronomie, F 78850 Thiverval-Grignon;*
[3] *INRA, centre de recherches de Toulouse, unité de recherche sur les systèmes agraires et le développement, BP 27, F 31326 Castanet-Tolosan Cedex, France*

(Reçu le 25 octobre 1991; accepté le 4 janvier 1993)

Résumé — Trois espèces fourragères (fétuque élevée, dactyle et luzerne) sont cultivées en conditions hydrique et azotée non limitantes. Les rythmes d'apparition et de sénescence des feuilles, ainsi que les dynamiques d'évolution des nombres de talles et tiges, sont comparés pour plusieurs repousses (une de printemps et 2 estivales pour les graminées, 3 estivales et une automnale pour la luzerne). Nous montrons que les phyllochrones moyens sont de 83 °C.j (degrés-jours) pour la luzerne, 188 pour le dactyle et 253 pour la fétuque élevée. Pour toutes les espèces, on observe une augmentation régulière du phyllochrone au cours d'une repousse. Cette évolution a été interprétée par une compétition pour la lumière croissante au cours de la pousse. Par ailleurs, les valeurs varient selon les périodes de repousses considérées. Elles sont plus élevées pour les pousses d'été, où la température moyenne est la plus forte. Le nombre maximal de feuilles entièrement vertes est caractéristique de l'espèce (luzerne 9–11, dactyle 3–4, fétuque 2–3). Les sommes de températures s'écoulant en moyenne entre l'apparition du limbe et le début de sa sénescence diffèrent moins que les phyllochrones (452 °C.j pour le dactyle, 516 pour la fétuque élevée et 705 pour la luzerne).
Pour des repousses où les conditions de croissance (eau, azote) sont favorables, le nombre de talles ou de tiges n'augmente pas généralement après une défoliation, de telle sorte que l'accroissement d'indice foliaire ne provient que de l'apparition et de l'élongation de nouvelles feuilles. Ces résultats sont mis à profit pour discuter du choix d'un partenaire à associer à une luzerne. Quant à l'exploitation des graminées, on peut déduire de ces résultats qu'une fois le nombre maximal de feuilles vertes atteint il n'y aura accroissement du poids de feuille que si un limbe de taille donnée est remplacé par un limbe de taille supérieure. En cas de défoliation partielle, le temps nécessaire pour atteindre le nombre maximal de feuilles vertes peut être plus court, et la quantité de matériel sénescent plus importante.

phyllochrone / indice foliaire / talle / tige / lumière

Summary — Comparison of organ appearance and senescence rates in tall fescue, cocksfoot and lucerne (leaves, tillers and stems). *Three forage species (tall fescue, cocksfoot, lucerne) were cultivated without nitrogen and water stress. Rates of leaf appearance and senescence were compared for several regrowths (1 in spring and 2 in summer for grasses, 3 in summer and 1 in autumn for lucerne).*
We showed that the average phyllochrones were 83 degree-days for lucerne, 188 for cocksfoot and 253 for tall fescue and were dependent on regrowth, and always increased during regrowth. These intraspecific variations were interpreted respectively by an increase in competition for light during a given regrowth and by differences in temperature according to regrowth.
The maximum number of completely green leaves per tiller or stem was a characteristic of a species (from 9 to 11 for lucerne, 3 to 4 for cocksfoot, 2 to 3 for tall fescue). However, the degree-days from leaf appearance and the beginning of senescence were less variable than those for phyllochrone (452 for cocksfoot, 516 for tall fescue and 705 for lucerne).
For regrowths with no nitrogen and water limitations, tiller or stem density did not increase after defoliation so that the increase in leaf index only resulted from leaf appearance and elongation rate.

These results were used to discuss the choice of a partner to associate with lucerne. For grasses, we concluded that once the maximal number of green leaves was reached, there would be an increase in lamina weight only if a lamina of given length was replaced by a longer lamina. In case of partial defoliation, the time needed to attain the maximal number of leaves could be shorter, and the amount of senescent material greater.

phyllochrone / leaf area index / tiller / stem / light

INTRODUCTION

Pour choisir les techniques d'exploitation des productions fourragères et guider leur mise en œuvre, des progrès peuvent être attendus de la connaissance des caractéristiques morphogénétiques des espèces (vitesse d'allongement, vitesse d'apparition et durée de vie des feuilles) ainsi que des caractéristiques structurales des peuplements (longueur finale des feuilles, nombre de feuilles vivantes par talle et densité de talles) (Lemaire, 1991). Il en est de même pour le choix de la graminée à associer à une légumineuse. Ces connaissances contribuent à l'étude des durées de la phase pendant laquelle l'interception du rayonnement est limitante, ainsi que de celle où la croissance nette n'est pas pénalisée par la sénescence. La durée de la première phase dépend de la vitesse de mise en place de l'indice foliaire. Elle est fonction de paramètres du milieu (azote, température), des caractéristiques du peuplement après défoliation (indice foliaire résiduel, densité de talles) et des caractéristiques morphogénétiques (rythme d'apparition et d'élongation des feuilles) (Davies, 1988). Le début d'apparition de la sénescence correspond à la mortalité de la première feuille apparue après une défoliation, ou bien à une mortalité de talles ou de tiges.

Concernant les graminées fourragères, le rythme d'apparition des feuilles est bien corrélé à la température, à condition que l'on considère séparément les données correspondant aux phases reproductrice et végétative (Parsons et Robson, 1980). Dans le premier cas, la vitesse plus élevée s'accompagne d'hydrolyse des fructosanes (Pollock et Jones, 1979). Dans le second cas, la vitesse est directement proportionnelle à la température pour une gamme variant de 2 à 18 °C (température à –10 cm dans le sol), (Vine, 1983). De ces résultats on peut estimer le phyllochrone compris entre 100 et 150 °C.j (degrés-jours) dans le cas du ray-grass anglais (Vine, 1983, Davies, 1988). Pour la fétuque élevée, Lemaire (1985), trouve une valeur moyenne de 210 °C.j durant les mois de novembre à avril.

Le rythme de sénescence des feuilles dépend aussi des températures puisque l'intervalle de temps entre la mort de 2 feuilles successives est minimal en été et maximal en hiver (Vine, 1983). Il en résulte que le nombre de feuilles vertes par talle varie assez peu au cours de l'année et semble être caractéristique d'une espèce.

La vitesse de tallage dépend du rythme d'apparition des feuilles (Davies, 1977). La densité de talles peut augmenter jusqu'à des valeurs d'indice foliaire de 3-4, qui correspondent au seuil à partir duquel la compétition pour la lumière devient prépondérante (Simon et Lemaire, 1987). Par la suite, on peut noter une mortalité de talles. Il a été montré que ce sont généralement les talles les plus petites qui meurent en premier lieu car elles sont plus sensibles à la compétition pour la lumière et au manque d'éléments minéraux (Ong, 1978).

La sénescence, conséquence de la mortalité de feuilles et de talles, se traduira par un ralentissement de la vitesse d'accumulation de biomasse et une diminution plus rapide de la qualité de l'herbe. Ces connaissances nous semblent particulièrement importantes à acquérir dans une perspective d'extensification susceptible de se traduire notamment par des récoltes (foin, pâturage) moins fréquentes que pour les modes d'utilisation plus intensifs.

Pour la luzerne, le rythme d'émission des feuilles s'accroît jusqu'à des températures d'autant plus élevées que la longueur du jour est courte (22,5 °C pour des durées d'éclairement de 16 h, 27,5 °C pour des durées d'éclairements de 8 h) (Sato, 1971). Le nombre de tiges diminue rapidement au cours d'une repousse (Woodward et Sheehy, 1979), et ce sont généralement les tiges les plus petites qui meurent (Duru et Langlet, 1988).

L'étude présentée vise en premier lieu à classer les 3 espèces quant aux rythmes d'apparition et de sénescence des feuilles, en précisant dans quelle mesure ils dépendent des caractéristiques des organes (types de tige ou de talle) et des conditions de croissance. À cet effet, nous nous limiterons à une étude en conditions de nutrition

azotée et d'alimentation hydrique non limitantes. Les dynamiques d'apparition et de mortalité d'organes dépendront donc principalement des températures et de la compétition pour la lumière. Ensuite, ces résultats seront mis à profit pour discuter des applications possibles au niveau de la gestion de l'herbe.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Cultures et protocole expérimental

La luzerne (variété Magali) a été semée à l'automne 1983 (expérimentation I) et à l'automne 1985 (expérimentation II). Le dactyle (variété Lude) et la fétuque élevée (variété Clarine) ont été semés en automne 1986 pour l'expérimentation III et à l'automne 1988 pour l'expérimentation IV. L'implantation a été réalisée sur un sol profond de texture limono-argileuse, près de Toulouse. L'espacement entre rangs est de 17,5 cm. En 1986 pour l'expérimentation II de la luzerne, nous avons adjoint un traitement à double inter-rang (di).

