HAL open science

Un modèle générique de digestibilité des graminées des prairies semées et permanentes pour raisonner les pratiques agricoles

Michel M. Duru, Pablo Cruz, Jean Pierre J. P. Theau

To cite this version:

Michel M. Duru, Pablo Cruz, Jean Pierre J. P. Theau. Un modèle générique de digestibilité des graminées des prairies semées et permanentes pour raisonner les pratiques agricoles. Fourrages, 2008, 193, pp.79-102. hal-02656631

HAL Id: hal-02656631

https://hal.inrae.fr/hal-02656631

Submitted on 29 May 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.

Copyright

Fourrages (2008) 193, 79-102

Un modèle générique de digestibilité des graminées des prairies semées et permanentes pour raisonner les pratiques agricoles

M. Duru, P. Cruz, J.-P. Theau

La hiérarchisation des principaux facteurs de variation de la digestibilité des fourrages (espèces, stade physiologique du couvert, conditions de croissance, pratiques de fertilisation ou d'exploitation...) nécessite de les intégrer dans un modèle unique. Un modèle d'évolution de la digestibilité du fourrage sur pied au cours d'une pousse, enrichi par des connaissances en écologie et en écophysiologie, est ici proposé.

RÉSUMÉ

Le modèle est fondé sur une représentation de la plante en deux compartiments : métabolique (digestibilité de la matière organique quasi totale) et structural (sa digestibilité diminue au cours du temps). La digestibilité d'une plante dépend alors de la digestibilité du compartiment structural (fonction de son âge, de la nutrition azotée et des espèces) et de sa proportion dans la biomasse totale. La digestibilité des tissus jeunes dépend de l'espèce semée ou du type fonctionnel de graminée (prairie permanente), du niveau de nutrition azotée ; la longueur résiduelle de la gaine permet de prendre en compte l'intensité d'utilisation. Un modèle est également proposé pour les pousses reproductives. Le modèle est validé sur de nombreuses expérimentations. Son utilisation suppose de connaître la digestibilité des espèces au stade végétatif, ainsi que les dates auxquelles les stades phénologiques sont atteints.

MOTS CLÉS

Composition fonctionnelle, dactyle, digestibilité, fétuque élevée, graminée, modélisation, prairie permanente, prairie temporaire, stade de récolte, variations saisonnières.

KEY-WORDS

Cocksfoot, cutting stage, digestibility, functional composition, grass, ley, modelling, permanent pasture, seasonal variations, tall fescue.

AUTEURS

UMR1248 INRA-ENSAT, Chemin de Borde-Rouge, BP 52627, F-31326 Castanet Tolosan ; Michel.Duru@toulouse.inra.fr

Introduction

La prévision de la digestibilité de l'herbe est nécessaire à l'établissement de plans d'alimentation des troupeaux d'herbivores domestiques (SHEATH et CLARK, 1996). Les modèles de prévision sont basés sur l'observation de l'état de la plante pour l'estimation instantanée de la digestibilité ou bien sur le temps de pousse complété par une connaissance des pratiques pour une prévision des dynamiques d'évolution. Dans le premier cas, des équations ont été établies pour exprimer la digestibilité des fourrages en fonction du stade phénologique des plantes (DEMARQUILLY, 1989) ou de la longueur des tiges (DURU *et al.*, 2000) pour des pousses reproductives, ou bien de la longueur de la gaine pour des pousses végétatives (DURU et DUCROCQ, 2002). Cette approche est appropriée pour prendre des décisions opérationnelles (date de pâturage ou de fauche) visant à optimiser la qualité du prélèvement, mais elle ne permet pas d'organiser *ex ante* l'utilisation de différentes parcelles en tenant compte des effets des conduites et des espèces sur la digestibilité.

