HAL
open science

# Essai d'elaboration d'un schema global de la croissance des graminees fourrageres

M. Gillet, Gilles G. Lemaire, Ghislain Gosse

## To cite this version:

M. Gillet, Gilles G. Lemaire, Ghislain Gosse. Essai d'elaboration d'un schema global de la croissance des graminees fourrageres. Agronomie, 1984, 4 (1), pp.75-82. hal-02727239

**HAL Id: hal-02727239**

**https://hal.inrae.fr/hal-02727239v1**

Submitted on 2 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*, 1984, **4** (1), 75-82.

# Essai d'élaboration d'un schéma global de la croissance des graminées fourragères

Michel GILLET, Gilles LEMAIRE & Gislain GOSSE (*)

*I.N.R.A., Station d'Amélioration des Plantes fourragères, F 86600 Lusignan*
*(*) I.N.R.A., Laboratoire de Bioclimatologie, La Minière, F 78280 Guyancourt*

RÉSUMÉ

Nous proposons une hypothèse pour rendre compte de faits connus : l'azote, l'eau, la température, les états de développement agissent beaucoup moins sur la photosynthèse que sur la croissance. Leur action sur cette dernière se présente toujours de la même manière, c'est-à-dire qu'elles modulent le comportement de la plante entre deux pôles :
• forte croissance : le carbone est investi d'abord dans la croissance aérienne, au détriment des parties non photosynthétisantes. Il en résulte en principe une meilleure interception de la lumière, et le supplément de carbone capté permet ensuite une meilleure croissance de la plante entière. Mais parfois une croissance trop rapide entraîne un épuisement des réserves carbonées et la mort de la plante.
• faible croissance : le carbone est dirigé surtout vers les réserves et/ou les racines.
D'après notre hypothèse, la croissance ne serait pas déterminée par la photosynthèse. Il existerait un « programme » potentiel de croissance aérienne, lié aux états d'induction (« mémoire » de la plante). L'azote, l'eau, la température pourraient limiter la réalisation de ce potentiel. La croissance ainsi déterminée orienterait la destination du carbone par simple effet de « puits ».

**Mots clés additionnels :** *Croissance, graminées fourragères, induction, azote, température, eau, photosynthèse, organogenèse, différenciation.*

SUMMARY

*A tentative general view of the growth of forage grasses*

We propose a hypothesis to account for the following known facts : nitrogen, water, temperature developmental status cause photosynthesis to vary much less than growth. Their action on the latter always occurs in the same way, i.e. by orientating the plant between two types of behaviour :
• strong growth : carbon is invested chiefly in shoot growth, to the prejudice of non-photosynthesizing plant parts. This generally results in better light interception and thereafter the extra carbon obtained allows a better growth of the whole plant. But sometimes a too rapid growth brings about an exhaustion of carbohydrate reserves and the death of the plant.
• weak growth : carbon is mainly directed towards reserves and/or roots.
According to our hypothesis, growth is not determined by photosynthesis. We suppose a « potential program » of shoot growth, related to induction status (« memory » of the plant). Nitrogen, water, temperature could limit the realization of this potentiality. Growth determined in this way would orientate the destination of carbon, simply by the « sink » effect.

**Additional key words :** *Growth, forage grasses, induction, nitrogen, temperature, water, photosynthesis, organogenesis, differentiation.*

## I. INTÉRÊT DES GRAMINÉES FOURRAGÈRES POUR L'ÉTUDE DE LA CROISSANCE DES VÉGÉTAUX

La croissance des végétaux peut être définie comme l'augmentation de leur poids avec le temps. Elle résulte d'interactions complexes entre facteurs externes (facteurs nutritionnels, température, eau, etc.) et facteurs internes, liés en particulier aux états de développement (mise à fleurs, etc.). Ces phénomènes existent en permanence dans la vie de tous les végétaux.

Il y a aussi, à certaines périodes, des migrations de substances vers des organes de réserves spécialisés : réserves réutilisées ensuite pour la plante elle-même (bulbes, etc.) ou perdues pour cette plante car destinées à la descendance sexuelle (graines) ou végétative (caïeux, bulbilles, tubercules, etc.).

Enfin, chez certaines familles (légumineuses, etc.), les phénomènes de nutrition se compliquent du fait d'interactions avec des organismes-hôtes (symbioses, parasitismes, etc.).

Les graminées fourragères ne sont pas habituellement en symbiose importante avec d'autres organismes. Contrairement à beaucoup de plantes cultivées, l'homme y utilise, non pas un organe de réserves spécialisé, mais la plante presque entière (c'est-à-dire la partie aérienne) à l'exclusion des organes de réserves, car on récolte très généralement avant la formation des graines. On a donc été amené à

étudier les phénomènes de croissance, sans interférence avec les problèmes de migrations, ni de relations avec des hôtes. De plus, les « récoltes » pouvant avoir lieu à n'importe quel moment, c'est d'un point de vue dynamique qu'il a fallu étudier cette croissance. Par ailleurs, ces plantes sont toujours plus ou moins pérennes et soumises à des alternances de coupes (suppression de parties aériennes) et de repousses : pour que tout cela soit assuré dans de bonnes conditions, il a fallu étudier la croissance de toute la plante, parties souterraines comprises. Enfin, les phases végétatives et reproductrices y sont relativement séparées dans le temps ; ceci, joint à l'existence d'une croissance presque en toutes saisons, rompt les corrélations entre tous les facteurs de la croissance que l'on rencontre si fréquemment dans bien des plantes à vie courte, poussant à une saison donnée et soumises à une seule récolte.

Les graminées fourragères amènent donc le chercheur à centrer sa réflexion sur ceux des phénomènes de croissance qui sont communs à tous les végétaux : rôles de la nutrition, de l'eau, de la température, de l'état de développement.