L'étude concerne 3 repousses pour la luzerne en 1985 et une repousse en 1986. Pour le dactyle et la fétuque élevée, 2 repousses ont été étudiées en 1988 et 1 en 1989. Chaque repousse est initiée par une coupe à 6 cm. La pousse du printemps 1989 a été initiée par une précoupe le 20 mars. Les périodes d'étude sont indiquées dans le tableau I. Les repousses seront notées *Ri.j*, *i* étant le numéro de la repousse au cours de l'année, *j* étant le dernier chiffre de l'année.

Les 2 cultures de graminées ont reçu 120 kg d'azote au début de chaque repousse, afin d'atteindre un niveau de nutrition azotée peu ou non limitant. Pour toutes les cultures, une irrigation a été pratiquée de façon à assurer une alimentation hydrique proche de l'ETM. À cette fin, des contrôles d'humidité du sol ont été réalisés par l'intermédiaire d'une sonde à neutrons.

Mesures et contrôles de la végétation

Le nombre de feuilles apparues ou sénescentes a été mesuré à partir de baguage de tiges ou talles.

Pour la luzerne, Gosse *et al* (1988) ont distingué les tiges insérées sur la couronne de celles redémarrant sur la base des anciennes tiges restant après une coupe. Étant donné que les premières démarrent plus tôt (Dufour *et al*, 1989), on peut s'interroger sur d'éventuelles différences au niveau du rythme d'émission des feuilles. C'est la raison pour laquelle nous avons retenu les 2 types de tige : 30 tiges de type A (insérées sur la base des tiges de la repousse précédente) et 30 tiges de types B (insérées sur la couronne en haut du pivot) ont été baguées au début de chaque repousse. Le nombre de nœuds totaux ainsi que le rang du nœud correspondant à la première feuille verte ont été notés. Ces mesures ont été répétées hebdomadairement durant 6 semaines consécutives. Afin de comptabiliser facilement le nombre de nœuds, une bague plastifiée de couleur a été placée dès que possible au niveau du 5e nœud. Pour calculer le nombre de nœuds, nous avons pris en compte les jeunes feuilles pour lesquelles les 3 folioles étaient visibles. Une feuille a été considérée comme sénescente lorsque l'une des folioles commençait à jaunir. En 1986, seul le nombre total de nœuds a été comptabilisé.

Pour les graminées, étant donné les fortes différences obtenues pour certains paramètres comme la croissance foliaire en fonction de la vigueur ou de l'âge des talles (Brereton *et al*, 1985; Duru *et al*, 1989; Takasaki *et al*, 1989), nous avons retenu *a priori* cette caractéristique pour échantillonner les talles.

Pour la fétuque élevée, 3 classes de talles ont été définies sur la base du diamètre de la gaine à la base (d): $d<1,5$ mm pour les petites talles (P), $d>3$ mm pour les talles les plus grosses (G) et le diamètre intermédiaire pour les talles moyennes (M). Pour le dactyle, la même procédure a été adoptée en considérant la largeur de la gaine (l). Les seuils retenus sont $l < 2$ mm et $l > 5$ mm. Quinze talles de chacun des types ont été baguées en 1988 et 20 en 1989. En R1.9, n'ont été retenues pour cette présentation que les talles végétatives. À la date de baguage, seules les feuilles entièrement vertes ont été comptabilisées. La feuille la plus jeune a été épointée de telle sorte qu'au contrôle suivant on puisse savoir si une nouvelle feuille est apparue. Une feuille a été considérée comme apparue à partir du moment où la longueur du limbe visible était supérieure ou égale à 5 mm. La connaissance de la vitesse d'apparition des feuilles en fonction des températures permet de calculer le phyllochrone, c'est-à-dire le nombre de °C.j écoulé entre l'apparition de 2 feuilles successives. Les longueurs de limbe ont été notées. Une feuille sera considérée comme sénescente lorsque la fraction de couleur verte diminue. Les mesures ont été bihebdomadaires en 1988 et hebdomadaires en 1989.

Les autres contrôles concernent la biomasse (coupe de 2 m linéaire à 6 cm de hauteur sur 4 rangs) et l'indice foliaire (coupe de 0,5 m linéaire au ras du sol avec 2 répétitions pour la luzerne et 4 répétitions pour les Graminées). Les densités de talles ont été comptabilisées 3 fois (R1.9) ou 4 fois (R2.8 et R3.8) à partir de 4 placettes de 0,5 m linéaire. Le nombre de tiges de luzerne a été contrôlé chaque semaine à partir de prélèvements de deux fois 0,5 m linéaire.

Conditions de la repousse : climat et niveau de nutrition azotée

Les températures moyennes des différentes repousses varient de 11 °C (R1.9) à plus de 24,5 °C (R3.6) (tableau I). Elles sont corrélées positivement au rayonnement incident ($P < 0,01$).

Tableau I. Époques et durées de repousse, conditions de croissance (température et rayonnement global journaliers et indices de nutrition azotée pour la luzerne (L), la fétuque élevée (F) et le dactyle (D)), pour les repousses *Ri.j*, *i* étant le numéro de la repousse et *j* le dernier chiffre de l'année; *di* : repousse à double inter-rang.

Repousse Ri.j	*Époque et durée de la repousse*	*Température moyenne journalière*	*Rayonnement par jour* ($MJ.m^{-2}.j^{-1}$)	*Indices de nutrition azotée*		
				L	*F*	*D*
R2.5	25 mai-11 juil	18,8	20,2	111		
R3.5	12 juil-21 août	21,2	21,1	103		
R4.5	22 août-9 oct	18,6	17,7	108		
R3.6	12 juil-21 juil	24,5	23,0	103		
R3.6	12 juil-21 juil	24,5	23,0	96		
R2.8	26 mai-28 juin	18,4	19,3		84	92
R3.8	29 juin-1 août	19,9	21,6		83	93
R1.9	20 mars-10 mai	11	15,3		108	119

Dans la mesure où le rythme d'apparition des feuilles peut augmenter légèrement avec le niveau de nutrition azotée (Wilman et Mohamed, 1980), nous l'avons contrôlé à partir du calcul d'un indice de nutrition (Duru, 1992). Cet indice est établi par comparaison de la teneur en azote observée à la teneur qu'aurait eu le peuplement en condition de nutrition non limitante, d'après la courbe de référence publiée par Lemaire *et al*, (1989). Une valeur de 100 indique un niveau de nutrition azotée non limitant. Les données montrent que les niveaux de nutrition ont été peu ou non limitants, excepté pour les repousses de fétuque en 1988 (tableau I).

Traitement des données

Au premier contrôle, le nombre total de feuilles complètement vertes a été comptabilisé, puis il est cumulé avec le nombre de feuilles apparues entre chaque date. Il est exprimé en fonction des températures moyennes journalières sommées (base 0), à partir de la coupe précédente; les données sont donc exprimées en °C.j.

Pour comparer, entre pousses et types de talles ou tiges, le nombre de feuilles apparues par j ou par °C, nous avons effectué des comparaisons de moyennes (test de Tukey). Afin de tenir compte des variations de vitesses au cours de la pousse, le nombre de feuilles apparues et sénescentes a été modélisé en fonction du cumul des températures (T). Le choix du modèle a été effectué de façon à avoir la variance résiduelle la plus faible possible : $Y = a^*(1-b^*e^{-cT})$ pour l'apparition des feuilles et $Y = a/(1-b^*e^{-cT})$ pour leur sénescence. Cela explique la raison pour laquelle nous avons préféré des modèles à 3 paramètres, dont les valeurs sont indiquées en annexe. Afin de s'affranchir des situations initiales, nous avons calculé les tangentes à ces courbes (dY/dT) qui correspondent à des vitesses. Dans la mesure où les vitesses dépendent de T, nous n'avons comparé les types de talles (ou de tiges), les repousses et espèces que pour quelques valeurs de T (100 et 500 °C.j pour l'apparition, 500 °C.j pour la sénescence). La comparaison statistique des valeurs est difficile dans la mesure où, d'une part, les mesures ne sont pas indépendantes dans le temps et, d'autre part, les sommes de températures auxquelles sont réalisées les mesures ne sont pas les mêmes entre repousses. Pour contourner ces difficultés, nous avons calculé les vitesses pour chaque talle ou tige, puis nous avons effectué des tests de comparaison de moyennes (test de Tukey).

Les températures écoulées entre l'apparition et le début de sénescence d'une feuille ont été calculées à partir des modèles précédents en veillant à choisir une valeur de nombre de feuilles apparues et sénescentes incluse dans le champ de variation de nos observations.

RÉSULTATS

Luzerne

Nombre de tiges

Le nombre de bourgeons et de tiges est maximal dès la première semaine de repousse, sauf en R2.5 où on note une légère augmentation jusqu'en deuxième semaine. Les taux de mortalité observés entre le début et la fin de la repousse sont élevés. La mortalité des tiges baguées (différence ente S_1 et S_d) est très variable (tableau II). Elle est la plus élevée en 1985 (> 50% en R2) mais elle est inférieure à 25% en

Tableau II. Caractérisation des tiges de luzerne (peuplement et tiges baguées) pour les repousses *Ri.j*, *i* étant le numéro de la repouse et *j* le dernier chiffre de l'année; *di* : repousse à double inter-rang; S_1 : première semaine de repousse, S_d : cinquième ou sixième semaine de repousse; *A* : tiges insérées à la base des anciennes tiges, *B* : tiges insérées sur la couronne), *IFr* : indice foliaire résiduel; *Y* : valeur du nombre de feuilles considérées pour calculer leur durée de vie. Les données d'une colonne donnée suivies d'une même lettre majuscule en exposant ou celles correspondant à un même critère suivies d'une même lettre minuscule en exposant ne sont pas significativement différentes au seuil 5% (test de Newman-Keuls).

