

Dynamiques de croissance et installation de la surface foliaire de repousses de dactyle et de luzerne en conditions hydriques non limitantes

M. Duru et A. Langlet

avec la collaboration technique de L. Sos et R. Viard

INRA, centre de recherches de Toulouse, station d'agronomie, BP 27, 31 326 Castanet Tolosan Cedex, France

(reçu le 4 octobre 1988, accepté le 4 septembre 1989)

Résumé — Les croissances de repousses de dactyle et de luzerne irriguées sont comparées durant 5 à 7 semaines de fin mai à début octobre. Les vitesses de croissance sont reliées au rayonnement intercepté, la mise en place de la surface foliaire aux températures. Pour la luzerne, les vitesses de croissance en fonction du rayonnement intercepté varient peu selon les apports d'azote. En conditions de nutrition azotée non limitante, les vitesses de croissance des repousses végétatives de dactyle sont inférieures à celles de la luzerne. En conditions de nutrition azotée limitante, elles sont réduites de 35% environ. Les vitesses potentielles de croissance du dactyle et de la luzerne sont similaires de juin à août. Elles sont plus faibles en septembre surtout pour la luzerne. Les différences de rendement à la récolte selon les repousses s'interprètent d'abord par la vitesse de mise en place de l'indice foliaire (selon l'azote et l'état des couverts juste après la coupe) ce qui détermine la réalisation du maximum d'interception du rayonnement, puis par la vitesse de croissance, sachant que tout retard de mise en place de l'indice foliaire ne se rattrape pas par la suite.

dactyle irrigué – luzerne irriguée – croissance – rayonnement – surface foliaire – température

Summary — Dry matter growth and setting up of leaf area for cocksfoot and alfalfa without water stress. Growth of irrigated cocksfoot and alfalfa at 5 or 7 weeks were compared, from the end of May to the beginning of October (Table IV). Nitrogen was spread at the beginning of each regrowth period (from 40–150 kg·ha⁻¹ for cocksfoot and from 0–75 kg·ha⁻¹ for alfalfa). The stands were cultivated with 2 row spaces : 17.5 and 35 cm. Aerial dry matter yield was modelled in relation to photosynthetic active radiation absorbed (PARa). $DM = k \cdot PARa$. The k coefficient indicated the efficiency of conversion of PARa in aerial dry matter. PARa depended on global radiation and efficiency of interception (ϵ_i). $\epsilon_i = 0.95 (1 - e^{-b \cdot LAI})$ with b a parameter depending on stand and sun elevation. For alfalfa, $k = 1.71$ g DM·MJ⁻¹·m². It varied slightly according to nitrogen nutrition and space row. For vegetative cocksfoot and without nitrogen stress, k was lower than for alfalfa : 1.46. It was reduced about 35% with nitrogen stress (Table V). k coefficients were similar from June to August. They were reduced in September principally for alfalfa. Setting up the LAI system (Figs. 4, 5) is largely variable according to regrowth and year, even for a given nitrogen level. For alfalfa, we have shown that the greater the stem number and length at the beginning of regrowth, the faster the LAI set-up occurs (Table VII). For cocksfoot (Table VII), we generally observed a greater tiller density without nitrogen stress, but LAI increase was not strictly linked to tiller density and nitrogen level. In conclusion, variations in dry matter yield at each harvest, must first be interpreted by setting up LAI (according to nitrogen and status of stands immediately after the cut) which determine the moment of maximum radiation interception, then by growth rate, taking into account the fact that any delay in setting up LAI cannot be compensated for.

irrigated cocksfoot – irrigated alfalfa – growth – radiation – leaf area – temperature

INTRODUCTION

L'accumulation de matière sèche d'un couvert végétal peut être représentée en fonction du rayonnement absorbé utile à la photosynthèse (PARa) : $MS = k \cdot PARa$ (Monteith, 1972; Gallagher & Biscoe, 1978; Legg *et al.*, 1979; Gosse *et*

al., 1986). En absence de contraintes hydriques et minérales importantes, le coefficient k, qui traduit une efficacité de conversion de l'énergie solaire en matière organique, est peu variable entre les espèces en C₃ mais légèrement plus faible pour les légumineuses que pour les autres espèces (Gosse *et al.*, 1986). Le rayonnement

absorbé dépend du rayonnement incident (PAR_i), de l'indice foliaire et de l'angle d'insertion des feuilles. Ainsi pour une luzerne, à port de feuilles relativement horizontal, 80% du rayonnement est absorbé à un indice foliaire voisin de 2 (Gosse *et al.*, 1982), alors que pour une graminée à port dressé (dactyle, féтуque), il faut un indice foliaire de 3 à 3,5 selon la saison pour atteindre une même interception (Lemaire, 1985).

En résumé, la croissance d'un couvert végétal peut être décomposée en 3 sous-modèles (Gillet *et al.*, 1984; Lemaire *et al.*, 1984) :

– un modèle de mise en place de l'indice foliaire dépendant de l'espèce, sa mise au point nécessite l'étude de la morphogenèse du couvert végétal;

– un modèle d'efficacité d'interception du rayonnement ($\epsilon_i = PAR_a/PAR_i$) fonction de l'indice foliaire et de l'angle d'insertion des feuilles. Nous considérons les résultats comme acquis (Bonhomme & Varlet-Grancher, 1977; Gosse *et al.*, 1982; Gosse, *in* Lemaire, 1985).

– un modèle d'efficacité de conversion en matière sèche totale ou aérienne de l'énergie solaire interceptée qui traduit le fonctionnement photosynthétique du couvert végétal.

Les modèles d'efficacité d'interception du rayonnement permettent de définir une phase précoce définie par $\epsilon_i \leq \epsilon_{max}$. La durée de cette phase dépendra de la vitesse de mise en place de l'indice foliaire après une coupe.

Pour les couverts fourragers, les dates et périodes de récolte sont très variables, depuis une utilisation continue au pâturage jusqu'à plusieurs semaines de repousse. Pour comprendre la variabilité de la production et guider le choix des techniques ou évaluer leurs effets, de même que pour réaliser des prévisions d'utilisation des parcelles, il importe de distinguer la phase où l'interception est très limitante de celle où la croissance aérienne ne dépend en première approximation que du rayonnement incident et de sa conversion en matière organique.

L'objectif de cet article est d'étudier, sur cette base, les dynamiques de croissance aérienne de repousses de luzerne et de dactyle en conditions hydriques non limitantes mais avec des apports d'azote et des écartements entre rangs au semis différents. Les repousses sont étudiées de la fin du printemps à l'automne. Cette étude s'inscrit dans un ensemble plus complet de travaux concernant la comparaison des dynamiques de repousses de luzerne et dactyle en association. C'est la raison pour laquelle ces cultures sont comparées ici en culture pure.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Cultures et protocole expérimental

La luzerne (variété Magali) et le dactyle (variété Lutetia) ont été semés à l'automne 1983 pour l'expérimentation I et à l'automne 1985 pour l'expérimentation II (Tableau I). L'implantation a été réalisée sur un sol profond de type limono-argileux près de Toulouse.