On sait beaucoup de choses sur l'action de tous ces facteurs ; mais ce que l'on sait est plus qualitatif que quantitatif : la réponse de la plante à tel facteur est plus ou moins intense selon le cas et on sait mal prédire cette réponse. A notre avis, ce qui serait le plus nécessaire pour y arriver, ce serait un schéma global permettant de comprendre les interactions entre tous les facteurs. Ayant été amenés à en concevoir un comme hypothèse de base de nos travaux, nous pensons utile de le proposer ici. En effet, si diverses équipes songent à ce problème en des termes parfois proches des nôtres (Ch. POISSON, comm. pers.), un tel schéma d'ensemble n'a jamais, à notre connaissance, été publié.

## II. RAPPELS SOMMAIRES DE BIOLOGIE DES GRAMINÉES FOURRAGÈRES

Morphologiquement, une plante de graminée est un ensemble de ramifications, les talles, pourvues chacune de tout ce qui lui est nécessaire pour vivre : feuilles, tige, racines.

Une talle végétative a généralement une tige court-nouée et sa croissance est indéfinie par émission incessante de feuilles, tandis que les plus anciennes meurent. Il y a donc renouvellement permanent.

Quand une talle devient reproductrice, sa tige s'allonge, son apex cesse d'émettre des feuilles pour donner naissance à une inflorescence. Quand sur celle-ci, les graines sont mûres, la talle meurt. Sa croissance est donc limitée.

Chez les graminées fourragères de nos pays (Festucoïdées), au printemps, la plupart des talles sont reproductrices ; aux autres saisons, il est fréquent de n'avoir, pratiquement, que des talles végétatives.

Il est rare qu'une talle de graminée puisse accomplir jusqu'au bout son cycle reproducteur : les prairies sont en effet coupées plus ou moins souvent, par une machine ou par un animal. Ces coupes privent les plantes de tout leur appareil photosynthétique ou presque : il reste un « chaume » avec beaucoup de débris et peu d'organes verts.

Les plantes survivent à ces coupes et repoussent, grâce à des glucides de réserve. Chez les Festucoïdées, ce sont des glucofructosanes moyennement polymérisés, la plupart encore solubles, qui se concentrent non pas dans des organes spécialisés, mais dans la base des parties aériennes : la teneur de ces dernières en fructosanes suit un gradient qui croît vers le bas. Ainsi, une coupe laisse-t-elle sur place les parties les plus riches en réserves et celles-ci sont mises à contribution pour la repousse, en attendant qu'une nouvelle photosynthèse vienne prendre le relais (SULLIVAN & SPRAGUE, 1949, 1953 ; SPRAGUE & SULLIVAN, 1950 ; MAY, 1960 ; LEFEBVRE & JOLIET, 1967, 1968 ; LEFEBVRE-DROUET, 1970, 1973 ; BOOYSEN & NELSON, 1975).

Enfin, les prairies de graminées forment, quelques semaines après chaque coupe, des peuplements extrêmement denses dont les couches supérieures captent la quasi totalité de la lumière de sorte que les couches inférieures en manquent. Il est donc probable que la nutrition carbonée soit souvent limitante, soit par manque d'organes verts, soit par manque de lumière.

## III. L'ACTION DE FACTEURS TRÈS VARIÉS SUGGÈRE UN MÉCANISME UNIQUE

A l'état reproducteur, une graminée a une croissance beaucoup plus rapide qu'à l'état végétatif. Son rapport « organes verts/plante entière » est également beaucoup plus élevé, ce qui fait penser que les *états de développement* ont un rôle d'orientation sur le type de croissance de la plante.

Le même rôle orientatif est souvent attribué à *l'azote* : selon l'expression bien connue des agriculteurs, cet élément « fait pousser » ; en outre, il déplace, lui aussi, l'équilibre de la plante vers ses parties photosynthétiques.

Une augmentation de *température* aboutit exactement au même résultat immédiat, de sorte que ce facteur est, lui aussi, considéré comme ayant un rôle d'orientation instantanée (indépendamment du rôle inductif des températures basses, ou très élevées).

Ces 3 facteurs ont donc des effets apparemment semblables. Ils agissent sur la photosynthèse, mais celle-ci y réagit selon des courbes beaucoup plus plates que la croissance des parties aériennes. Cela signifie que, quand l'un de ces facteurs accélère la croissance aérienne, il ne peut accélérer dans les mêmes proportions la croissance de la plante entière, faute d'augmenter suffisamment la photosynthèse. Celle-ci sera augmentée plus tard, quand, grâce au supplément de croissance aérienne, plus de lumière aura été captée.

Cette accélération de la croissance des parties aériennes peut même s'effectuer au détriment des zones racinaires qui voient leur croissance ralentir, ou vont même jusqu'à perdre du poids, et ce n'est qu'après quelques semaines que leur croissance reprend (WEINMANN, 1948 ; SULLIVAN & SPRAGUE, 1949, 1953 ; TROUGHTON, 1960 ; BROUWER, 1962 ; BROWN & BLASER, 1965 ; AUDA *et al.*, 1966 ; COLBY *et al.*, 1966 ; LEFEBVRE & JOLIET, 1967, 1968 ; RYLE, 1970 ; BURNS, 1972 ; LECHTENBURG *et al.*, 1972 ; JUNG *et al.*, 1974 ; ROBSON & PARSONS, 1977 ; MISLEVY *et al.*, 1978 ; CALOIN *et al.*, 1980 ; ROBELIN & GILLET, 1983).

On sait maintenant que tout ceci est vrai également de l'action de *l'eau*. Si en effet la sécheresse affecte bien la photosynthèse, ce n'est pas son premier effet : elle ralentit d'abord la croissance des parties aériennes en ralentissant l'élongation cellulaire de leurs méristèmes (JOHNS, 1978 ; LEAFE *et al.*, 1978). Ceci s'accompagne d'une augmentation des glucides des réserves (HORST & NELSON, 1979).