	Semaine (S) *tige* (A-B)	*R2.5*	*R3.5*	*R4.5*	*R3.6*	*R3.6di*
Peuplement						
Nombre de tiges/m²	S_1	1 532 ^{A}	1 964 ^{A}	2 183 ^{A}	2 707 ^{A}	1 388 ^{A}
	S_2	1 727 ^{A}	1 539 ^{B}	1 625 ^{B}	1 955 ^{B}	1 519 ^{A}
	S_d	673 ^{B}	554 ^{C}	661 ^{C}	1 003 ^{C}	581 ^{B}
IFr	S_1	0,61	0,50	0,29	0	0,10
Tiges baguées						
Nombre de tiges (AB)	S_1	28-30	29-26	30-30	30-28	30-30
	S_d	12-13	20-16	17-27	25-28	26-28
Nombre maximal	*A*	10,0	12,0	8,2		
de feuilles vertes	*B*	10,5	11,9	10,2		
Nombre de feuilles apparues (10^–2)						
– par jour	*A*	30,9 ^{a}	28,2 ^{a}	14,6 ^{c}	22,1 ^{b}	21,2 ^{b}
	B	31,4 ^{a}	27,6 ^{a}	12,3 ^{c}	35,6 ^{a}	36,9 ^{a}
– par °C•j	*A*	1,62 ^{a}	1,47 ^{a}	0,86 ^{b}	0,92 ^{b}	0,89 ^{b}
	B	1,64 ^{a}	1,44 ^{a}	0,73 ^{b}	1,57 ^{a}	1,54 ^{a}
Vitesse d'apparition (10^–3)						
– à 100 °C•j	*A*	52,9 ^{a}	41,5 ^{a}	19,9 ^{c}	17,3 ^{c}	13,0 ^{c}
	B	55,9 ^{a}	34,6 ^{b}	29,6 ^{b}	23,9 ^{b}	24,2 ^{b}
– à 500 °C•j	*A*	9,5 ^{a}	10,2 ^{a}	6,2 ^{b}	7,5 ^{b}	8,0 ^{b}
	B	11,7 ^{a}	11,3 ^{a}	9,3 ^{a}	14,8 ^{a}	13,8 ^{a}
Vitesse de sénescence (10^–3)						
– à 500 °C•j	*A*	9,3 ^{a}	8,4 ^{a}	8,9 ^{a}		
	B	7,9 ^{a}	8,2 ^{a}	6,1 ^{a}		
Durée de vie (d*j*) *(Y)*	*A*	619 (5)	765 (4)	649 (3)		
	B	766 (5)	681 (4)	754 (3)		
Apparition de feuilles	*A*	92	75	65	50	78
en fin de pousse (% tiges)	*B*	95	75	74	78	100

1986. Généralement elle est moins élevée que celle observée *in situ* dans le peuplement.

Rythme d'apparition des feuilles

L'accroissement moyen journalier du nombre de feuilles au cours d'une repousse varie de 0,22 à 0,36, excepté en R4.5 où il est significativement inférieur. Exprimés en °C•j, les écarts entre repousses sont du même ordre de grandeur (tableau II). Les valeurs sont significativement plus faibles en R3.6 et R3.6 di pour les tiges de type *A*, alors que pour les autres repousses le nombre de feuilles apparues ne diffère pas entre les tiges *A* et *B*.

Pour toutes les repousses, on observe un ralentissement de la vitesse d'apparition des feuilles (fig 1) confirmé par la comparaison des valeurs à 100 et 500 °C•j (tableau II). En R3.6, on ne note pas de différences significatives du nombre de feuilles selon le mode d'implantation.

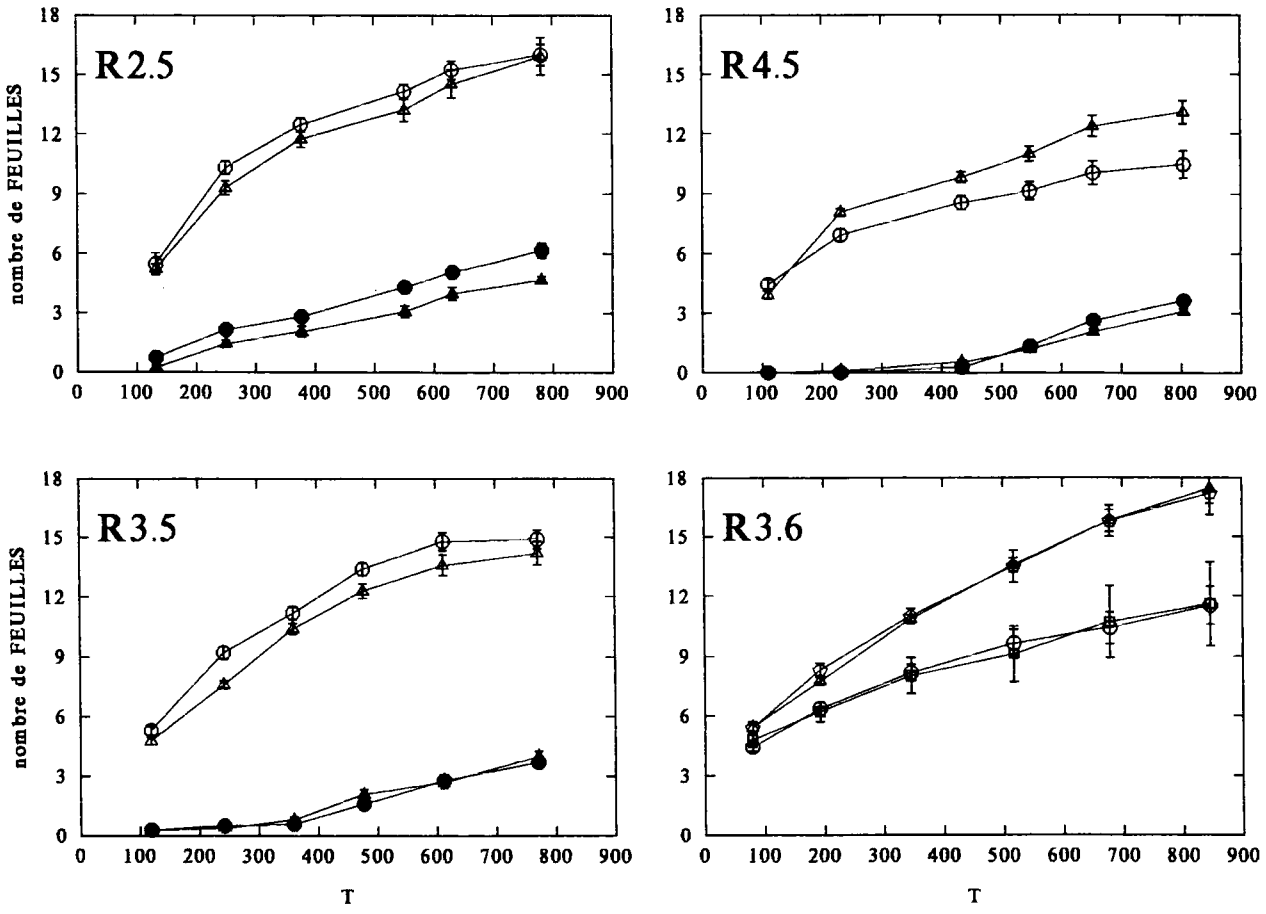

Fig 1. Nombre de feuilles apparues (OΔ) et sénescentes (●▲) par tige de luzerne en fonction des sommes de températures *(T)* pour les différentes repousses *Ri.j*, *i* étant le numéro de la repousse et *j* le dernier chiffre de l'année; tiges A (●) et B (▲), □◇feuilles apparues pour R3.6 en double inter rang; l'écart type de la moyenne.

La comparaison des repousses montre que tant à 100 qu'à 500 °C.j, les vitesses sont significativement les plus élevées en R2.5 et les plus faibles en R4.5 et R3.6 pour les tiges *A*. Les différences entre repousses se réduisent au cours du temps puisqu'à 500 °C.j, les valeurs sont moins bien discriminées qu'à 100 °C.j.

Une analyse détaillée par tige montre que, parmi celles restant vivantes au dernier contrôle, 95% ont eu un accroissement du nombre de feuilles jusqu'au 5e contrôle en R2.5 mais seulement 65-75% en R3.5 et R4.5 (tableau II). En R3.6, ces taux sont compris entre 50 et 78%.