Deux espacements entre rangs (17,5 cm et 35 cm) ainsi que 2 doses d'azote ont été étudiés : N pour une alimentation non limitante et N/2 dans le cas du dactyle; 0 et N/2 pour la luzerne. Les traitements, périodes et années de repousses sont récapitulés dans le Tableau I. En 1984, 1985 et 1986, les dates de début et de fin de repousse ont été du 29/5 au 11/7, du 11/7 au 21/8 et du 21/8 au 9/10 respectivement pour les 2^e, 3^e et 4^e repousse (R2, R3, R4). En 1987, elles ont été respectivement du 12/5 au 18/6, du 18/6 au 21/7, du 21/7 au 25/8, du 25/8 au 7/10.

L'irrigation a été conduite de façon à assurer une alimentation hydrique proche de l'ETM. Les contrôles ont été réalisés par des mesures neutroniques d'humidité comparées aux mesures de référence d'évapotranspiration avec féтуque élevée et au calcul des valeurs d'ETP par la formule de Penman.

Mesures et contrôles

Végétation

Les contrôles de croissance ont été réalisés chaque semaine à partir de prélèvements linéaires de 3 m (expérimentation I) ou de 2 m (expérimentation II)

Tableau I. Fertilisation azotée (0, 40, 75, 150 kg·ha⁻¹ et écartement entre rangs (1E = 17,5 cm : écartement normal; 2E = 35 cm : double écartement) selon les repousses.

Expérimentation	Espèce	Combinaison des fertilisations azotées (N=80 ou 150 ; N/2=40 ou 75) et des écartements entre rangs			
		0-1E	40-1E	40-2E	
I 1984	L	0-1E	40-1E	40-2E	
	D	80-1E	40-1E	40-2E	
	1985	L	0-1E	75-1E	75-2E
		D	150-1E	75-1E	75-2E
II 1986	L	0-1E	75-1E	75-2E	
	D	150-1E	75-1E	75-2E	
	1987	D	150-1E	75-1E	75-2E

répétés sur 4 rangs, sauf en 1984 et 1985 où les traitements N/2 n'ont été contrôlés qu'une semaine sur deux. La hauteur de coupe a été réalisée à 6 cm au moyen d'un guide.

Les mesures d'indice foliaire (0,5 m répétés sur 4 rangs, coupés au ras du sol) ont été faites systématiquement chaque semaine pour tous les traitements de l'expérimentation II, mais seulement 2 à 4 fois par repousse pour l'expérimentation I. En 1984, les mesures d'indice foliaire sur dactyle n'ont pas été réalisées.

L'état du peuplement en début de repousse conditionne la vitesse de mise en place de l'indice foliaire tant pour le dactyle (Lemaire, 1985) que pour la luzerne (Duru & Langlet, 1988). Il a été caractérisé par :

- un comptage du nombre de talles de dactyle sur une longueur de rang de 0,25 m répété 4 fois en 1984, 1986 et 1987 sur la totalité ou seulement une partie des traitements expérimentaux. Ce comptage a été renouvelé 3 à 5 fois au cours des repousses.

- un comptage du nombre de tiges de luzerne et de leur longueur à partir de 2 prélèvements de 0,5 m par traitement au moins une fois en début de chaque repousse.

Climat

Les données de température et de rayonnement global utilisées pour l'interprétation des résultats sont indiquées dans le Tableau II. Les dynamiques d'indice foliaire ont été exprimées en fonction des sommes de température (base 0 °C). En effet, en conditions hydriques non limitantes, le rythme d'apparition des feuilles, de même que leur vitesse de croissance et de sénescence, sont principalement dépendant de la température (Higgins *et al.*, 1964; Peacock, 1976; Ryle, 1964).

Le rayonnement global (G) a été calculé à partir de la mesure de la durée d'insolation quotidienne (S) selon la formule $G = GA.(0,18 + 0,62 S/So)$ où GA représente le rayonnement solaire global à la limite supérieure de l'atmosphère et So la durée astronomique du jour. Nous considérerons que PAR \cong 0,48 G (Varlet-Grancher *et al.*, 1981).

Diagnostic du niveau de nutrition azotée

Des dosages d'azote (méthode Kjeldahl) ont été effectués à chaque date sur le mélange des quatre répétitions d'un même traitement. L'étude des dynamiques

de croissance et d'établissement d'indice foliaire nécessite de comparer des repousses ayant des niveaux de nutrition voisins de façon à ne pas interpréter par d'autres facteurs des effets dus à l'azote. A cet effet, nous avons utilisé la méthode des «courbes de dilution» pour classer *a posteriori* les repousses de niveaux de nutrition azotée comparables (Salette & Lemaire, 1981). Au cours d'une repousse de graminée ou de luzerne, on observe une dilution de l'azote dans la matière sèche. La relation est de type exponentiel : $N = \alpha MS^{-\beta}$ (où N = % azote et MS = quantité de matière sèche récoltable). Deux repousses auront le même niveau de nutrition azotée lorsque les teneurs seront identiques à quantité de matière sèche comparable (Lemaire & Salette, 1984).

Calcul des efficacités d'interception et de conversion du rayonnement

L'efficacité d'interception a été calculée à partir de l'indice foliaire et des paramètres donnés par Gosse *et al.* (1984) pour la luzerne : $\epsilon_i = 0,95 (1 - e^{-0,88 IF})$ et Lemaire (1985) pour le dactyle : $\epsilon_i = 0,95 (1 - e^{-b IF})$ avec b variant de 0,50 (repousses de fin de printemps) à 0,68 (repousses de fin d'été et d'automne). Dans ce dernier cas, nous avons supposé que les différences entre féтуque et dactyle étaient faibles, compte tenu du port des feuilles peu différent dans nos essais pour ces deux espèces. Nous avons aussi fait l'hypothèse que ces paramètres restaient utilisables dans nos conditions expérimentales où certaines conditions culturales pouvaient différer de celles où ils ont été établis (écartement entre rangs notamment).

L'efficacité de conversion du rayonnement intercepté en biomasse aérienne a été calculée par niveau de nutrition azotée et par repousse dans le cas où nous disposions de mesures hebdomadaires d'indice foliaire. Toutefois, afin de valider ces résultats sur une base plus large en incluant les données de croissance où nous n'avions pas de mesure d'IF, nous avons calculé les relations biomasse aérienne-rayonnement incident toutes données confondues. En nous appuyant sur les relations biomasse/indice foliaire (Fig. 1a et b) nous avons observé que les couverts étaient proches de l'interception maximale du rayonnement ($\epsilon_i \cong 80\%$) à partir des seuils de biomasse suivant : 1,2 t·ha⁻¹ pour le dactyle (IF = 3) et 1,5 t·ha⁻¹ pour la luzerne (IF = 2). La relation est plus étroite pour le dactyle que pour la luzerne en raison de la variabilité du rapport feuille/tige de la luzerne en début de repousse (Duru & Langlet, 1988).