La diminution de la digestibilité en fonction du temps est communément décrite comme un processus de vieillissement, le plus souvent caractérisé par l'âge de l'herbe exprimé en jours ou en degré-jours (FICK *et al.*, 1994). Ces modèles ne prennent cependant pas en compte l'effet de l'environnement (nutrition azotée) et des modes d'exploitation (hauteur de pâturage par exemple) qui agissent sur la morphologie des plantes. En outre, ils sont souvent calibrés pour une espèce et ne sont pas simplement transposables à des prairies permanentes comportant un grand nombre d'espèces. Pour pouvoir prendre en compte une telle diversité, nous proposons une représentation générique de l'évolution de la digestibilité au cours de la croissance des graminées en culture pure ou pour la fraction de graminées de prairies riches en espèces.

Les données de la littérature correspondent le plus souvent à une vision fragmentée des effets des variables du milieu et de conduite sur la digestibilité. Ainsi, il est couramment admis que : (i) les températures élevées réduisent la digestibilité (VAN SOEST, 1994) ; (ii) la fertilisation azotée a peu ou pas d'effet sur la digestibilité de l'herbe (BUXTON et FALES, 1994) ou que cet effet est variable selon le temps de pousse (DURU et DUCROCQ, 2002) ; (iii) il existe de fortes différences entre espèces, qu'il s'agisse de graminées sélectionnées (DEMARQUILLY, 1989) ou natives (BRUINENBERG *et al.*, 2002).

Pour disposer d'**une représentation intégrée de l'ensemble des facteurs**, nous présentons dans une première partie un modèle conceptuel (CALOIN et YU, 1984), une plante étant représentée comme un assemblage de 2 composants dont on peut prédire les parts respectives (LEMAIRE et VALLET, 1996) ; **le premier composant est métabolique** (le contenu cellulaire) **complètement digestible et l'autre structural** (les parois) **dont la digestibilité diminue au cours du développement des organes** (JARRIGE, 1988). Ce modèle conceptuel sera décliné en une version simplifiée, plus empirique de façon à être opérationnel. Dans une deuxième partie, nous mobilisons les données d'un grand nombre de dispositifs expérimentaux pour paramétrer ce modèle et le valider pour les phases végétatives et reproductives. Dans la dernière partie, nous en discutons les applications possibles.

Modèles et dispositifs

1. Modèle conceptuel et illustration

La digestibilité d'un couvert de graminées et son évolution au cours d'une repousse dépend de deux processus (LEMAIRE et ALLIRAND, 1993). L'un dépend de la croissance **(processus 1)** qui détermine la **diminution de nature ontogénique de la part du compartiment métabolique dans la biomasse totale**, tant lors des phases végétatives que de la phase reproductive du fait d'une augmentation plus rapide de la proportion de tissus de soutien moins digestibles que les tissus à dominante métabolique (figure 1a). Cependant, il est généralement exprimé en fonction du temps et non de l'accumulation de biomasse. L'autre est lié au **vieillissement des tissus** (feuilles et tiges) **au cours du temps (processus 2)**, se traduisant par une diminution de la digestibilité du compartiment structural (figure 1b). L'identification des 2 composants de la plante (structural et métabolique) peut être effectuée sur la base d'analyses morphologiques (les feuilles et les tiges), histologiques (le type de tissus : parenchyme, sclérenchyme) ou/et biochimiques (teneurs en parois : par exemple NDF, *neutral detergent fiber*, hémicellulose + cellulose + lignine). A la différence des légumineuses (luzerne, trèfle) pour lesquelles les folioles sont constituées majoritairement de tissus métaboliques, les feuilles de graminées comprennent toujours une proportion plus ou moins importante de tissus de soutien. Nous mobilisons ce modèle pour montrer sur chacun des processus :

- l'effet du temps de pousse, de la fertilisation azotée et de la biomasse résiduelle après récolte à partir de l'analyse de limbes