Vitesse de sénescence et nombre de feuilles vertes

Les vitesses de sénescence des feuilles sont tout à fait similaires pour les tiges de type A et B (fig 1). Par contre, on observe des différences entre repousses : la sénescence apparaît plus tôt en R2.5, alors qu'elle est plus tardive pour les 2 autres repousses pour lesquelles nous avons des données. À 500 °C.j, les vitesses de sénescence de feuilles des repousses et types de tiges ne sont pas significativement différentes.

Les sommes de température écoulées entre l'apparition d'une feuille et le début de sa sénescence ont une valeur moyenne de 706 °C.j (± 52, intervalle de confiance pour α = 0,05), (tableau II).

Le nombre maximal moyen de feuilles complètement vertes est de 10 à 10,5 en R2.5, 11 en R3.5 et de 8 à 10 en R4.5. Il est atteint le plus tôt en R2.5 (300 °C.j environ) et le plus tardivement en R3.5 (600 °C.j environ). Pour cette repousse, la vitesse d'apparition des feuilles est légèrement inférieure à celle de R2.5, et la sénescence apparaît plus tardivement.

Fétuque élevée

Nombre de talles

En début de repousse, les densités de talles de R1.9 sont toujours supérieures à celles de R2.8 et R3.8, mais le taux de mortalité au cours de la repousse est le plus élevé en R1.9. Les talles classées comme moyennes sont les plus représentées (tableau III). Pour les talles baguées, la mortalité est la plus importante en R1.9, tout particulièrement pour les petites talles.

Tableau III. Caractéristiques des talles de fétuque élevée et de dactyle (peuplement et talles baguées) pour les réponses *Ri.j*, *i* étant le numéro de la repousse et *j* le dernier chiffre de l'année; S_1 : première semaine de repousse, S_d cinquième ou sixième semaine de repousse; G, M, P : talles de diamètre gros, moyen et petit; *IFr* : indice foliaire résiduel; J.*apc* : nombre de j après la coupe où l'indice foliaire résiduel *(IFr)* est mesuré; *Y* : valeur du nombre de feuilles considérées pour calculer leur durée de vie. Les données d'une colonne donnée suivies d'une même lettre majuscule ou celles correspondant à un même critère suivies d'une même lettre minuscule ne sont pas significativement différentes au seuil de 5% (test de Newman-Keuls).

	Semaine talle	*Fétuque*			*Dactyle*		
Date début		*R2.8 25 mai*	*R3.8 29 juin*	*R1.9 20 mars*	*R2.8 29 juin*	*R3.8 29 juin*	*R1.9 29 juin*
Peuplement							
Nombre de talles	S_1	2 252 A	3 978 A	6 391 A	1 936 A	1 792 A	3 600 A
(m^2)	S_d	1 975 A	2 512 B	3 667 B	2 113 A	2 028 A	3 687 A
Type de talles (% G–M–P)		19–46–34	32–52–16	21–38–41	45–37–18	36–53–11	9–31–61
IFr (J.*apc*)	S_1	0,95 (5)	1,25 (5)	1,88 (9)	0,58 (5)	0,80 (5)	2,42 (9)
Talles baguées							
Nombre de talles	S_1	15–15–15	15–15–15	20–20–20	15–15–15	15–15–15	20–20–20
(G–M–P)	S_d	13–15–10	12–14–13	14–18–10	12–14–14	14–13–13	11–19–17
Nombre maximal	G	3,0	2,9	3,0	3,4	3,2	4,2
de feuilles vertes	M	2,6	2,1	2,0	3,0	2,4	3,0
	P	2,5	2,4	2,4	2,4	2,1	3,0
Nombre de feuilles apparues x 10^2							
– par jour	G	7,43 a	7,59 a	4,38 b	13,9 a	11,7 b	6,6 d
	M	8,53 a	7,39 a	3,95 b	11,2 b	9,7 c	6,2 d
	P	8,12 a	7,59 a	4,08 b	10,2 c	7,4 d	5,0 e
– par degré-jour	G	0,45 a	0,38 a	0,37 a	0,85 a	0,61 c	0,51 cd
	M	0,41 a	0,37 a	0,34 a	0,67 b	0,49 d	0,53 cd
	P	0,46 a	0,38 a	0,35 a	0,62 c	0,36 e	0,42 e
Vitesse d'apparition x 10^3							
– à 100 °C.j	G	5,6 a	5,5 a	4,6 b	11,3 a	7,7 b	7,8 b
	M	6,5 a	6,4 a	4,0 b	9,7 a	7,1 b	6,6 b
	P	6,5 a	6,6 a	3,4 b	9,8 a	5,3 c	6,4 b
– 500 °C.j	G	3,8 a	3,0 a	2,7 a	5,7 a	4,8 a	4,1 b
	M	3,3 a	2,3 a	3,4 a	4,0 b	3,1 c	4,4 b
	P	3,3 a	2,9 a	2,8 a	2,7 c	3,0 c	3,1 c
Vitesse de sénescence x 10^3							
– à 500 °C.j	G	2,8 c	17,8 b	12,6 b	3,0 b	3,8 b	33,6 a
	M	3,9 c	14,0 b	45,4 a	4,3 b	5,5 b	17,5 a
	P	0,4 c	11,5 b	11,4 b	2,2 b	6,2 b	20,9 a
Durée de vie (°C.j.f^{-1})	G	513 (0,4)	602 (1)	589 (1)	488 (1)	452 (0,5)	473 (2)
	M	508 (0,4)	496 (1)	499 (1)	462 (1)	420 (0,5)	435 (2)
	P	448 (0,4)	495 (1)	495 (1)	407 (1)	424 (0,5)	495 (1)

Vitesses d'apparition des feuilles

Au jour du baguage, le nombre de feuilles entièrement vertes des grosses talles est toujours supérieur ou égal à celui des 2 autres types (fig 2). On note par ailleurs des valeurs très différentes entre les repousses qui doivent dépendre de la structure des talles au moment de la coupe. Pour une même hauteur de coupe, une insertion des feuilles plus basse sur la gaine laisse plus de feuilles.

Le nombre de feuilles apparues en moyenne par jour diffère peu selon le type de talles. Il est significativement plus faible en R1.9. Exprimées en °C.j, les différences d'accroissements moyens ne sont plus significatives, toutefois elles sont toujours inférieures en R1.9.

La vitesse d'apparition des feuilles diminue au cours de chaque repousse (fig 2). Les calculs de pente effectués à partir des courbes ajustées (paramètres en annexe) montrent que les vitesses sont réduites d'environ 50% en R2.8 et R3.8 lorsque la somme de température passe de 100 à 500 °C.j (tableau III). En R1.9, la diminution est moindre. À 500 °C.j, les valeurs ne sont alors plus significativement différentes entre repousses.

Vitesse de sénescence et nombre de feuilles vertes

Les vitesses de sénescence des feuilles sont aussi variables entre repousses qu'entre types de talles (tableau III). Elles sont les plus élevées en R3.8 et R1.9.

Les sommes de température écoulées entre l'apparition d'une feuille et le début de sa sénescence ont une valeur moyenne de 510 °C.j (± 23, intervalle de confiance pour $\alpha = 0,05$), (tableau III).

Le nombre maximal de feuilles vertes est compris entre 2 et 3. Il est toujours le plus élevé pour les grosses talles et le plus faible pour l'un des 2 autres types de talles. Le nombre maximal de feuilles vertes, plus élevé en R2.8, provient d'une apparition plus rapide et d'une sénescence plus lente (tableau III).

Dactyle

Nombre de talles

La densité de talles est la plus élevée en R1.9. Les évolutions en cours de repousses sont non significatives (tableau III). Les talles G et M sont les plus représentées en R2.8 et R3.8. En R1.9, le pourcentage de grosses talles est faible, car ne sont considérées que les talles végétatives. La mortalité des talles baguées est faible, elle est au maximum de 20%.

Rythme d'apparition des feuilles

Le nombre de feuilles entièrement vertes au jour du baguage est nul, excepté en R1.9 (fig 2), en accord avec la hiérarchie des indices foliaires *(IFr)* observé en début de repousse.

Le nombre de feuilles apparues en moyenne par jour décroît de manière significative des grosses aux petites talles (tableau III). En R1.9, les valeurs sont inférieures d'environ 50% à celles observées en R2.8. Exprimées en fonction des sommes de température, les différences entre ces repousses sont réduites (30% environ), et on n'observe pas de différences significatives entre R3.8 et R1.9.

La vitesse d'apparition des feuilles tend à baisser au cours de la repousse, tout particulièrement en R2.8 et R3.8 (fig 2). Entre 100 et 500 °C.j, les vitesses correspondantes sont diminuées de plus de 50% en R2.8, et d'un peu moins pour les 2 autres repousses (tableau III).

Vitesse de sénescence et nombre de feuilles vertes

Le nombre de feuilles sénescentes s'accroît à un rythme similaire pour les 3 types de talles, sauf en R1.9, où une fois la sénescence des premières feuilles commencée, la vitesse est beaucoup plus élevée (fig 2).

La durée de vie des feuilles avant sénescence est en moyenne de 452 °C.j (± 32, intervalle de confiance pour $\alpha = 0,05$). Il n'apparaît pas de différence nette entre type de talles et de repousses (tableau III).