Tableau II. Moyennes journalières de la température et du rayonnement selon les repousses (rayonnement calculé à partir de la durée d'insolation).

Repousse considérée	R2				R3				R4			R5
	84	85	86	87	84	85	86	87	84	85	87	87
(°C)	17,9	18,8	20,1	16,2	20,8	21,2	24,5	20,7	17,2	18,6	22,1	21,3
Rg (MJ·m ⁻² ·j ⁻¹)	21,5	20,2	16,8	19,2	20,2	21,1	23,0	19,6	14,5	17,7	19,3	15,8

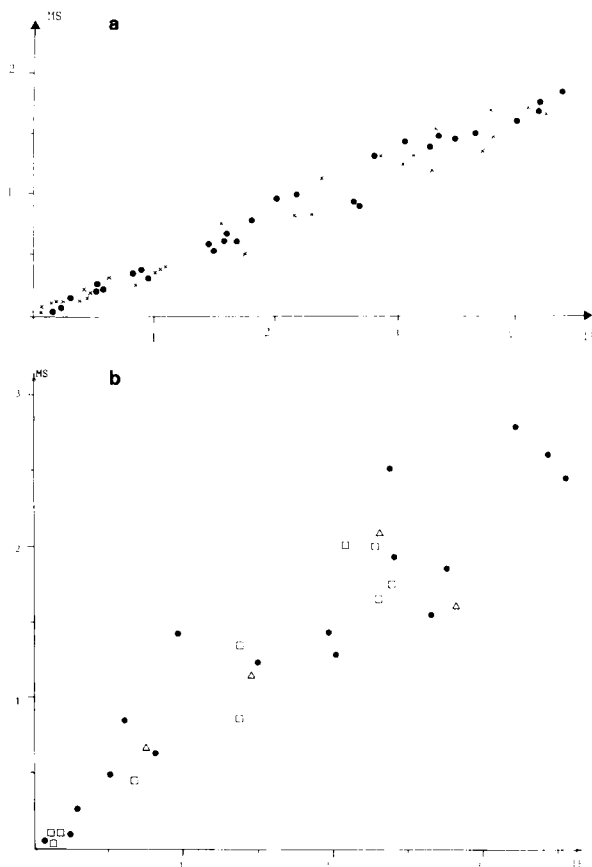


Fig. 1. Relation entre croissance (MS en $t \cdot ha^{-1}$) et indice foliaire (IF)

1a: repousses de dactyle, ● 1E, x 2E. 1b: repousses de luzerne, ● LON 1E, Δ LN/2 1E, □ LN/2 2E.

RÉSULTATS

Nutrition azotée

Cas du dactyle

Nous avons classé les courbes de croissance selon le niveau de nutrition azotée en 3 groupes aussi homogènes que possible à partir des positions respectives de l'ensemble des points d'une même courbe de croissance. Sur la Figure 2 sont indiquées les courbes enveloppes séparant chacun des groupes que nous dénommerons G1, G2 et G3 selon un niveau de nutrition azotée décroissant. La courbe de référence en conditions de nutrition azotée non limitantes, obtenue par Lemaire & Salette (1984) s'inscrit entre les deux courbes enveloppes du groupe G1. Les données du Tableau III montrent qu'un même apport d'engrais ne correspond pas toujours au même niveau de nutrition azotée. Il en est de même pour les repousses différant par l'écartement entre rangs. Cette observation peut s'interpréter par les arrière-effets des prélèvements des récoltes précédentes mais aussi par la structure du système racinaire.

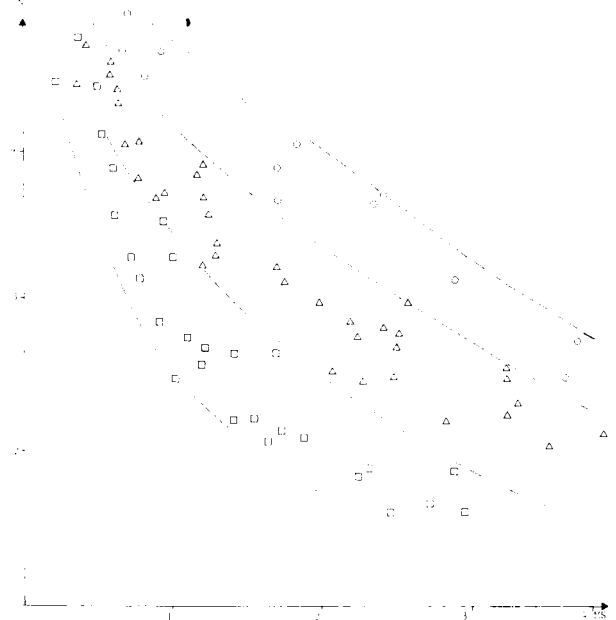


Fig. 2. Etablissement des classes de niveau de nutrition azotée des repousses de dactyle à partir des relations de dilution de l'azote dans la matière sèche : N en % MS, MS en $t \cdot ha^{-1}$. Groupes G1 ○, G2 Δ, G3 □, - - - limites entre groupes.

Tableau III. Niveaux de nutrition azotée du dactyle selon la fertilisation et la densité de semis (dose N = 80 en 1984; 150 en 1985, 1986 et 1987).

	N 1E	N/2 1E	N/2 2E
R2 1984	G2	G3	G3
R3 1984	G2	G3	G3
R4 1984	G2	G3	G3
R2 1985	G2	G3	G3
R3 1985	G2	G3	G3
R4 1985	G2	G3	G3
R2 1986	G1	G3	G2
R3 1986	G1	G2	G2
R2 1987	G1	G1	G2
R3 1987	G2	G3	G2
R4 1987	G2	G3	G2
R5 1987	G2	G3	G2

Cas de la luzerne

Sur la Figure 3 est représenté l'ensemble des couples teneur en azote-biomasse aérienne, y compris les repousses à double écartement. D'une manière générale, les données sont assez proches de la référence de Lemaire *et al.* (1985). La comparaison des repousses selon les apports d'azote ne montre pas de différence importante.

En 1986, les teneurs en azote sont en général plus faibles que pour les autres années, et ce même pour les repousses ayant reçu un apport d'azote. Nous avons interprété précédemment ces variations par des différences de composition morphologique plutôt que par des écarts de niveau de nutrition azotée (Duru & Langlet, 1988).