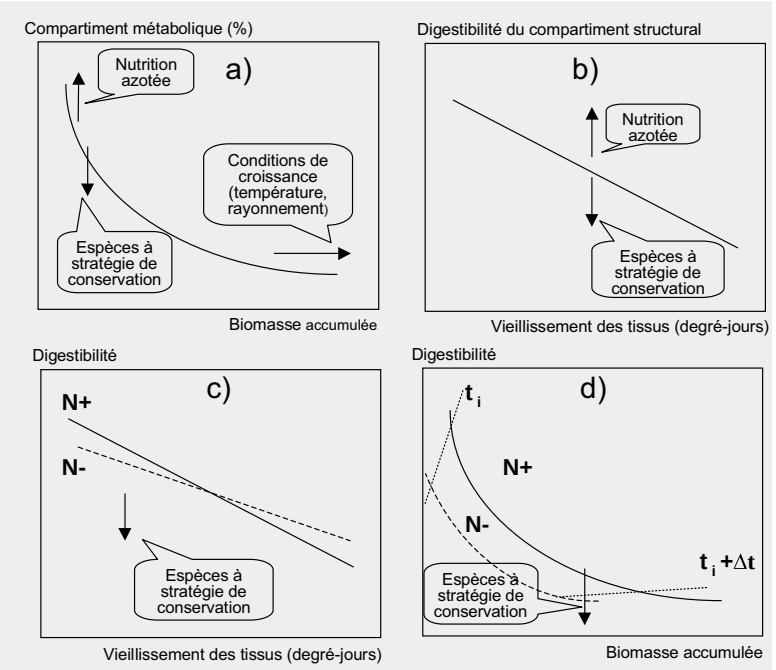


FIGURE 1 : **Composantes de la digestibilité : a) proportion de tissus métabolique en fonction de la biomasse accumulée, b) digestibilité des tissus de soutien en fonction du développement de la plante. Evolution de la digestibilité en fonction : c) de l'âge et d) de la biomasse accumulée** (les vignettes indiquent les effets des facteurs sur les courbes ; N+ et N- : niveaux de nutrition élevé et faible).

FIGURE 1 : ***Components of the digestibility : a) proportion of metabolic tissues according to cumulated bio-mass; b) digestibility of supporting tissues according to plant development. Variation of the digestibility according to c) age and d) cumulated bio-mass*** *(the effects of the factors on the curves are indicated in the balloons; N+ and N-: respectively high and low nutritional levels).*

adultes de dactyle (au moment où la ligule devient visible) prélevés à plusieurs dates au cours de repousses d'été, initiées à des dates différentes et recevant ou non un apport d'azote (DURU ET *al.*, 1999) ;

- l'effet de l'espèce à partir de l'analyse de limbes adultes de graminées de prairies permanentes cultivées en culture pure pour des espèces à stratégie de capture des ressources (ray-grass, dactyle....) ou de conservation (fétuque rouge...) (voir ANSQUER *et al.*, 2004 ; AL HAJ KHALED *et al.*, 2006).

Analyse de l'effet du temps de pousse et de la nutrition azotée

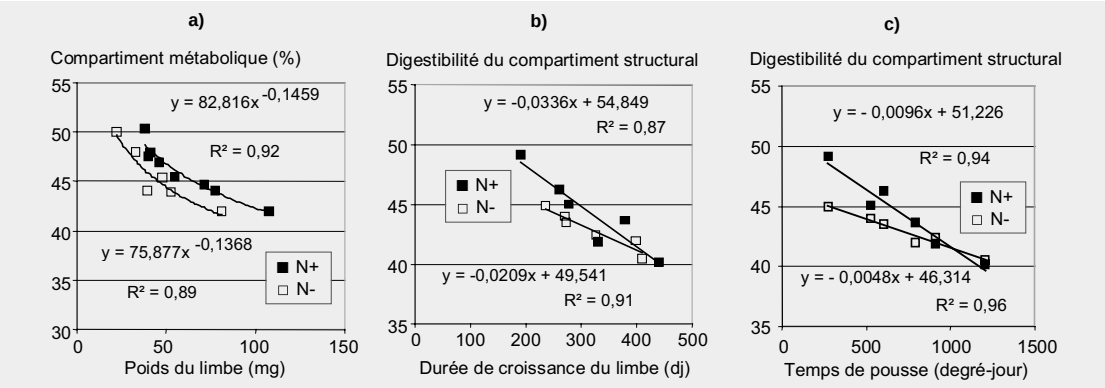
La proportion du compartiment métabolique (évaluée par : 1 – teneur en NDF) **dans un limbe décroît en fonction de sa masse**, quelles que soient la date de prélèvement (limbes de rangs différents) et la biomasse résiduelle à l'initialisation de la repousse (figure 2a). La fonction puissance traduit le fait qu'au cours de la croissance, la taille de ce compartiment augmente moins vite que la taille du compartiment structural qui est de digestibilité nettement inférieure. Il s'agit donc d'une diminution ontogénique de la digestibilité des limbes avec leur taille.