Le nombre maximal de feuilles vertes par talle varie de 2,4 à 4,2. Il est toujours le plus élevé pour les grosses talles. Le classement observé entre types de talles résulte de différences de vitesse d'apparition des feuilles, puisque les vitesses de sénescence sont similaires, mais aussi des valeurs initiales en R1.9 (tableau III).

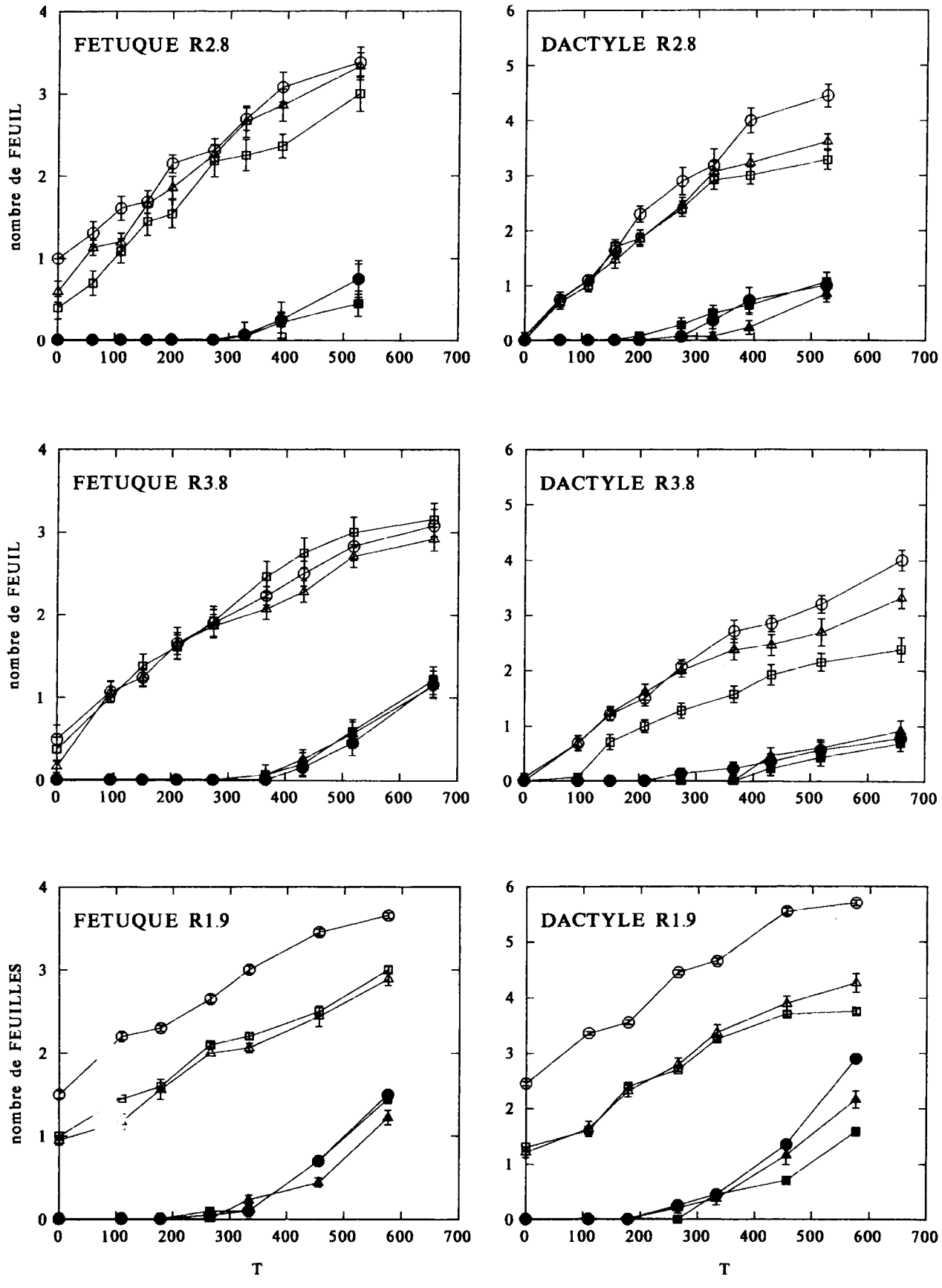

Fig 2. Nombre de feuilles apparues (O) et sénescentes (●) par talle de fétuque élevée et de dactyle en fonction des sommes de températures *(T)* pour les différentes repousses *Ri.j*, *i* étant le numéro de la repousse et *j* le dernier chiffre de l'année; talles type G (O), M (Δ) et P(□); l'écart type de la moyenne.

DISCUSSION

Durée du phyllochrone : effets de la compétition pour la lumière et de la température

Durée du phyllochrone et indice foliaire

La comparaison des phyllochrones montre un classement stable des espèces entre repousses. D'après les données des tableaux II et III, les phyllochrones moyens calculés sur la durée de la repousse sont, en °C.j de 83 (± 4,8, intervalles de confiance à 5%) pour la luzerne, 188 (± 30) pour le dactyle et 253 (± 21) pour la fétuque élevée. Les valeurs pour les graminées sont tout à fait voisines de celles calculées par ailleurs : 156 à 171 °C.j pour du dactyle en conditions contrôlées (Yu *et al*, 1975), 240 à 265 °C.j pour de la fétuque en plein champ en hiver (Lemaire, 1985). Ces valeurs moyennes reflètent cependant une forte variabilité entre périodes de croissance et au cours de celles-ci. Deux hypothèses peuvent être émises pour expliquer la diminution de vitesse d'apparition des feuilles au cours de la pousse. L'une concerne la compétition pour la lumière, l'autre correspond à l'effet de l'allongement de la gaine au cours de la repousse dans le cas des graminées (Grant *et al*, 1981), phénomène résultant sans doute lui-même d'une effet photomorphogénétique. En effet, l'apparition d'une nouvelle feuille correspond généralement à un accroissement de la longueur de la gaine, de telle sorte que le «trajet» à parcourir, et donc le temps nécessaire pour que la feuille émerge de la gaine, s'accroît avec le rang des feuilles.

Pour évaluer les effets de la compétition pour la lumière, nous avons exprimé les vitesses d'apparition des feuilles par degré-jour en fonction de l'indice foliaire : $(Fj-Fi)/(Tj-Ti)=f(IFi)$, où F est le nombre de feuilles par talle ou tige, T la somme de température, i et j sont des dates avec $i < j$ (figs 3 et 4). À cette fin, nous avons utilisé les modèles dont les paramètres sont indiqués en annexe.

Pour les tiges *B* de la luzerne, on observe des courbes d'allure nettement décroissante (fig 3). Pour des indices foliaires faibles, les vitesses d'apparition des feuilles sont les plus élevées en R2.5 et R3.5, mais c'est pour ces repousses qu'elles diminuent le plus rapidement de telle sorte que pour des *IF* voisins de 4, les écarts sont réduits.

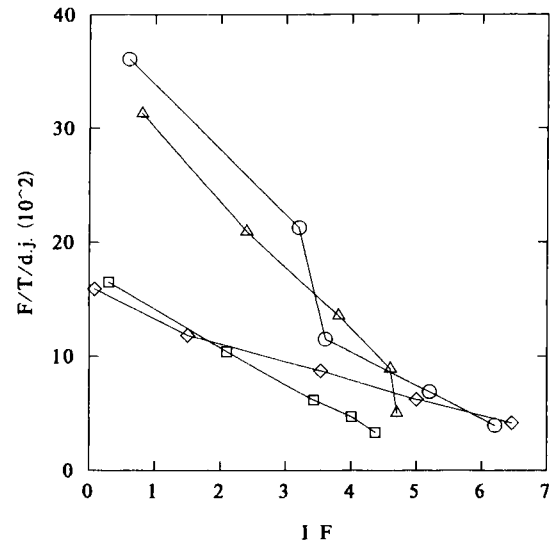

Fig 3. Vitesse d'apparition des feuilles de luzerne par tige de type B et par degré jour 10^2 ($F.T^{-1}.°C^{-1}.j^{-1}$) en fonction de l'indice foliaire; pour les repousses R2.5 (O), R3.5 (Δ), R4.5 (□), R3.6 (◊).

Pour les Graminées, on observe des courbes d'allure décroissante, excepté pour la fétuque en R1.9 (fig 4). Les enseignements bibliographiques sont contradictoires. Pour du ray-grass anglais, Robson (1974), signale une diminution de la vitesse d'apparition des feuilles en fonction de l'augmentation du rendement. Elle a été aussi observée sur fétuque élevée (Belanger, 1990) et sur trèfle blanc (Simon *et al*, 1989). Toutefois, pour des peuplements étudiés en hiver (Thomas et Norris, 1981) ou bien en condition de pâturage continu (Grant *et al*, 1983), de même que pour des cultures en cours d'installation (Davies et Thomas, 1983), ces ralentissements ne sont pas signalés. Mais pour tous ces derniers exemples, on peut penser qu'il n'y a pas ou peu de compétition pour la lumière, car l'indice foliaire est faible ou bien les plantes sont isolées.