Quant aux facteurs qui jouent directement sur la nutrition carbonée (énergie lumineuse, teneur en $CO_2$ de l'atmosphère), ils ont l'effet inverse : si cette nutrition est insuffisante, ce sont surtout les parties non photosynthétisantes qui en souffrent (BROUWER, 1962 ; RYLE & POWELL, 1976). Ceci fait attribuer à ces facteurs un rôle d'orientation, inverse de celui dont nous parlions plus haut. Mais n'oublions pas que le carbone, élément de base de toutes les

molécules de la plante, est le seul élément capable d'une sorte d'auto-approvisionnement : sa répartition dans la plante contrôle en effet la proportion d'organes photosynthétiques. Il est ainsi soumis à la même logique « d'investissement » que l'argent en économie.

Tout semble donc se passer comme s'il existait dans la plante une sorte de mécanisme de régulation de la croissance, dont le carbone serait l'objet et dont les autres éléments qui agissent de façon instantanée et importante sur la croissance seraient les acteurs ou les moyens. Ce mécanisme commanderait le comportement de la plante entre 2 pôles :

- Comportement de forte croissance : le carbone est investi surtout dans la croissance aérienne, au besoin au détriment des parties non photosynthétisantes de la plante. Il en résulte, en principe, une plus grande captation de la lumière, donc une plus grande photosynthèse et une plus grande croissance de la plante entière, organes non photosynthétiques compris, après un certain délai. C'est un comportement d'*investissement-expansion.* Naturellement, cet investissement en carbone n'est « rentable », pour la plante, que s'il permet une plus forte captation de la lumière, c'est-à-dire si le rayonnement n'était pas déjà presque entièrement intercepté. D'autre part, ce comportement est parfois dangereux, allant jusqu'à entraîner la mort brutale de la plante faute de réserves ou de racines, en particulier après une coupe, ou à l'occasion d'accidents, climatiques ou autres (COLBY *et al.*, 1974 ; ENNIK *et al.*, 1980).
- Comportement de faible croissance : le carbone est dirigé surtout vers les réserves et/ou les racines, ce qui prémunit la plante contre des accidents et la prépare pour la prochaine période de croissance. On peut parler d'un comportement de *repli-sécurité.*

Quel est donc ce mécanisme, apparemment unique, sous-jacent à ces comportements ? Nous n'avons pas la prétention ici de proposer une hypothèse sur ce mécanisme lui-même, mais de montrer comment, à notre avis, son existence pourrait expliquer les rôles respectifs des divers facteurs dont nous avons parlé. Disons tout de suite qu'un certain nombre de publications assez récentes sur les graminées nous invitent à accorder un rôle clé aux états d'induction.

## IV. L'IMPORTANCE DES ÉTATS D'INDUCTION

Le mot « induction » est souvent employé, très rarement défini clairement, et il peut prêter à confusion dans le cas qui nous occupe. Selon les auteurs, il est employé dans un sens plus ou moins large. Au sens strict, selon CHOUARD *et al.* (1967), « est inductif un processus dont la cause est extérieure à l'objet de ce processus, et cette cause se manifeste à retardement et avec un effet rémanent ». On parle généralement de l'acquisition d'une aptitude. La plus connue est l'aptitude à la floraison : l'état reproducteur, chez une graminée, est signe qu'elle est induite à fleurir. Mais on parle aussi couramment d'induction à la tubérisation, à la bulbification, etc... (LE NARD, 1980, pour ne citer qu'une référence parmi des dizaines). Dans les cas précédents, il s'agit de l'aptitude au développement d'un organe spécialisé. Mais cette aptitude peut être quantitative (« intensité de l'induction », LE NARD, 1980). Et comment désigner, sinon par le mot « induction », le phénomène cité par Ch. POISSON (comm. pers.) : si on plante à l'automne un corme de *Gladiolus communis* trop petit pour acquérir l'initiation florale, il émet soit un système foliaire et relativement peu de racines, soit un abondant chevelu racinaire et pratiquement pas de feuilles, selon qu'il a été soumis ou non à un prétraitement par le froid.

Nous parlerons donc ici d'*état d'induction* pour désigner l'aptitude à répondre de telle ou telle manière à l'action instantanée des facteurs du milieu, aptitude acquise par suite de l'action antérieure d'autres facteurs du milieu (ou des mêmes). Notons qu'une telle définition ne préjuge en rien des mécanismes des phénomènes inductifs.

Chez les graminées, on sait maintenant que les potentiels de croissance, toutes choses égales par ailleurs, dépendent du passé de la plante, même si celle-ci reste végétative. La vernalisation permettrait une accélération de la croissance

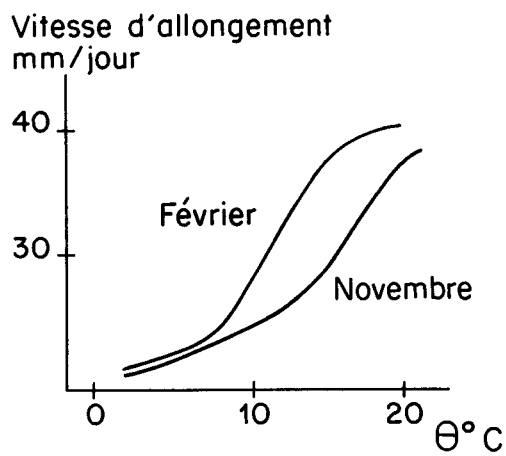


Figure 1
*Vitesse d'allongement des feuilles, d'après PARSONS & ROBSON, 1980.*
*Rate of leaf elongation, after PARSONS & ROBSON, 1980.*