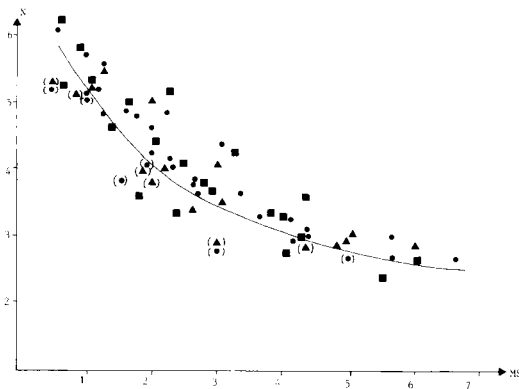


Fig. 3. Relation entre teneur en azote (% MS) et degré de croissance des repousses de luzerne (MS t·ha⁻¹). ● LON 1E, ▲ LN/2 1E, ■ LN/2 2E; () données de 1986; — référence Lemaire *et al.* 1985.

Tabl. IV. Biomasse aérienne récoltable (g·m⁻² en 5^e semaine (S5)).

	1984	1985	1986	1987
Dactyle				
R2 DN 1E	296	337	361	235
DN/2 1E	181	257*	280	240
DN/2 2E	176	198*	229	217
R3 DN 1E	300	327	372	279
DN/2 1E	165*	215*	323	152
DN/2 2E	190*	164	246	272
R4 DN 1E	237	245		267
DN/2 1E	150			142
DN/2 2E	133	85		207
R5 DN 1E				110
DN/2 1E				100
Luzerne				
R2 LON 1E	452	574	379	
LN/2 1E	464	580	373	
LN/2 2E	407	500*	305	
R3 LON 1E	410	435	497	
LN/2 1E	393		496	
LN/2 2E	340*	409	434	
R4 LON 1E	230	262		
LN/2 1E	228			
LN/2 2E	203			

(* interpolation entre les résultats de S4 et S6 en fonction du rayonnement incident).

Biomasse en fin de repousse, vitesse de croissance et rayonnement intercepté

Comparaison des biomasses récoltées en fin de repousse

Nous avons rassemblé les données concernant les biomasses récoltées correspondant à la même durée de repousse, S5, pour faciliter les comparaisons (Tableau IV).

La production des dactyles avec les apports d'azote les plus élevés varie de 296 à 372 g·m⁻² pour les repousses de printemps-été et de 110 à 245 g·m⁻² pour les repousses d'automne. Celle des luzernes sans apport d'azote (LON) varie de 379 à 574 g·m⁻² pour les repousses de printemps-été et de 230 à 262 g·m⁻² pour les repousses d'automne. Il y a peu de différences systématiques après apport d'azote.

Vitesse de croissance et rayonnement

L'efficacité de conversion du rayonnement intercepté en biomasse aérienne est calculée par ajustement linéaire entre les deux variables (Tableau V). Les résultats sont suffisamment voisins entre repousses d'un même traitement ou d'une même période pour que le calcul d'une pente moyenne soit possible. Pour les deux espèces, les vitesses de croissance à l'automne sont inférieures à celles des mois de juin à août. Sur la période de fin de printemps-été, les vitesses de croissance du dactyle sont très différentes selon le niveau de nutrition azotée. Pour la luzerne, les vitesses de croissance sont supérieures à celles du dactyle et nous n'observons pas d'effet de l'azote.

Afin de valider ces résultats sur un plus grand nombre de données, les calculs de pente entre biomasse aérienne et rayonnement incident ont

été réalisés à partir de l'ensemble des données disponibles selon la méthode décrite précédemment. Les coefficients ainsi calculés (Tableau VI) sont toujours inférieurs à ceux trouvés précédemment (Tableau V) car on commet une erreur par défaut en considérant que le rayonnement intercepté est égal au rayonnement incident même pour $\epsilon_i \geq 80\%$. Les rapports entre coefficients des différents traitements (en prenant comme base 100 G1 1E) présentent la même hiérarchie que précédemment et permettent ainsi de confirmer les résultats. On note toutefois que les effets de l'azote apparaissent accrus. Ce mode de calcul nous permet de montrer que pour les deux cultures l'effet de l'écartement entre rangs au semis est très faible.

Mise en place de la surface foliaire

Dactyle

Sur la Figure 4 sont représentées les valeurs d'indice foliaire en fonction des sommes de températures cumulées depuis la date de dernière coupe pour les 5 premières semaines de repous-

Tableau V. Moyennes et écarts types des coefficients A des relations $MS = A \text{ PAR} + B$ pour p repousses; MS en $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$; Rg en $\text{MJ}\cdot\text{m}^{-2}$; A' = coefficient de pente avec G1 1E comme base 100.

Période de repousse	Fin mai à fin août			Fin août à début octobre			
	G1 1E	G2 (1E+2E)	G3 (1E+2E)	G2		G3	
Dactyle							
A	1,46 ± 0,04	1,19 ± 0,17	0,92 ± 0,06	0,83	1,02	0,44	0,60
A'	100	81	63	57	70	30	41
p	4	6	4	2		2	
Luzerne	L1E ON	L(1E ON+1E N/2+2E N/2)		L1E ON			
A	1,71 ± 0,10	1,71 ± 0,12		0,86	0,94		
A'	117	177		59	64		
p	5	10		2			

Tableau VI. Coefficients de régression des relations $MS = A \cdot \text{PAR} + B$ pour p repousses de printemps-été soit n données. A' coefficient de pente avec G1 1E comme base 100. Mêmes unités que Tableau V.

dactyle	G1 1E	G2 1E	G2 2E	G2(1E+2E)	G3 1E	G3 2E	G3(1E+2E)
A	1,29	0,83	0,81	0,83	0,60	0,56	0,58
A'	100	64	63	64	47	44	45
n	9	27	11	38	13	10	23
p	4	9	5	14	8	5	13
luzerne	L 1E ON	L 1E N/2		L1 2E N/2	L(1E ON+1E N/2+2E N/2)		
A	1,44	1,48		1,42	1,44		
A'	111	114		110	111		
n	19	10		13	42		
p	6	6		6	18		

se. On observe des courbes d'allure exponentielle en début de repousse. C'est pendant la phase d'installation que les différences entre repousses sont les plus importantes.

Pour atteindre un indice foliaire donné, on note une variabilité importante des sommes de températures pour un même niveau de nutrition azotée. Ainsi pour $IF = 3$, il faut de 180 à 350 °C pour le groupe 1, 220 à 555 °C pour le groupe 2 et de 250 à plus de 650 °C pour le groupe 3. Pour chaque période de repousse, la comparaison de couples de repousse différents de par le niveau de nutrition azotée, montre dans 7 cas sur 8 une expansion plus rapide de l'indice foliaire pour la repousse où le niveau de nutrition est le plus élevé. La forte variabilité observée intra-groupe est donc sans doute dépendante d'autres facteurs que l'azote.