Pour des valeurs d'$IF < 4$, les courbes du dactyle sont supérieures à celles de la fétuque élevée. Celles correspondant aux 3 types de talles de la fétuque sont bien regroupées au sein de chaque repousse. Par contre, pour le dactyle, on note une hiérarchie en fonction de la largeur des gaines. Cette observation nous amène à formuler l'hypothèse que des caractéristiques morphologiques pourraient être à l'origine de ces différences.

Compétition pour la lumière

Les mécanismes impliqués dans la compétition pour la lumière peuvent correspondre à un man-

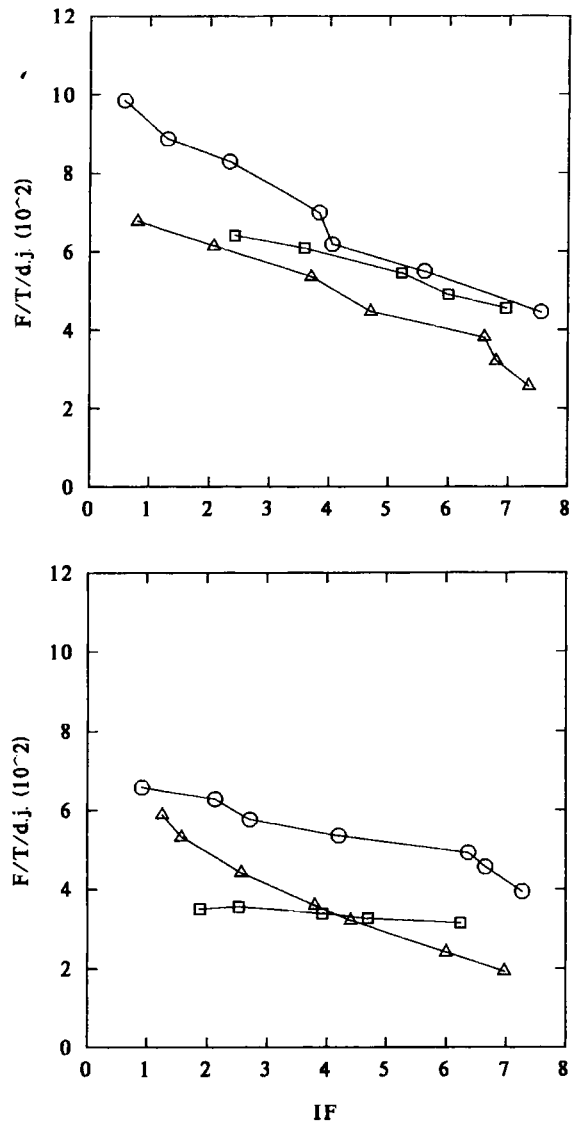

Fig 4. Vitesse d'apparition des feuilles de dactyle et de fétuque élevée par talle moyenne et par degré jour 10^2 ($F.T^{-1}.°C^{-1}.j^{-1}$) en fonction de l'indice foliaire; repousses R2.8 (O), R3.8 (Δ) et R1.9 (□).

que de substrats carbonés ou à une modification de la composition spectrale du rayonnement (Simon *et al*, 1989). Afin de les préciser, nous avons comparé le rythme d'apparition des feuilles des différentes tiges et talles en relation avec leurs caractéristiques.

Pour la fétuque élevée et le dactyle, des observations complémentaires sur les longueurs de gaine montrent que les différences entre types de talles sont faibles pour la fétuque (< 20%), mais très importantes pour le dactyle (presque du simple au double) (Duru *et al*, non publié). On peut penser que le plus faible taux d'apparition des feuilles pour les petites talles du dactyle provient d'un manque de substrats carbonés en relation avec un déficit de lumière plus important pour ces talles. Mais cette hypothèse ne suffit pas à elle seule dans la mesure où on observe également une baisse du rythme d'apparition des feuilles pour les grosses talles au cours d'une repousse. C'est la raison pour laquelle il nous semble vraisemblable que la qualité de la lumière soit aussi en jeu, comme cela a été observé pour le tallage (Casal *et al*, 1985). La baisse de la vitesse d'apparition des feuilles, bien plus rapide pour le dactyle que pour la fétuque pourrait dépendre d'un seuil de sensibilité plus bas à la compétition pour la lumière.

Pour la luzerne, le ralentissement du rythme d'émission des feuilles est observé bien avant la floraison, de telle sorte que l'on ne peut invoquer uniquement une relation avec la phénologie. Afin d'interpréter les différences entre les 2 types de tiges, nous avons émis l'hypothèse que les différences de comportement pouvaient dépendre des états initiaux : les tiges les plus courtes seront soumises à une plus forte compétition pour la lumière. On constate effectivement que c'est en R3.6 où les vitesses d'apparition sont significativement différentes que l'écart de longueur entre les 2 types de tiges est le plus important. On peut en déduire que les tiges les plus courtes en début de pousse ont été pénalisées, suite à un déficit de substrats carbonés. La même interprétation peut être suggérée pour expliquer les différences entre repousses. Les vitesses d'apparition les plus élevées sont observées pour les repousses R2.5 et R3.5 où les indices foliaires résiduels sont les plus importants.

Effet des températures

Pour les Graminées, il apparaît nettement une réduction des écarts de phyllochrones entre repousses lorsqu'on les exprime en °C.j plutôt qu'en j. Cela indique que la température est sans doute un des facteurs déterminants du rythme d'apparition des feuilles. Cependant, on ne peut faire une démonstration fiable dans la mesure où, en plein champ, température et rayonnement sont liés (tableau I). La prise en compte des 2 variables selon le modèle proposé par Scaife *et al* (1987), ne permet pas de réduire les écarts entre repousses. Le rayonnement n'est généralement pas invoqué dans des études en milieu contrôlé (Robson *et al*, 1989), c'est la raison pour laquelle nous analyserons la variabilité en relation avec la température. Les

légères déficiences de nutrition azotée observées pour la fétuque en R2.8 et R3.8 (tableau I) ne semblent pas avoir eu un effet important, conformément aux références bibliographiques, puisque le classement des courbes entre repousses est similaire pour les 2 Graminées.

Les différences observées en début de repousse, donc en l'absence de compétition pour la lumière, montrent que les facteurs climatiques propres à chaque repousse ont pu avoir une influence déterminante. La vraisemblance de cette hypothèse est renforcée par la comparaison du nombre de feuilles apparues par °C.j au cours d'une repousse donnée pour les 2 Graminées. On observe des courbes d'allures semblables alors qu'une comparaison des 3 repousses d'une même espèce ne montrerait pas de tendance claire. Ces observations signifient que des effets du milieu propres à chaque repousse ont été déterminants.

En début de repousse, les températures moyennes journalières sont de 10–11 °C en R1, 16–17 °C en R2 et 19–20 °C en R3. Pour des valeurs d'indices foliaires de 3, c'est-à-dire avant compétition pour la lumière, les vitesses d'apparition des feuilles par °C.j des talles moyennes sont respectivement de 4, 6 et 4 pour la fétuque, et de 6, 8 et 6 pour le dactyle. En tenant compte des 3 types de talles, le classement des repousses reste inchangé. Pour des valeurs d'*IF* > 4, on note que le rythme d'apparition des feuilles décroît le moins vite en R1.9. Mais au cours de cette pousse, les températures moyennes sont croissantes (de 10 °C à 15 °C), contrairement aux 2 autres. On peut penser que l'effet négatif de la compétition pour la lumière est limité par des températures de plus en plus favorables pour l'apparition des feuilles. Pour ces 2 espèces, on observe donc une réduction du phyllochrone entre 11 et 16 °C, mais une augmentation entre 16 et 19 °C.

Les essais de Robson (1972 et 1973), conduits en chambre de culture, montrent une diminution du phyllochrone entre 10 et 15°C, puis une augmentation pour les températures supérieures, dans la mesure où on ne considère que les données pour lesquelles les températures de jour sont supérieures à celles de nuit afin de se rapprocher des conditions de plein champ. Ces résultats confirment ceux obtenus par Cooper (1964) pour plusieurs populations de dactyle et de ray-grass anglais. Autrement dit, même en l'absence de compétition pour la lumière, le rythme d'apparition des feuilles ne serait pas une fonction linéaire de la température. Nos données obtenues en plein champ sont cohérentes avec ces références, mais le nombre de nos données est insuffisant pour envisager une modélisation.

Pour la luzerne, Sato (1971), Pearson et Hunt (1972) ont montré que le rythme d'apparition des feuilles s'accroît jusqu'à des températures voisines de 30 °C alors que la taille des folioles est maximale à 20 °C (Field *et al*, 1976). Les températures ne seraient donc pas à l'origine des différences de vitesses d'apparition des feuilles entre repousses. Ainsi, nous ne sommes pas en mesure d'interpréter les valeurs les plus basses observées en R4.4 et R3.6. On peut néanmoins émettre l'hypothèse d'un effet de la quantité de carbone disponible sur l'apparition des feuilles (réserve ou surface foliaire).