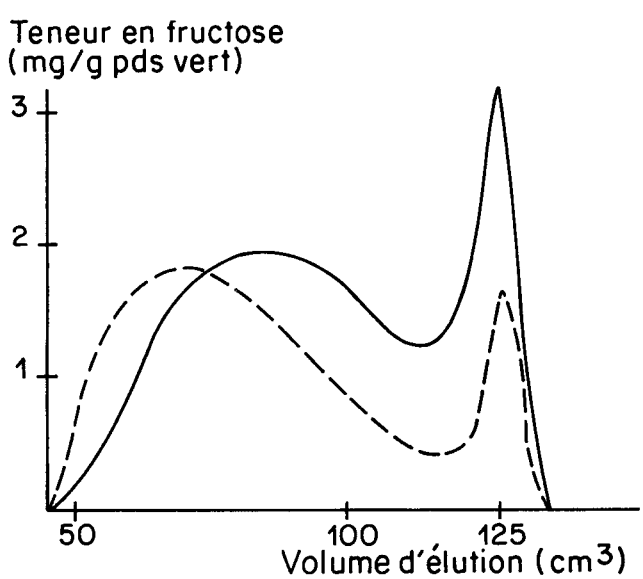


Figure 2
*Distribution des réserves de graminées selon leur degré de polymérisation (profil de filtration sur gel des fructosanes, d'après POLLOCK & JONES, 1979).*
*Distribution of grass reserves according to degree of polymerization (gel filtration profile of fructosans, after POLLOCK & JONES, 1979).*

indépendamment des phénomènes d'induction à la floraison (BEHAEGHE, 1978).

On s'aperçoit aussi que la courbe de réponse à la température instantanée varie au cours de la vie des graminées végétatives ; en particulier, cette réponse devient plus importante en fin d'hiver, avant le départ effectif en végétation, c'est-à-dire avant que le climat naturel ne se réchauffe (PARSONS & ROBSON, 1980) (fig. 1). Ces courbes montrent que la réaction à la température instantanée peut être limitée par un état d'induction.

Enfin, on a montré que les réserves des chaumes (fructosanes) avaient un degré de polymérisation bimodal, et que les proportions des 2 groupes varient avec le temps (fig. 2). En particulier, l'accélération de croissance printanière est précédée d'une dépolymérisation des réserves (JONES & NELSON, 1979 ; POLLOCK & RUGGLES, 1976 ; POLLOCK & JONES, 1979).

Il y a donc des cas où les états d'induction, même de nature non florale, influent sur le comportement de croissance des graminées. Nous proposons, à titre d'hypothèse de travail, de considérer cette situation comme générale.

## V. UN SCHÉMA HYPOTHÉTIQUE DE BASE

Compte tenu de ce qui précède, nous proposons l'hypothèse suivante, illustrée par la figure 3 :

— les états d'induction détermineraient un « programme » plus ou moins « expansionniste », se traduisant par une vitesse potentielle de croissance aérienne. Ils mettraient la plante, tout au moins ses réserves, dans un état biochimique tel qu'elle puisse réaliser ce potentiel. Notons bien que ce « programme » ne concernerait pas la croissance de la plante entière, ni le rapport « parties aériennes/plante entière » mais uniquement la croissance aérienne ;

— le fonctionnement de la plante serait tourné en priorité vers la croissance aérienne, tant que celle-ci n'atteindrait pas le niveau potentiel déterminé par le « programme » induit ;

— la réalisation concrète de cette croissance serait sous la dépendance des facteurs instantanés du milieu, essentiellement carbone (lumière), azote, eau, température ;

— la croissance racinaire pourrait avoir son propre « programme induit », mais la réalisation de ce dernier serait limitée par le carbone laissé libre par la croissance aérienne (cette idée était déjà proposée par BROUWER, 1962) ;

— la croissance ainsi déterminée « appellerait » le carbone des réserves par simple effet de « puits », dans la mesure où ces réserves sont sous une forme rapidement mobilisable. La quantité de réserves serait alors un simple bilan entre la photosynthèse et les croissances d'organes, alors que leur état serait un phénomène actif. Cet état des réserves serait une des premières manifestations des états d'induction de la plante, essentiellement induction à la croissance aérienne puisque c'est celle-ci qui entraîne la croissance de la plante entière.

On voit que dans cette hypothèse, le rôle d'orientation est réservé aux seuls états d'induction, les autres facteurs envisagés ne faisant que moduler la réalisation de cette