Luzerne

Sur la Figure 5(a, b, c, d) sont représentés les accroissements d'indice foliaire pour 4 repousses différentes par les apports d'azote et l'écartement entre rangs au semis. Conformément à des résultats antérieurs (Duru et Langlet, 1988), nous observons une variabilité importante des sommes de degrés-jour nécessaires pour atteindre un même indice foliaire. Ainsi, pour $IF = 2$, les sommes de températures varient de 220 °C (R2 1985) à 300 °C (R3 1986). Les différences s'amplifient parfois par la suite (R2 et R3 1985). Par contre, pour un même numéro de repousse, les effets azote et écartement entre rangs au semis sont très faibles. Pour les repousses d'automne LON 1984 et 1985 (Fig. 5e) les courbes sont très voisines de R3 1985.

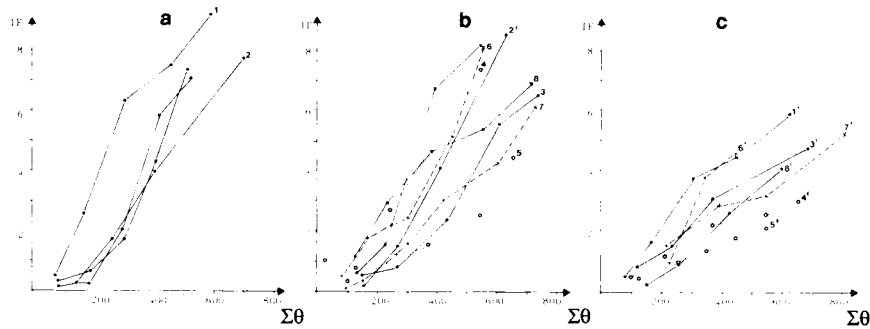


Fig. 4. Evolution de l'indice foliaire des repousses de dactyle en fonction du cumul des températures depuis la coupe et selon les niveaux de nutrition azotée (respectivement G1, G2, G3 pour les figures 4a, 4b, 4c). Ecartement entre rang : ●—1E, x- - -2E, ○·····repousses d'automne (pour la lisibilité, toutes les courbes ne sont pas figurées en 4b). 1, 1' . . . 8, 8' couples de repousses de même rang et de même année différant par le niveau de nutrition azotée.

Caractéristiques du couvert végétal en début de repousse

Les caractéristiques des couverts sont présentées pour les deux premières semaines de repousse suivant une coupe, car nous avons vu que les différences d'indice foliaire entre repousses étaient observables précocément.

Dactyle

Les densités de talles sont présentées par groupe de niveau de nutrition azotée et selon l'écartement des rangs (Tableau VII). Pour les rangs à faible écartement, il apparaît une différence significative entre les groupes de nutrition azotée G1 et G2 conformément aux résultats de la littérature (Wilman & Pearse, 1984). Par contre, nous n'avons pas observé de différence entre les groupes 2 et 3. Pour un niveau de nutrition donné, les peuplements à double écartement

Tableau VII. Nombre de talles m^{-2} selon les repousses et les niveaux de nutrition azotée pour les 2 premières semaines de repousse après une coupe. Les moyennes suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil 5%. Pour 4 repousses où les données d'une des semaines étaient manquantes, nous avons pris les valeurs de la semaine précédente ou suivante.

Traitement	Nombre de talles m^{-2} S1	Nombre de talles m^{-2} S2	Nombre de repousses
G1 1E	2958 a	3248 a'	4
G2 1E	2315 b	2492 b'	5
G3 1E	2396 bd	2121 b'	5
G2 2E	2021 be	1819 c'	4
G3 2E	1467 c	1576 c'	2

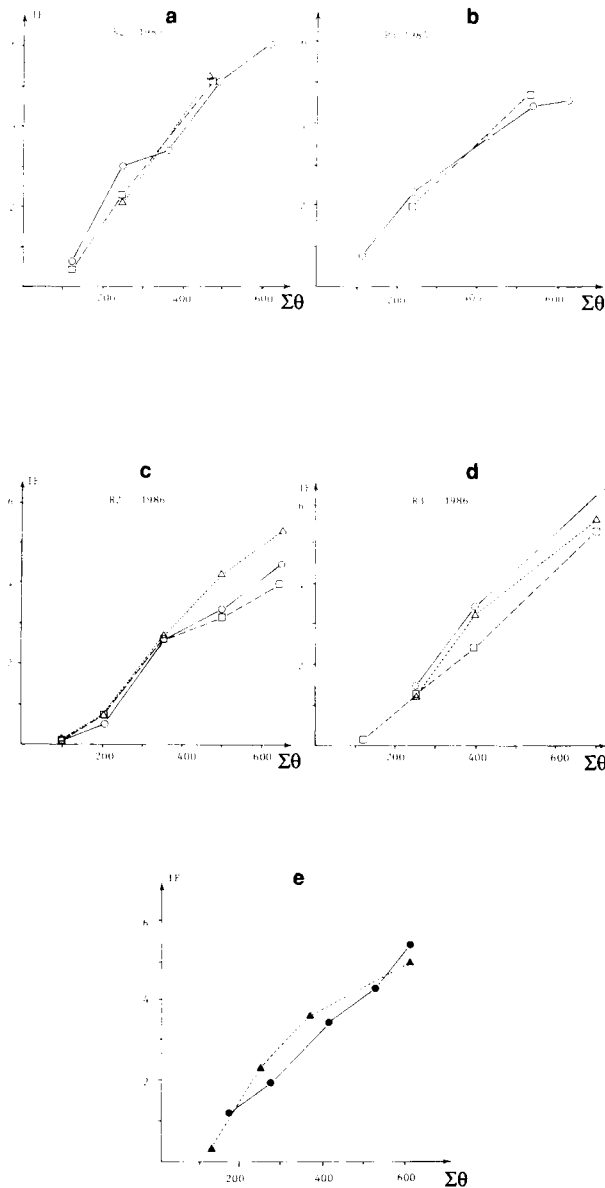


Fig. 5. Evolution de l'indice foliaire des repousses de luzerne en fonction du cumul des températures : R2 1985 : 5a, R3 1985 : 5b, R2 1986 : 5c, R3 1986 : 5d, R4 1984 et 1985 : 5e; ○ LON 1E, Δ LN/2 1E, □ LN/2 2E : repousses de fin de printemps et d'été; ● LON 1E 1984 (●) et 1985 (▲) : repousses d'automne.

entre rangs ont une moindre densité de talles (différences significatives dans 3 cas sur 4).

Luzerne

Nous avons montré précédemment que la vitesse de mise en place de l'indice foliaire dépendait principalement de l'état de croissance des bourgeons et petites tiges juste après la coupe, plutôt que de leur nombre (Duru & Langlet, 1988). Nous avons étudié ici les variations de ces deux paramètres selon la fertilisation azotée apportée et l'écartement entre rangs.