Vitesse de sénescence des feuilles et nombre de feuilles vertes : effets des caractéristiques morphogénétiques des espèces et de la compétition pour la lumière

En considérant l'ensemble des données dont nous disposons, les durées de vie des feuilles (°C.j) avant l'apparition de la sénescence sont nettement différentes d'une espèce à l'autre : 452 (± 20) pour le dactyle, 516 (± 32) pour la fétuque et 705 (± 54) pour la luzerne. Pour la fétuque, ces valeurs sont voisines de celles observées en hiver par Lemaire (1985).

L'augmentation plus rapide du nombre de feuilles sénescentes pour la fétuque et le dactyle en R1.9 peut-être interprétée par une auto-ombrage des feuilles de la base (Warndorff *et al*, 1987) plus importante pour ces repousses en liaison avec des rendements plus élevés (tableau IV). Il s'en suit une diminution du nombre de feuilles complètement vertes en fin de repousse.

Une fois la première feuille sénescente, le nombre de feuilles vertes reste relativement constant pour chacune des espèces, comme observé pour d'autres Graminées fourragères (Vine, 1983; Lemaire, 1985; Davies, 1988), hormis le cas de figure décrit ci-dessus. Pour la luzerne, on peut penser que le prolongement des durées de repousse aurait conduit à un arrêt d'émission de nouvelles feuilles à partir de la floraison. Il en aurait résulté une diminution du nombre de feuilles vertes.

Tableau IV. Nombre de j de repousse après défoliation pour atteindre l'indice foliaire 3 et rendement en matière sèche en dernière semaine de repousse (t.ha^{-1}).

Espèces	*Repousses*	*Nombre de jours après coupe pour atteindre* IF = *3*	*Rendement (t/ha) en dernière semaine de repousse*
Luzerne	R2.5	11	6,8
	R3.5	13	4,9
	R4.5	16	2,6
	R3.6	14	4,3
	R3.6 *(di)*	19	4,3
Fétuque	R2.8	11	3.6
	R3.8	8	4,3
	R1.9	16	4,7
Dactyle	R2.8	10	3,3
	R3.8	10	3,5
	R1.9	16	4,2

Apparition et mortalité de tiges et de talles

Concernant les Graminées, le rythme d'apparition des talles est étroitement dépendant du rythme d'apparition des feuilles (notion de *site filling*, Davies, 1977), tant qu'il n'y a pas de compétition pour la lumière (Simon et Lemaire, 1987). Dans les conditions de notre étude, un indice foliaire égal à 3 est atteint très rapidement après le début de la repousse, de telle sorte que les possibilités de tallage sont limitées (tableau IV). Il en résulte que l'accroissement d'indice foliaire n'est permis que par l'apparition et l'élongation des feuilles sur les talles présentes en début de repousse. Lorsqu'au cours de la repousse la mortalité de talle est importante (fétuque, R1.9), on peut penser que ce sont les talles les plus petites qui sont particulièrement concernées (Ong, 1978), de telle sorte que la perte de carbone au niveau du couvert végétal est faible, surtout si une partie a été remobilisée auparavant.

Pour la luzerne, les différences de taux de mortalité observées au cours d'une même repousse pour les tiges baguées ou pour l'ensemble des tiges sont les plus importantes en 1986. Elles peuvent provenir de l'échantillonnage. En effet, la longueur moyenne des tiges baguées est toujours supérieure à la longueur moyenne des tiges du peuplement (tableau V); mais les écarts sont particulièrement importants en R3.6 et en R3.5. Dès lors, on peut penser que plus l'écart de taille entre les tiges baguées et l'ensemble des tiges du peuplement est important, moins ces tiges baguées seront soumises à la compétition. Cette hypothèse peut être partiellement vérifiée à partir des tiges baguées en comparant en début de repousse le nombre de nœuds moyens de toutes les tiges présentes ou celui correspondant uniquement aux tiges vivantes en fin de repousse (tableau V). On remarque alors que c'est pour les repousses où l'écart entre les 2 mesures est le plus élevé (R2.5 et R3.5) que la mortalité des tiges est la plus importante. Cela signifie que les tiges qui sont mortes devaient être plus jeunes ou moins développées que les autres, dès le début de la repousse. Elles sont donc soumises à une plus grande compétition pour la lumière et les éléments minéraux. De même que pour les Graminées, on peut penser que la perte de carbone au niveau du couvert est assez faible.

Tableau V. Comparaison de longueurs de tiges de luzerne en première semaine de repousse pour les tiges du peuplement *(T)* et les tiges baguées *(A, B)*; nombre de nœuds par tige en deuxième semaine (S_2) pour les tiges vivantes en S_2 ou uniquement pour les tiges restant vivantes en S_6.

Repousses		*Peuplement*	*Tiges baguées*		
		Longueur de tige en S_1 *(cm)*	*Longueur de tige en* S_1 *(cm)*	*Nombre de nœuds par tige en* S_2 *pour les tiges vivantes en* S_2	S_6
R2.5	*T*	5,6			
	A		3,4	9,6	10,3
	B		3,4	8,7	9,3
R3.5	*T*	5,1			
	A		6,7	8,3	8,8
	B		6,7	8,3	8,8
R4.5	*T*	1,6			
	A		2,9	6,8	6,9
	B		2,3	7,9	8,1
R3.6	*T*	1,2			
	A		2,0	6,2	6,4
	B		5,5	7,8	7,8
R3.6 (d)					
	T	2,0			
	A		3,1	6,2	6,2
	B			8,2	8,3

CONCLUSION

La comparaison des 3 espèces étudiées montre que les durées de vie des feuilles sont différentes et caractéristiques d'une espèce donnée. Toutefois, les écarts de phyllochrones sont plus importants, de telle sorte que le nombre maximal de feuilles vertes est très différent entre espèces. Il en résulte que les comparaisons de productivité de ces espèces doivent être réalisées d'autant plus tôt que la durée de vie des feuilles est courte (Lemaire, 1991). C'est le cas du dactyle dans la présente étude.

Pour chacune des espèces, nous avons observé 2 principaux facteurs de variation du phyllochrone. Au cours de la pousse, il augmente du fait d'une plus grande compétition pour la lumière. Les variations entre périodes sont moins importantes qu'au cours de la pousse. Pour les Graminées, nous avons observé des valeurs minimales lorsque la température moyenne journalière est de 16 °C. Pour des valeurs inférieures ou supérieures, le phyllochrone est plus élevé. Néanmoins, les différences de valeurs entre périodes sont moindres lorsqu'elles sont exprimées en °C.j plutôt qu'en j, ce qui nous conduit à conserver en l'état actuel des connaissances une re-

Annexe. Paramètres des modèles d'apparition et de sénescence des feuilles en fonction des températures cumulées depuis le début de la repousse; modèle monomoléculaire (apparition) et logistique (sénescence); etr : écart type résiduel; toutes les régressions sont significatives ($p < 0{,}001$).

Espèce	*Repousse*	*Type talle ou tige*	*Apparition de feuilles* a	b	c	*etr*	*Senescence de feuilles* a	b	c	*etr*
			$y = a^*(1-b.e^{-ct})$				$y = a/(1-b\cdot e^{-ct})$			
D	R2.8	G	7,81	7,88	0,001 7	0,16	1,35	4 537	0,022	0,018
		M	5,49	5,47	0,002 2	0,15	1,30	4 352	0,020	0,016
		P	4,17	4,23	0,003 2	0,14	1,16	169	0,014	0,043
	R3.8	G	7,27	7,28	0,001 2	0,11	0,86	163	0,011	0,025
		M	4,22	4,17	0,002 1	0,11	0,91	6 230	0,019	0,08
		P	4,18	4,33	0,001 4	0,16	0,72	7 287	0,018	0,032
	R1.9	G	8,14	5,74	0,001 6	0,20	4,83	422	0,011	0,044
		M	8,36	7,28	0,001 0	0,16	2,88	413	0,012	0,033
		P	5,43	4,28	0,001 8	0,23	3,18	271	0,010	0,011
F	R2.8	G	7,23	6,27	0,001 0	0,10	0,80	44 121	0,0025	0,009
		M	5,95	5,36	0,001 4	0,09	0,77	305	0,012	0,009
		P	4,86	4,53	0,001 7	0,09	0,46	255 316	0,032	0,009
	R3.8	G	4,74	4,25	0,001 5	0,005	1,37	15 881	0,017	0,019
		M	3,53	3,28	0,002 5	0,11	1,23	20 023	0,019	0,024
		P	4,38	4,04	0,002 0	0,09	1,28	33 353	0,010	0,021
	R1.9	G	5,54	4,00	0,001 3	0,09	1,76	5 384	0,018	0,02
		M	11,2	10,40	0,000 4	0,11	5,40	862	0,0096	0,005
		P	8,2	7,20	0,000 5	0,09	1,60	14 492	0,0204	0,011
L	R2.5	*A*	16,4	18,90	0,004 3	0,40	7,38	11,0	0,0051	0,30
		B	17,22	17,54	0,003 0	0,50	5,43	16,1	0,0059	0,33
	R3.5	*A*	16,33	16,83	0,003 5	0,39	4,34	78,9	0,0080	0,17
		B	16,33	16,35	0,002 8	0,36	4,76	49,1	0,0071	0,25
	R4.5	*A*	11,24	9,16	0,002 9	0,30	3,81	5 208	0,0144	0,05
		B	14,25	13,65	0,002 9	0,67	3,79	278	0,0089	0,02
	R3.6	*A*	13,03	10,14	0,002 1	0,17				
		B	25,76	22,45	0,001 2	0,09				
	R3.6 (di)	*A*	16,92	13,19	0,001 1	0,19				
		B	23,21	19,50	0,001 4	0,19				

lation linéaire entre l'apparition des feuilles et les températures.