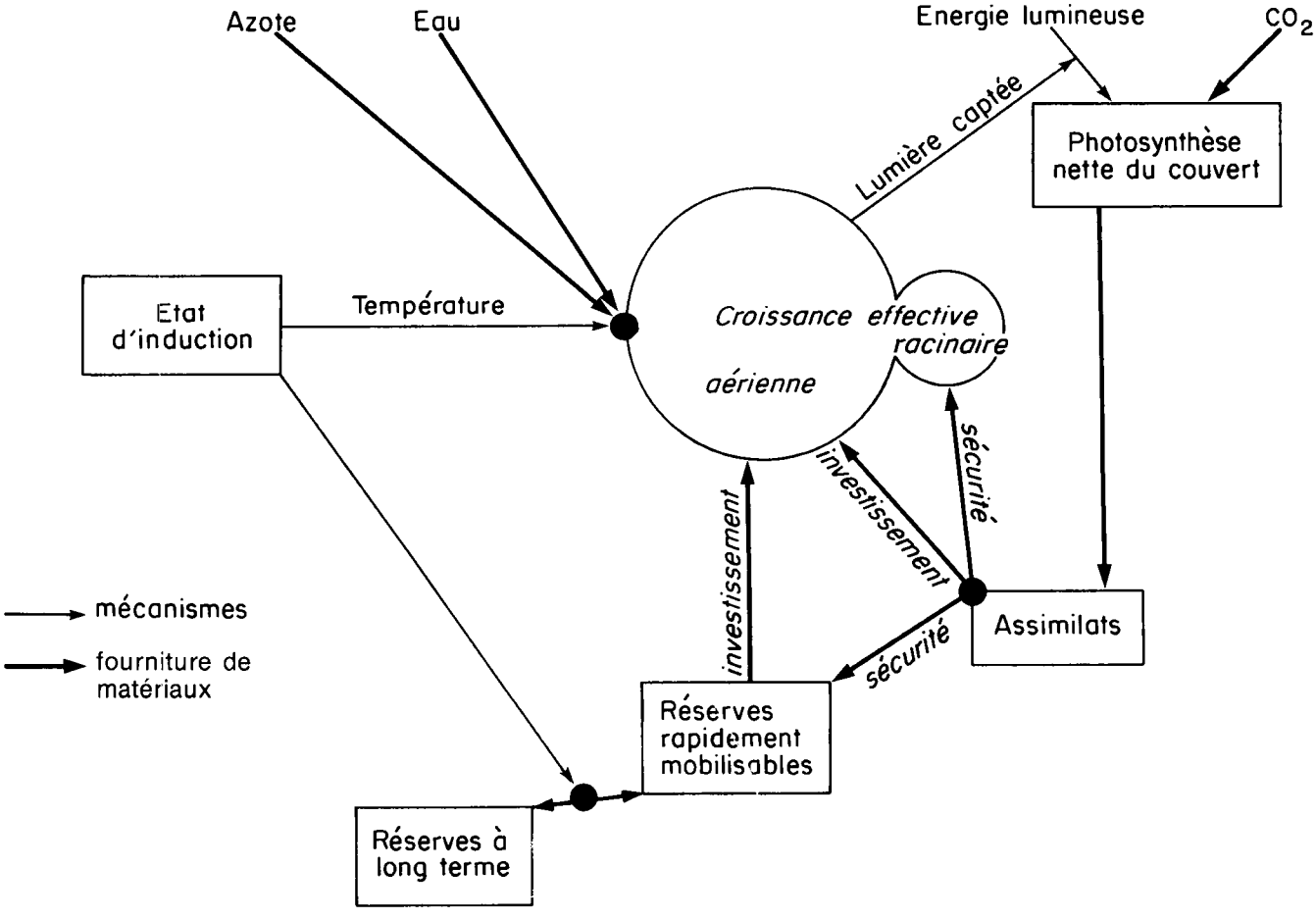


Figure 3
*Schéma d'ensemble de la croissance. Overall growth scheme.*

orientation. Il nous reste à expliquer comment, à notre avis, ils pourraient le faire.

## VI. COMMENT AGIRAIENT LES FACTEURS INSTANTANÉS

Nous commencerons par une réflexion sur la manière dont se déroule la croissance.

On a souvent l'habitude d'opposer croissance (augmentation de poids) et développement (apparition d'organes nouveaux, ou morphogenèse ou organogenèse). Cette distinction est utile, mais pour le propos qui nous occupe, remarquons que la croissance n'est pas le fait des organes adultes. Elle résulte, d'une part, de la croissance des parties jeunes, encore méristématiques, des organes existants, d'autre part, de l'apparition de nouveaux organes.

Concrètement, il y a d'abord des multiplications cellulaires dans les méristèmes terminaux (tiges), axillaires (talles) ou intercalaires (feuilles). Il se forme ainsi un stock de cellules, en quantité déterminée. Puis il y a élongation de ces cellules — et des organes correspondants — qui acquièrent ainsi leurs dimensions définitives. Enfin se produit la différenciation cellulaire : grossissement des vacuoles, épaississement et éventuellement lignification des parois : cette phase se traduit par une augmentation de poids, et non plus de dimensions.

Les deux premiers phénomènes (multiplication et élongation) correspondent en fait à l'organogenèse car ils aboutissent à la mise en place des organes et à la détermination de leurs dimensions. C'est cette organogenèse qui est donc responsable, entre autres, du déploiement de l'appareil de captation de la lumière ; l'augmentation de poids qui l'accompagne n'est qu'une partie de la croissance totale en