Pour les luzernes 0N, les longueurs moyennes des tiges sont plus importantes en 1985 pour les repousses 2 et 3 qu'en 1986 (Tableau VIII col. a et b). Le nombre de tiges supérieures à 1 cm (col. b) est bien plus élevé en 1985 alors que le nombre total de bourgeons et tiges (col. a) est inférieur, ce qui témoigne d'un état de croissance de ce couvert plus important.

Pour 1986, il est possible de comparer les repousses à simple écartement, ayant ou non reçu un apport d'azote. Pour chacune des semaines, on note un nombre et une longueur moyenne de tige ≥ 1 cm comparables aux repousses LON.

Par contre, les résultats ne sont pas nets en ce qui concerne l'effet de l'écartement. En 1986, où les comparaisons entre LN/2 1E et LN/2 2E pour R2 et R3 en semaine 1 et 2 sont rigoureuses compte tenu d'apports d'azote identiques,

les résultats sont plus dispersés sur le nombre de tiges ≥ 1 cm que sur leur longueur qui, 3 fois sur 4, est nettement supérieure en double écartement. Les résultats de 1985 où sont confondus les effets de l'azote et de l'écartement vont dans le même sens.

DISCUSSION

Efficienc e de conversion du PARa en biomasse aérienne (k) : vitesse de croissance

Potentiel en conditions de nutrition azotée non limitantes

Les relations MS-PARa montrent que pour le dactyle la vitesse de croissance est de 1,46 g MS·MJ⁻¹·m⁻². En plein été, compte tenu des valeurs moyennes de rayonnement (Tableau II), les vitesses de croissance sont d'environ 13 g·j⁻¹·m⁻². Ces résultats sont très voisins de ceux obtenus par Lemaire et Denoix (1987) à la même période pour une autre variété de dactyle à partir de relation entre croissance et temps de repousse.

Pour la luzerne, le coefficient de la pente (1,71) est voisin de celui obtenu par Gosse *et al.* (1984) : 1,76. La vitesse de croissance potentielle du dactyle est inférieure d'environ 15% à celle de la luzerne, malgré le niveau de nutrition azotée non limitant. Nous l'interprétons par le fait

Tableau VIII. Caractéristiques des tiges en début de repousse : nombre·m⁻², longueur moyenne (cm); a_i : données concernant l'ensemble des bourgeons et des tiges; b_i : données concernant les tiges ≥ 1 cm (bourgeons exclus).

	R2		1985 R3		R4		1986 R2		R3	
	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b
<u>1e semaine de repousse (S1)</u>										
LON 1E nombre de tiges	1532	1430	1964	1824	2182	1676	2190	520	2714	291
longueur	5,6	8,3	5,1	8,3	1,6	1,8	1,5	3,9	1,2	2,8
LN/2 1E nombre tiges							2125	465	1645	300
longueur							1,4	2,9	1,4	3,8
LN/2 2E nombre tiges					2127	1450	722	152	1390	517
longueur					1,2	1,9	1,4	7,0	2,0	5,4
<u>2e semaine de repousse (S2)</u>										
LON 1E nombre tiges	1730	1368	1550	1067	1150	805	2777	1800	1960	1127
longueur	12,6	15,2	13,2	19,0	8,5	17,2	4,2	6,5	7,9	13,8
LN/2 1E nombre tiges							2130	1780	2097	1185
longueur							4,1	4,8	8,5	14,3
LN/2 2E nombre tiges	1030	836	1212	967			1728	892	1522	926
longueur	15,2	18,6	18,4	22,8			4,1	7,8	8,9	14,6

qu'il s'agit dans ce cas de repousses végétatives de graminées. Pour des repousses reproductrices, Gosse *et al.*, 1986 ont montré qu'alors la hiérarchie des vitesses de croissance serait inversée.

Cependant, comme le montre la comparaison des biomasses récoltées en 5^e semaine de repousse en relation avec les accroissements d'indice foliaire, ces différences de potentiel de vitesse de croissance n'expliquent pas, à elles seules, les différences de biomasse aérienne récoltées à une date donnée. Ainsi, les biomasses sont similaires entre dactyle et luzerne pour R2 86 (Tableau IV) mais avec une mise en place plus rapide de l'indice foliaire du dactyle (Fig. 4) que de la luzerne (Fig. 5), (+ 120 °C pour intercepter 80% du rayonnement). Pour R3 86, la biomasse récoltée est supérieure de 1,2 t·ha⁻¹ pour la luzerne mais dans ce cas, la mise en place de l'indice foliaire a été plus lente pour le dactyle (Fig. 3), (+50 °C).

Effet de l'azote

Pour le dactyle, on observe un effet important de la nutrition azotée sur l'efficacité de transformation du PARa en biomasse aérienne. La réduction est de 35% entre les groupes G1 et G3. Ces résultats sont cohérents avec ceux obtenus au champ sur fétuque élevée pour des repousses d'été (Lemaire *et al.*, 1986) ou des repousses de printemps (Gastal et Lemaire, 1988).

Par contre, les écarts entre groupes de nutrition azotée sont supérieurs à ceux observés en conditions contrôlées. Dans certains cas, il a été montré que la photosynthèse nette est réduite d'environ 25% par des carences en azote, en conditions de fort éclaircissement (Robson et Parson, 1978). D'autres expérimentations montrent qu'une fois la plus grande partie du rayonnement interceptée, l'effet de l'azote est faible (Woledge & Pearce, 1985). Enfin, Gastal et Saugier (1986) ont montré que l'effet de l'azote sur l'assimilation du carbone n'était sensible que si la teneur en azote des limbes descendait en dessous de 2,2%; ce qui est le cas pour les repousses du groupe 3. Les différences parfois constatées entre ces résultats peuvent avoir pour origine des différences de répartition des assimilats entre parties aériennes et parties souterraines.

Pour la luzerne, la variabilité de k calculée entre repousses (Tableau V) n'a pu être mise en relation avec le niveau de nutrition azotée (Fig. 3) de manière significative.

Les résultats publiés rendent compte en fait d'effets contradictoires de la fertilisation azotée : +10% en moyenne (Hoglund *et al.*, 1974; Cruz &

Lemaire, 1986), pas d'effet (Sheehy, 1987). L'effet de la fertilisation azotée minérale dépend en fait du fonctionnement symbiotique (Boller et Hichel, 1984) qui est très dépendant des conditions de nutrition minérale (Collins *et al.*, 1986) mais aussi du type de sol (Duru et Langlet, non publié).

Effet de l'écartement entre rangs

A nutrition azotée comparable, les coefficients k entre repousses à simple ou double écartement sont très voisins tant pour le dactyle que pour la luzerne. Ces résultats sont conformes à ceux obtenus par Cruz & Lemaire (1986) pour une luzerne recevant une fertilisation azotée. Ce constat signifie que les différences de croissance observées entre repousses, selon l'écartement des rangs, sont à interpréter en fonction de la vitesse de mise en place de l'indice foliaire. Ainsi, les dactyles à simple ou double écartement du niveau d'alimentation azotée G2 ont des productions équivalentes (respectivement 279 et 272 g·m⁻²) en R3 1987 où les vitesses de mise en place de l'indice foliaire sont voisines et différentes en R4 1987 (respectivement 267 et 207 g·m⁻²) où l'indice foliaire a été mis en place plus tôt pour la repousse à simple écartement (Tableau IV).