Pour des repousses où les conditions de croissance sont favorables (température, eau, azote), la croissance foliaire après une défoliation provient de l'apparition et de l'élongation de nouvelles feuilles et non de l'accroissement du nombre de talles ou tiges. Il en résulte qu'une fois le nombre maximal de feuilles vertes atteint il n'y aura élongation foliaire par talle que si la nouvelle feuille apparue est plus longue que celle devenue sénescente de façon à compenser le ralentissement d'apparition de feuilles.

De ces comparaisons, on peut déduire un certain nombre de règles de conduite des prairies en fonction des objectifs visés.

La fétuque élevée pourrait être un meilleur partenaire que le dactyle à associer à une luzerne dans la mesure où les durées de vie des feuilles sont les moins différentes. Mais on peut penser que l'inconvénient majeur sera l'ombrage de la Graminée par la luzerne, compte tenu des différences de port des feuilles, ce qui risque d'accroître la quantité de matériel sénescent de la graminée.

S'agissant du choix de la date de récolte des graminées, il convient de récolter avant apparition de la sénescence pour assurer une valorisation optimale du rayonnement. En conséquence, un dactyle devra être récolté plus tôt qu'une fétuque élevée. Si l'on souhaite minimiser les pertes par sénescence, cette date de récolte devra être d'autant plus rapprochée de la précédente que la surface de feuilles résiduelles est élevée. Ces données pourraient être mises à profit pour décider du rythme de défoliation de prairies utilisées en pâturage tournant, notamment en fonction de l'état de l'herbe après un pâturage. Le choix de l'intervalle entre 2 défoliations successives pourrait être basé sur le cumul de températures, plutôt que le nombre de jours de repousse.

REMERCIEMENTS

Nous tenons remercier D Wallach (INRA Toulouse) pour ses conseils en statistiques lors du traitement des données.

RÉFÉRENCES

Belanger G (1990) Influence de la fertilisation azotée et de la saison sur la croissance, l'assimilation et la répartition du carbone dans un couvert de fétuque élevée en conditions naturelles. Thèse, université de Paris-Sud, Orsay

Brereton AJ, Caron OT, O'Keefe WF (1985) Tissue turnouver in perennial ryegrass during winter. *J Agric Res* 24, 49-62

Casal JJ, Deregibus VA, Sanchez RA (1985) Variations in tillering dynamics and morphology in *Lolium multiflorum* vegetative and reproductive plants as affected by differences in red/far-red irradiation *Ann Bot* 56, 553-559

Cooper JP (1964) Climatic variation in forage grasses. I. Leaf development in climatic races of *Lolium* and *Dactylis*. *J Appl Ecol* 1, 45-61

Davies A (1977) Structure of the grass sward. *In: Proceeding of the international meeting on animal production from temperate grasslands.* Dublin 32-44

Davies A (1988) The regrowth of grass swards. *In: The grass crop* (Jones MB, Lazenby A, eds) 85-117

Davies A, Thomas H (1983) Rate of leaf and tiller production in young spaced perennial ryegrass plants in relation to soil temperature and solar radiation. *Ann Bot* 57, 591-592

Duru M (1992) Diagnostic de la nutrition minérale de prairies permanentes au printemps. I. Établissement de références. *agronomie* 12, 214-233

Duru M, Langlet A (1988) Indice foliaire, structure du peuplement de tiges et biomasse des repousses d'une luzerne irriguée. *agronomie* 8, 39-47

Duru M, Langlet A, Rouziès S (1989) Stand characteristics of irrigated cocksfoot regrowths and leaf area increasing. *In: XVI Int Grass Congr.* Nice, 509-510

Dufour L, Faucher M, Lemaire G (1989) Étude des transferts d'assimilats entre tiges de luzerne (*Medicago sativa* L) par l'utilisation du $^{14}CO_2$. *agronomie* 9, 377-382

Field TRO, Pearson CJ, Hunt LA (1976) Effects of temperature on the growth and development of alfalfa. *Herb Abstr* 46, 145-150

Gosse G, Lemaire A, Chartier M, Belfourier F (1988) Structure of a lucerne population (*Medicago sativa* L) and dynamics of stem competition for light during regrowth. *J Appl Ecol* 25, 609-617

Grant SA, Barthams GT, Torvell L (1981) Components of regrowth in grazed cut *Lolium perenne* swards. *Grass Forage Sci* 36, 155-68

Grant SA, Bartham GT, Torsell L, King J, Smith HK (1983) Sward management, lamina turnover and tiller population density in continuously stocked *Lolium perenne* dominated swards. *Grass Forage Sci* 38, 333-344

Lemaire G (1985) Cinétique de croissance d'un peuplement de fétuque élevée pendant l'hiver et le printemps. Thèse de doctorat d'Etat, université de Caen

Lemaire G (1991) Productivité des peuplements prairiaux : caractérisation et diagnostic. *Fourrages* 127, 259-272

Lemaire G, Gastal F, Salette J (1989) Analysis of the effect of N nutrition on dry matter yield of a sward by reference to potential yield and optimum N content. *In: XVI Int Grassl Congr*, Nice, France, 179-180

Ong CK (1978) The physiology of tiller death in grasses. 1. The influence of tiller age, size and position. *J Br Grassl Soc* 33, 197-203

Parsons AJ, Robson MJ (1980) Seasonal changes in the physiology of S24 perennial ryegrass. 1. Response of leaf extension to temperature during the transition from vegetation to reproductive growth. *Ann Bot* 46, 435-444

Pearson CJ, Hunt LA (1972) Effects of temperature on primary growth and regrowths of alfalfa. *Can J Plant Sci*, 1017-1027

Pollock CJ and Jones T (1979) Seasonal patterns in fructoran metabolism in forage species. *New Phytol* 8, 9-15

Robson MJ (1972) The effect of temperature on the growth of S170 tall fescue. I. Constant temperature. *J Appl Ecol* 9, 647-657

Robson MJ (1973) The growth and development of simulated swards of perennial ryegrass. I. Leaf growth and dry weight change is related to the ceiling yield of a seedling sward. *Ann Bot* 37, 487-500

Robson MJ (1974) The effect of temperature of the growth of S170 tall fescue. III. Leaf growth and tiller production as affected by transfer between contrasting regimes. *J Appl Ecol* 11, 265-279

Robson MJ, Parsons AJ, Williams TE (1989) Herbage production: grass and legumes. *In: Grass. Its production and utilization* (Holmes W, ed) 7-88

Sato K (1971) Growth and development of alfalfa plant under controlled environment. I. The effects of daylength and temperature on the growth and chemical composition. *Proc Crop Sci Soc Jpn* 40, 120-126

Scaife A, Cox EF, Morris GEL (1987) The relationship between shoot weight, plant density and time during the propagation of four vegetable species. *Ann Bot* 59, 325-334

Simon JC, Lemaire G (1987) Tillering and leaf area index in grasses in the vegetative phase. *Grass For Sci* 42, 383-380

Simon JC, Gastal F, Lemaire G (1989) Compétition pour la lumière et morphologie du trèfle blanc (*Trifolium repens* L) : émission des feuilles et des ramifications. *agronomie* 9, 383-389

Takasaki Y, Oizumi M, Nojama H (1989) Effects of defoliation on the difference in growth between large and small plants in swards. *In: XVI Int Grassl Congr*, Nice, France, 748-749

Thomas H, Norris JB (1981) The influence of light and temperature during winter in growth and death in simulated swards of *Lolium perenne. Grass For Sci* 36, 107-116

Vine DA (1983) Sward structure changes within a perennial ryegrass sward: leaf appearance and death. *Grass Forage Sci* 38 (4), 231-242

Warndorff M, Dourat A, Kipnis T (1987) The effect of tiller lenght and age on herbage quality of hybrid pennisetum canopies. *Neth J Agric Sci* 35-21-28

Wilman D, Mohamed AA (1980) Early spring and late autumn response to applied nitrogen in four grasses. 2. Leaf development. *J Agric Sci Camb* 94, 443-453

Woodward FI, Sheehy JE (1979) Microclimate, photosythesis and growth of lucerne (*Medicago sativa* L) II. Canopy structure and growth. *Ann Post* 44, 709-719

Yu O, Gintzburger G, Gounot M (1975) Modèle de fonctionnement d'un peuplement de dactyle en phase végétative. Approche morphogénétique. *Oecol Plant* 10, 2, 107-139