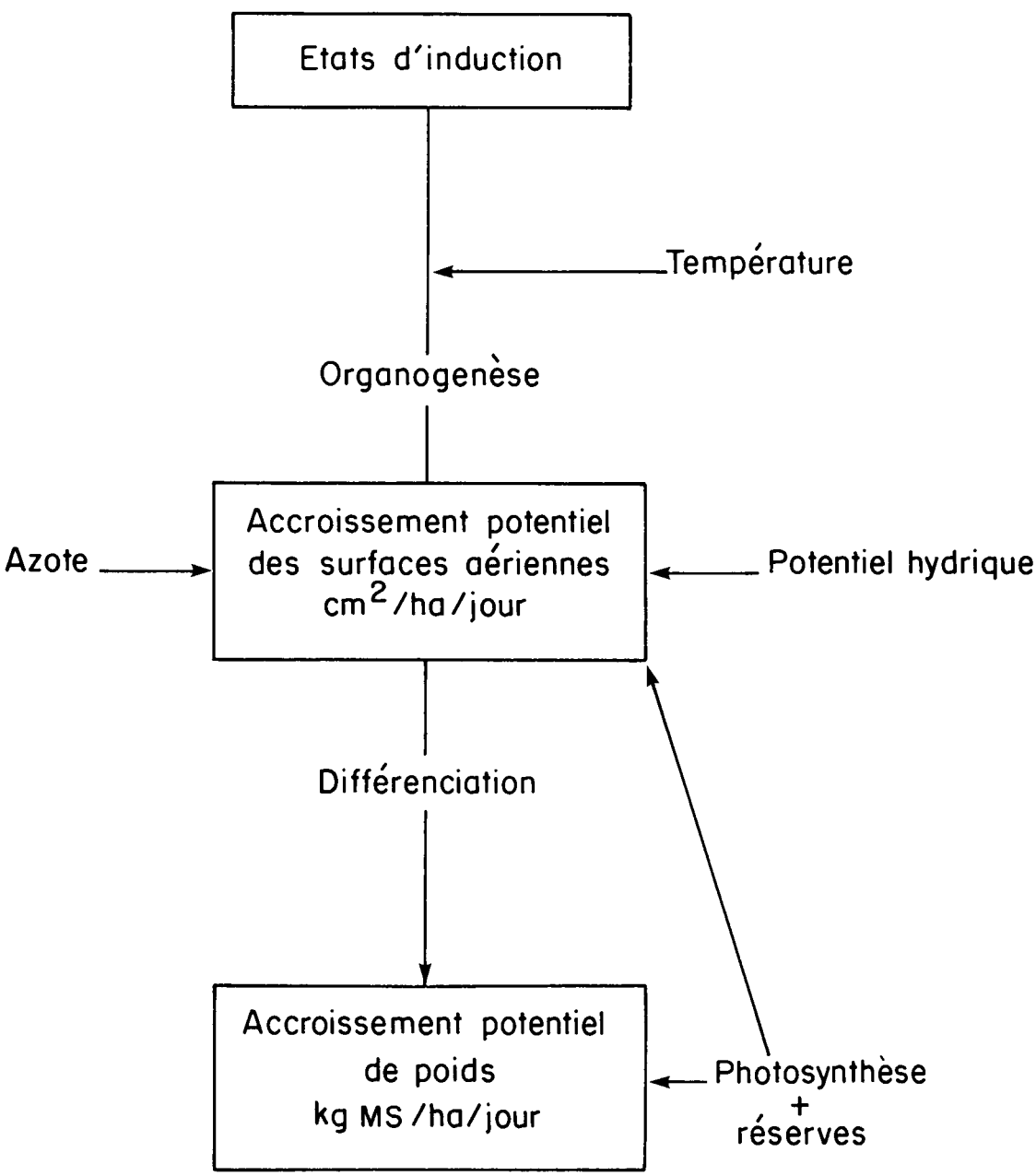


Figure 4

*Modes d'action essentiels des principaux facteurs de la croissance, dans notre schéma.*

*Essential modes of action of the main growth factors in our scheme.*

poids. C'est le dernier phénomène, la différenciation, qui achève cette croissance en poids par une augmentation de la masse surfacique.

Croissance en dimensions et croissance en poids sont ainsi relativement décalées dans le temps, pour un organe donné. Pour la plante entière, qui est une colonie d'organes qui se renouvellent, ces 2 croissances se chevauchent plus ou moins.

Venons-en au mode d'action des différents facteurs. Nous l'illustrerons par la figure 4.

Dans notre hypothèse, le *potentiel déterminé par les états d'induction concernerait l'organogenèse.*

*L'azote, l'eau et la température joueraient donc surtout pendant cette phase :* l'azote comme matériau car les cellules concernées sont jeunes, riches en protéines ; l'eau, pour permettre la turgescence nécessaire à l'élongation ; la température, simplement par son action sur la vitesse de réalisation des phénomènes.

*Le carbone, lui, est un matériau nécessaire pendant toute la croissance, et peut-être surtout dans la phase de différenciation* (augmentation de la masse surfacique).

Notre schéma implique que *les besoins en carbone d'un organe seraient déterminés par son organogenèse,* telle qu'elle a pu être réalisée compte tenu du potentiel induit et des éventuelles limitations lors de sa réalisation. Une fois les organes mis en place en effet, il leur reste à acquérir leur poids définitif.

Ce qui précède va nous permettre de tenter d'expliquer comment toute variation de la croissance des parties aériennes peut entraîner une variation dans le même sens de leur proportion dans la plante. Nous avons supposé en effet que le « programme induit » faisait concourir l'azote, l'eau, la température, en priorité à l'organogenèse des parties aériennes. C'est dire que ces facteurs sont appelés à agir sur des organes jeunes dont les besoins en carbone sont encore modérés. Le manque de carbone ne risque donc guère d'empêcher ces facteurs de jouer pleinement leur rôle sur l'organogenèse. Mais à mesure que celle-ci s'accomplit, les nouveaux tissus ont des besoins en carbone supplémentaires pour se différencier. Ces besoins sont en général satisfaits assez facilement si, comme nous le proposons, les parties aériennes bénéficient d'une priorité. Cette priorité est peut-être renforcée par la position de ces organes verts, à la source même des assimilats (BROUWER, 1962). Ainsi, dès que la nutrition carbonée devient inférieure aux besoins de la plante entière (ce qui, nous l'avons dit, est sans doute souvent le cas chez les graminées), ce sont les organes non photosynthétiques (racines et réserves) qui vont manquer de carbone, et ce, d'autant plus que les parties aériennes auront mieux poussé.

Le cas de l'azote est particulièrement frappant : on sait que les racines sont moins riches en protéines (équipement enzymatique) que les parties aériennes. Si l'azote migre surtout vers ces dernières, les racines ne vont donc guère en souffrir. Mais c'est de carbone qu'elles vont manquer, par suite de l'action de l'azote sur l'accélération de croissance des parties aériennes (cette idée avait également été avancée par BROUWER, 1962).

Cette même accession plus facile des organes aériens au carbone expliquerait également qu'un manque de carbone se répercute surtout sur les parties non chlorophylliennes, d'où le rôle orientatif apparent de cet élément, inverse de celui des autres.

Notons que tout ce raisonnement suppose que la croissance des parties aériennes n'est pas réalisée à son niveau potentiel résultant de l'induction. Mais c'est généralement le cas. Ainsi, l'efficacité bien connue de la fertilisation azotée implique que le sol fournisse généralement beaucoup moins d'azote que la plante n'en a besoin pour réaliser son potentiel d'organogenèse. Un fait le confirme : les prairies dont la croissance est la plus stable d'une année sur l'autre sont celles qui reçoivent beaucoup d'azote (LEMAIRE & SALETTE, 1982) : elles sont plus proches de leur potentiel. De même, le fait qu'en hiver on puisse accélérer la croissance d'une graminée en la réchauffant (THOMAS & NORRIS, 1981) prouve que, même à cette saison, la croissance potentielle est supérieure à celle que permet la température ambiante.