Saisonnalité de la croissance

De fin mai à fin août, à niveau de nutrition azotée comparable, les pentes des relations biomasse-PARa sont voisines pour les repousses de juin-juillet et de juillet-août. Par contre, elles sont très inférieures pour les repousses de septembre. La réduction est plus importante pour la luzerne que pour le dactyle (Tableau V).

Pour la luzerne, nous avons observé comme Gosse *et al.* (1982) que la vitesse de mise en place de l'indice foliaire est inchangée. La moins bonne efficacité du rayonnement intercepté est liée à un moindre allongement des tiges en conditions de jours courts comparativement aux autres repousses (Gosse *et al.*, 1984). Le supplément d'assimilats étant mis en réserve dans les pivots (Gosse *et al.*, 1986).

Pour le dactyle, ces calculs tiennent compte d'une meilleure interception du rayonnement à l'automne qu'en été, du fait de la hauteur du soleil relativement au port des feuilles. On peut donc penser, selon l'hypothèse de Gillet *et al.* (1984), que la moins bonne efficacité de conversion du PARa en biomasse aérienne est due aussi au comportement de la plante qui oriente plus les assimilats vers les organes de réserves.

Ces constats seraient à confirmer dans la mesure où nous n'avons que peu de données.

Démarrage de la repousse

Estimation de la précocité

La précocité d'une repousse peut être estimée par le temps mis par le couvert végétal pour capter la plus grande partie du rayonnement. Pour l'hypothèse retenue (80% du rayonnement intercepté), il faut en moyenne 200 à 300 °C pour la luzerne (hypothèse IF = 2) et 180 à 350 °C pour le dactyle à N non limitant (hypothèse IF = 3). La vitesse de mise en place de l'indice foliaire, en moyenne plus rapide pour le dactyle, peut s'expliquer par une surface foliaire résiduelle après la coupe plus importante. Ceci correspond à l'observation visuelle de nos parcelles après la coupe réalisée à la même hauteur pour les 2 espèces.

Effet du niveau de nutrition azotée et de l'écartement entre rangs, importance de l'état initial du peuplement

La comparaison des traitements azote et écartement tout comme la dispersion des résultats au sein d'un traitement donné (150° d'écart maximal pour la luzerne et 400° pour le dactyle pour obtenir un même IF) laissent penser que d'autres facteurs que l'azote et le mode de semis régissent la vitesse de mise en place de l'indice foliaire.

Pour le dactyle, bien que le nombre de talles soit généralement plus élevé en fonction du niveau de nutrition azotée (Tableau VII), nous n'avons pas observé d'avantage systématique de précocité, alors que le nombre de talles est souvent présenté comme un élément déterminant de la vitesse de mise en place de l'indice foliaire après une coupe (Lemaire, 1985).

L'effet de l'écartement entre rangs sur les valeurs d'indice foliaire n'apparaît pas non plus nettement alors que, tant pour le dactyle que pour la luzerne, le nombre d'organes est inférieur en début de repousse (Tableaux VII et VIII). Dans le cas des repousses à double écartement du dactyle, nous observons un léger retard de mise en place de l'indice foliaire (équivalent de 25 à 50 °C) pour les 2 repousses du groupe 2 où les comparaisons avec les traitements à simple écartement sont possibles; pour le groupe 3, on note un retard de 75 °C dans un cas, mais une avance équivalente pour une autre repousse. Pour la luzerne, un retard n'est noté que pour une seule repousse sur les 5 observées. Ce constat est à

mettre en rapport, avec la longueur moyenne plus importante des tiges, des repousses à double écartement entre rangs (Tableau VIII).

Pour la luzerne, plus le nombre et l'état de croissance des jeunes tiges en début de repousse (Tableau VIII) sont élevés, plus la mise en place de l'indice foliaire est rapide (R2 et R3 de 1985 comparées à R2 et R3 de 1986). Pour le dactyle, nous avons montré par ailleurs (Duru *et al.*, 1989), que l'état du peuplement juste après une coupe, pouvait différer selon la surface foliaire résiduelle en relation avec la longueur de la gaine. Par ailleurs, il a été montré que les feuilles n'ont pas la même capacité d'élongation selon la vigueur des talles (Brereton *et al.*, 1985). Des proportions de talles de vigueur différente seraient donc à considérer pour expliciter la mise en place de l'indice foliaire. Enfin, il ne faut pas exclure le rôle possible des réserves carbonées et azotées ainsi que leur vitesse de mobilisation.

CONCLUSION

L'étude des dynamiques de repousse a mis en évidence l'importance de la phase qui suit la coupe tant pour le dactyle que pour la luzerne. Les écarts de croissance liés à la vitesse de mise en place de l'indice foliaire ne se rattrapent pas par la suite. Les vitesses de mise en place de l'indice foliaire ne sont pas explicables de manière simple (nombre de tiges, de talles) et l'effet des traitements (azote, écartement entre rangs) n'apparaît pas toujours nettement. A cet effet, les modalités de compétition entre tiges ou talles en fonction de leur hétérogénéité de croissance en tout début de repousse serait à approfondir.

La phase qui débute après interception de 80% du rayonnement incident montre un effet net de la nutrition azotée pour le dactyle mais très faible pour la luzerne dans les conditions où nous avons travaillé. Il en résulte que la compétition entre les deux espèces en cultures associées sera fortement tributaire du niveau de nutrition azotée du dactyle, niveau de nutrition azotée lié aux apports d'azote ou bien dépendant de la présence du partenaire luzerne.

L'interprétation de la variabilité des productions récoltées nécessite également de raisonner à niveau de nutrition azotée connu. Pour les graminées, un exemple en est donné par nos observations selon les saisons : dans les conditions climatiques où nous avons travaillé, nous ne mettons pas en évidence de comportement particulier des repousses de plein été par rapport à celles de fin de printemps. Par contre, pour des

repousses plus tardives (septembre et au-delà), la diminution des vitesses de croissance en fonction du rayonnement intercepté -ou incident- apparaît bien comme devant être reliée à une orientation différente du métabolisme entre organes aériens et organes souterrains.

D'un point de vue pratique, la phase d'installation de l'indice foliaire est d'un grand intérêt notamment pour décider de la conduite du pâturage (entrée ou sortie des animaux sur une parcelle). Nous avons vu qu'elle pouvait correspondre à un seuil de matière sèche récoltable. Néanmoins, dans la pratique, cette variable est presque aussi difficile à obtenir que l'indice foliaire. C'est pourquoi nous pensons que des indicateurs d'état du peuplement, comme la mesure de la hauteur d'herbe, largement utilisée pour la gestion du pâturage continu sur des parcelles à base de ray grass anglais (Maxwell & Wright, 1987), devraient être mis au point pour des couverts fourragers, des structures de peuplement et des modes d'exploitation plus diversifiés.