## VII. PERSPECTIVES

Le schéma présenté ici n'a rien d'original dans ses éléments. Il propose seulement une vue globale pour articuler l'action des différents facteurs au niveau de la plante entière. Même s'il doit s'avérer correct, il n'est certainement pas exact en toute rigueur dans les détails. Nous-mêmes par exemple, avons confondu, sous le terme « croissance aérienne » celle d'organes aussi différents que les tiges et les feuilles. Or les tiges, quoique vertes, photosynthétisent moins, à poids égal, que les feuilles puisqu'elles sont cylindriques. Mais au niveau des bilans de carbone, cela change peu, car la présence de ces tiges, rigides, redresse le couvert végétal feuillu et améliore ainsi la photosynthèse de ce dernier (WOLEDGE, 1979).

D'autre part, notre notion de priorité à la croissance aérienne indépendamment de l'état des autres organes, a bien peu de chances d'être strictement exacte. Comment, en effet, des états d'induction peuvent-ils orienter une croissance, sinon par des substances de croissance modifiant les corrélations entre organes ? Or, de telles corrélations sont sans doute toujours plus ou moins des interactions réciproques.

Néanmoins, tel quel, ce schéma pourrait, nous semble-t-il, être à l'origine d'une recherche fructueuse, tant au niveau des déterminismes fondamentaux de la croissance qu'au niveau agronomique en permettant de mieux prévoir les coefficients de réaction de la plante aux facteurs du milieu et aux interventions humaines (fertilisation, etc.).

Du point de vue fondamental, c'est l'étude des états d'induction à la croissance qui nous paraît la plus prometteuse. L'examen du niveau de polymérisation des réserves devrait être un outil intéressant.

En second lieu, il nous semble que les études sur l'activité organogénétique doivent être amplifiées. Le déterminisme de l'élongation des organes doit être précisé ainsi que les coefficients d'action des facteurs du milieu qui doivent être imaginés comme limités par un maximum lié aux états d'induction.

Enfin, l'étude du déterminisme de la différenciation cellulaire et, d'une manière plus générale, de l'augmentation des masses surfaciques des organes au cours de leur croissance est nécessaire. Notamment, les relations entre vitesse d'élongation des cellules et vitesse de différenciation doivent déterminer la taille finale des différents organes. Il est bon de rappeler ici que, pour des plantes fourragères, la différenciation se traduisant par la lignification aboutit à des diminutions rapides de digestibilité.

Il serait intéressant de vérifier si les parties souterraines ont ou non leur propre programme de croissance potentielle induite. Pour cela, on pourrait essayer de mesurer les potentiels de croissance racinaire en conditions d'alimentation carbonée très élevée, non limitante (atmosphère enrichie en $CO_2$ par exemple).

Notre schéma a été établi principalement à partir de réflexions sur la croissance des graminées fourragères. Cependant, les études menées plus récemment sur la luzerne montrent que cette approche s'y révèle prometteuse également : malgré l'importance des phénomènes symbiotiques, la luzerne est, comme les graminées, une plante pérenne dont l'exploitation concerne l'ensemble des parties aériennes et pour laquelle les phénomènes de repousses après une coupe sont primordiaux. Par exemple, ce schéma permettrait d'expliquer pourquoi la mortalité des pieds de luzerne coïncide avec la croissance maximum des parties aériennes (GOSSE, comm. pers.) : un comportement trop « expansionniste » entraînerait un trop grand épuisement des réserves. Si ceci était vérifié, on pourrait avoir mis le doigt sur une des principales limitations de la pérennité dans le règne végétal.

*Reçu le 27 septembre 1982.*
*Accepté le 22 août 1983.*

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

**Auda H., Blaser R. E., Brown R. H.,** 1966. Tillering and carbohydrate contents of orchardgrass as influenced by environmental factors. *Crop Sci.,* **6** (2), 139-143.

**Behaeghe T. J.,** 1978. The seasonal discrepancies between potential and actual grass growth. An essay of explanation by eco-physiological constraints. *7th Gen. Meeting Europ. Grassl. Fed. Gent,* **2,** 1-20.

**Booysen P. de V., Nelson C. J.,** 1975. Leaf area and carbohydrate reserves in regrowth of tall fescue. *Crop Sci.,* **15** (2), 262-266.

**Brouwer R.,** 1962. Nutritive influences on the distribution of dry matter in the plant. *Neth. J. Agric. Sci.,* **10** (5), 399-408.

**Brown R. H., Blaser R. E.,** 1965. Relationships between reserve carbohydrate accumulation and growth rate in orchardgrass and tall fescue. *Crop Sci.,* **5** (6), 577-582.

**Burns R. E.,** 1972. Environmental factors affecting root development and reserve carbohydrates of bermudagrass cuttings. *Agron. J.,* **64** (1), 44-45.

**Caloin M., El Khodre A., Atry M.,** 1980. Effect of nitrate concentration on the root/shoot ratio in *Dactylis glomerata* L. and on the kinetics of growth in the vegetative phase. *Ann. Bot.,* **46,** 165-173.

**Chouard P., Nicolas-Prat D., Brunerye-Montel M.,** 1967. Induction florale et propension à fleurir : 2 processus de mise à fleurs chez le tabac. In *Cellular and molecular aspects of floral induction,* Liège, 396-407.

**Colby W. G. *et al.,*** 1966. Carbohydrate reserves in orchardgrass. *Proc. Xth Int. Grassl. Congress,* 151-155.

**Colby W. G., Fenner H., Drake M.,** 1974. Role of soluble carbohydrate reserves in the growth and performance of timothy *(Phleum pratense. Proc. XII Int. Grassl. Congress. « Biological and physiological aspects of the intensification of grassland utilization »,* 74-81 (Moscou).