RÉFÉRENCES

- Boller B.C. & Heichel G.H. (1984) Canopy structure and photosynthesis of alfalfa genotypes differing in module effectiveness. *Crop Sci.* 24, 91-96
- Bonhomme R. & Varlet-Grancher C. (1977) Applications aux couverts végétaux des lois de rayonnement en milieu diffusant. *Ann. Agron.* 28, 567-582
- Brereton A.J., Carton O.T. & O'Keefe W.F. (1985) Tissue turn over in perennial Ryegrass (*Lolium perenne* L.) during winter. *Ir. J. Agric. Res.* 24, 49-62
- Collins M., Lang D.J. & Keilling K.A. (1986) Effects of phosphorus, potassium and sulfur on alfalfa nitrogen fixation under field conditions. *Agron. J.* 78, 959-963
- Cruz P. & Lemaire G. (1986) Analyse des relations de compétition dans une association de luzerne (*Medicago Sativa* L.) et de dactyle (*Dactylis glomerata* L.). I. Effets sur les dynamiques de croissance en matière sèche. *Agronomie*, 6, 727-734
- 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. & Rouzies S. (1989) Stand characteristics of irrigated cocksfoot regrowths and leaf area increasing. *XVth International Grassland Congress*. Nice 509-510
- Gallagher J.N. & Biscoe P.V. (1978) Radiation absorption, growth and yield of cereals. *J. Agric. Sci.* 91, 47-60
- Gastal F. & Saugier B. (1986) Alimentation azotée et croissance de la fétuque élevée. I. Assimilation du carbone et répartition entre organes. *Agronomie*, 6, 157-166
- Gastal F. & Lemaire G. (1988) Study of a tall fescue sward grown under nitrogen deficiency conditions. *Proc. 12th General Meeting of Europ. Grassland Fed.* Dublin, Ireland, 322-327
- Gillet M., Gosse G. & Lemaire G. (1984) Essai d'élaboration d'un schéma global de la croissance des graminées fourragères. *Agronomie*, 4, 75-85
- Gosse G., Chartier M., Varlet-Grancher C. & Bonhomme R. (1982) Interception du rayonnement utile à la photosynthèse chez la luzerne : variations et modélisation. *Agronomie*, 2, 583-588
- Gosse G., Chartier M. & Lemaire G. (1984) Mise au point d'un modèle de prévision de production pour une culture de luzerne. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 298, (Série III), n° 18, 541-544
- Gosse G., Varlet-Grancher C., Bonhomme R., Chartier M., Allirand J.-M. & Lemaire G. (1986) Production maximale de matière sèche et rayonnement solaire intercepté par un couvert végétal. *Agronomie*, 6, 47-56
- Higgins J.J., Haun J.R. & Koch E.J. (1964) Leaf development : index of plant response to environmental factors. *Agron. J.* 56, 489-492
- Hoglund J.H., Dougherty C.T. & Langer R.H.M. (1974) Response of irrigated lucerne to defoliation and nitrogen fertilizer. *N.Z.J. Exp. Agric.* 2, 7-11
- Legg B.J., Day W., Lawlor D.W. & Parkinson K.J. (1979) The effects of drought on barley growth : models and measurements showing the relative importance of leaf area and photosynthetic rate. *J. Agric. Sci. Camb.*, 92, 703-716
- Lemaire G. (1985) *Cinétique de la croissance d'un peuplement de fétuque élevée (Festuca arundinacea Schreb.) pendant l'hiver et le printemps. Effet des facteurs climatiques.* Thèse de doctorat d'état. Université de Caen. 96 p
- Lemaire G. & Denoix A. (1987) Croissance estivale en matière sèche de peuplements de fétuque élevée (*Festuca arundinacea* Schreb.) et de dactyle (*Dactylis glomerata* L.) dans l'Ouest de la France. I. Etude en conditions de nutrition azotée et d'alimentation hydrique non limitantes. *Agronomie*, 7, 373-380
- Lemaire G., Gosse G. & Chartier M. (1984) Modelling of the dry matter regrowth of a grass stand in spring. Interaction between climatic factors and nitrogen nutrition. *Proc. 10th General Meeting of Eur. Grassland Fed.* As Norway. The Norwegian State Agric. Res. Sta., 515-519
- Lemaire G., Cruz P., Gosse G. & Chartier M. (1985) Etude des relations entre la dynamique de prélèvement d'azote et la dynamique de croissance en matière sèche d'un peuplement de luzerne (*Medicago sativa* L.). *Agronomie*, 5, 685-692
- Lemaire G., Gastal F. & Durand J.-L. (1986) Potentiel de production et influence des facteurs limitants eau et azote. *Biomasse actualités*, n° 9, 19-25
- Maxwell T.J. & Wright I.A. (1987) Nouveaux concepts pour la conduite des prairies. L'expérience britannique. *Fourrages* 112, 345-362
- Monteith J.-L. (1972) Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *J. Appl. Ecol.* 9, 747-766
- Peacock J.M. (1976) Temperature and leaf growth in four grass species. *J. Appl. Ecol.* 13, 225-232
- Robson M.J. & Parson A.J. (1978) Nitrogen deficiency in small closed communities of S24 Ryegrass. I. Photosynthesis, respiration, dry matter production and partition. *Ann. Bot.* 42, 1185-1197
- Ryle G.J.A. (1964) A comparison of leaf and tiller growth in seven perennial grasses as influenced by nitrogen and temperature. *J. Br. Grassl. Soc.* 19, 281-290

Salette J. & Lemaire G. (1981) Sur la variation de la teneur en azote de graminées fourragères pendant leur croissance : formulation d'une loi de dilution. *C.R. Hebd. Séances Acad. Sci.* 292, 875-878

Sheehy J.E. (1987) A mechanistic view of legume forage crop physiology : part of an EEC project in Agriculture, Pasture improvement. Commission of the EC, 27-46 L. Miró-Granada Gelabert, Luxembourg

Varlet-Grancher C., Chartier M., Gosse G. & Bonhomme R. (1981) Rayonnement utile pour la photosynthèse

des végétaux en conditions naturelles. Caractérisation et variations. *Acta Oecol. Oecol. Plant.* 2, 189-302

Wilman D. & Pearse P.J. (1984) Effects of applied nitrogen on grass yield, nitrogen content, tillers and leaves in filed swards. *Journal of Ag. Sci., Camb.*, 103, 201-211

Woledge J. & Pearse P.J. (1985) The effect of nitrogenous fertilizer on the photosynthesis of leaves of a Ryegrass sward. *Grass Forage Sci.* 40, 305-309