**Ennik G. C., Gillet M., Sibma L.,** 1980. Effect of high nitrogen supply on sward deterioration and root mass. *Proc. Int. Symp. Eur. Grassl. Fed.,* Wageningen, 67-76.

**Horst G. L., Nelson C. J.,** 1979. Compensatory growth of tall fescue following drought. *Agron. J.,* **71,** 559-563.

**Johns C. J.,** 1978. Transpirational, leaf area, stomatal and photosynthetic responses to gradually induced water stress in four temperate herbage species. *Aust. J. Plant Physiol.,* **5,** 113-125.

**Jones R. J., Nelson C. J.,** 1979. Respiration and concentration of water soluble carbohydrate in plant parts of contrasting tall fescue genotypes. *Crop Sci.,* **19** (3), 367-372.

**Jung G. A., Kocher R. E., Gross C. F., Bere C. C., Benett O. L.,** 1974. Seasonal fluctuations of nonstructural carbohydrate concentration in the forage of cool-season grasses. *XIIth int. Grassl. Congress « Grassl. utilization »,* 285-293.

**Leafe E. L., Jones M. B., Stiles W.,** 1978. The physiological effects of water stress on perennial ryegrass in the field. *Proc. XIII int. Grassl. Congr.,* Leipzig, 253-260.

**Lechtenburg V. L., Holt D. A., Youngberg H. W.,** 1972. Diurnal variation in nonstructural carbohydrates of *Festuca arundinacea* Schreb. with and without nitrogen fertilizer. *Agron. J.,* **64** (3), 302-305.

**Lefebvre J. M., Joliet E.,** 1967. Etude des variations de la composition protidique et glucidique des parties aériennes du dactyle. Première partie. *Ann. agron.,* **18** (5), 529-543.

**Lefebvre J. M., Joliet E.,** 1968. Etude des variations de la composition protidique et glucidique des parties aériennes du dactyle (influence des fertilisations azotées). Deuxième partie. *Ann. agron.,* **19** (3), 379-396.

**Lefebvre-Drouet E.,** 1970. Etude des variations de la composition minérale, protidique et glucidique des racines et des parties aériennes du dactyle (influence de la fertilisation potassique). *Ann. agron.,* **21** (4), 385-402.

**Lefebvre-Drouet E.,** 1973. Etude des variations de la composition minérale, protidique et glucidique des racines et parties aériennes du dactyle. II. Etude de l'évolution des glucides de réserve. *Ann. agron.,* **24** (1), 63-76.

**Lemaire G., Salette J.,** 1982. The effects of temperature and fertilizer nitrogen on the spring growth of tall fescue and cocksfoot. *Grass & Forage Sci.,* **37,** 191-198.

**Le Nard M.,** 1980. Influence de différents traitements thermiques sur l'intensité de l'induction de la bulbification et sa suppression chez le bulbe de tulipe. *Ann. Amélior. Plantes,* **30** (4), 455-468.

**May L. H.,** 1960. The utilization of carbohydrate reserves in pasture plants after defoliation. *Herbage Abstr., XXX,* **4,** 239-245.

**Mislevy P., Waskko J. B., Harrington J. D.,** 1978. Plant maturity and cutting frequency effects on total nonstructural carbohydrate percentages in the stubble and crown of timothy and orchardgrass. *Agron. J.,* **70** (6), 907-912.

**Parsons A. J., Robson M. J.,** 1980. Seasonal changes in the physiology of S 24 perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). 1. Response of leaf extension to temperature during the transition from vegetative to reproductive growth. *Ann. Bot.,* **46** (4), 435-444.

**Pollock C. J., Jones T.,** 1979. Seasonal patterns of fructan metabolism in forage grasses. *New Phytol.,* **83,** 9-15.

**Pollock C. J., Ruggles P. A.,** 1976. Cold induced fructosan synthesis in leaves of *Dactylis glomerata. Phytochemistry,* **15,** 1643-1646.

**Robelin M., Gillet M.,** 1983. Photosynthèse et croissance printanière d'un couvert de fétuque en relation avec la nutrition azotée. *Comm. Soc. Fr. Physiol. Vég.,* Communication du 19 mars (sous presse).

**Robson M. J., Parsons A. J.,** 1977. Entry, partition and utilization of carbon in grass production ; $^{14}C$ as label and tracer. *Grassl. Res. Inst. Annu. Rep. F.* 1976, 72-73.

**Ryle G. J. A.,** 1970. Distribution patterns of assimilated $^{14}C$ in vegetative and reproductive shoots of *Lolium perenne and L. temulentum. Ann. appl. Biol.,* **66,** 155-167.

**Ryle G. J. A., Powell C. E.,** 1976. Effect of rate of photosynthesis on the pattern of assimilate distribution in the graminaceous plant. *J. exp. Bot.* 27, **97,** 189-199.

**Sprague V. G., Sullivan J. T.,** 1950. Reserve carbohydrates in orchardgrass clipped periodically. *Plant Physiol.,* **25,** 92-102.

**Sullivan J. T., Sprague V. G.,** 1949. The effect of temperature on the growth and composition of the stubble and roots of perennial ryegrass. *Plant Physiol.,* **24,** 706-719.

**Sullivan J. T., Sprague V. G.,** 1953. Reserve carbohydrates in orchardgrass cut for hay. *Plant Physiol.,* **28,** 304-313.

**Thomas H., Norris I. B.,** 1981. The influence of light and temperature during winter on growth and death in simulated swards of *Lolium perenne. Grass & Forage Sci.,* **36,** 107-116.

**Troughton A.,** 1960. Further studies on the relationship between shoot and root systems of grasses. *J. Br. Grassl. Soc.,* **15** (1), 41-47.

**Weinmann H.,** 1948. Underground development and reserves of grasses. *J. Br. Grassl. Soc.,* **3,** 115-140.

**Woledge J.,** 1979. Effect of flowering on the photosynthetic capacity of ryegrass leaves grown with and without natural shading. *Ann. Bot.,* **44,** 197-207.