Lorsque l'azote est limitant pour la croissance, la proportion du compartiment métabolique dans la biomasse du limbe est toujours significativement inférieure (figure 2a). Ceci veut dire qu'à même biomasse la digestibilité d'un limbe carencé en azote sera plus faible que celle d'un limbe à nutrition azotée non limitante. Cependant, les plantes en déficit de nutrition N produisant des limbes plus courts, donc de plus faible biomasse, les deux effets ont tendance à se compenser lorsque l'on analyse globalement l'effet de la nutrition azotée sur la digestibilité (voir figure 1d). Ceci explique pourquoi dans la littérature on trouve un effet faible et parfois contradictoire (tantôt un peu plus et tantôt un peu moins) de la fertilisation azotée sur la digestibilité des graminées.

Le vieillissement des tissus et donc la digestibilité des parois dépendent de la vitesse de développement qui est fonction du temps et de la température journalière. C'est pourquoi une augmentation de la température accélère la diminution de la digestibilité. Nous observons ainsi **une relation linéaire unique entre la digestibilité des**

FIGURE 2 : **a) Proportion du compartiment métabolique**, 100.(1-NDF), **en fonction du poids d'un limbe. Digestibilité des parois** (NDF) **du limbe au stade adulte en fonction b) de sa durée de croissance ou c) du temps de pousse**, pour des traitements avec ou sans azote.

FIGURE 2 : ***a) Proportion of the metabolic part of the plant****, 100.(1-NDF),* ***according to the weight of a blade. Digestibility of the blade's cell walls*** *(NDF)* ***at the adult stage according to b) the duration of its growth or c) the length of time of the re-growth****, for treatments with or without nitrogen.*



parois[1] **et la durée de croissance du limbe** (somme de températures entre l'émergence du limbe de la gaine et le stade ligule visible), quels que soient la date de prélèvement (limbes de rangs différents) et l'apport d'azote (figure 2b). Cependant, un effet significatif de la nutrition azotée est observé quand la digestibilité des parois est exprimée en fonction de l'âge de la repousse, surtout pour le temps le plus court (figure 2c). Ceci résulte de deux phénomènes contradictoires. D'une part l'azote tend à réduire la durée d'élongation des limbes et donc à augmenter la digestibilité de leurs parois conformément à la figure 2b. Mais d'autre part l'azote augmente plus rapidement l'auto-ombrage des plantes dans le couvert ce qui augmente la durée d'élongation des limbes et annule l'effet intrinsèque de l'azote.

En résumé, une augmentation de la nutrition azotée se traduit par une diminution de la proportion de tissus vasculaires (anatomie et histologie) et de cellules dont les parois ont des teneurs élevées en fibres (composition chimique) (SCHULTE *et al.*, 2001), vraisemblablement parce que la durée de croissance des limbes est plus courte (figure 2b, DURU et DUCROCQ, 2000). Mais ceci n'est observable que pour des couverts peu développés car, lorsque l'indice foliaire s'accroît, il y a une augmentation de la durée d'élongation des limbes (corrélative de l'augmentation du phyllochrone) d'autant plus rapide que la croissance du couvert végétale est forte, c'est-à-dire avec une nutrition azotée élevée.

Spécificité de la phase reproductive

Lors de la montaison, la proportion de limbes dans la biomasse récoltée diminue jusqu'à des valeurs de 20% (DURU *et al.*, 2000). La digestibilité des tiges suit le même schéma que celui montré pour les feuilles. Ainsi, pour du dactyle, nous avons mis en évidence une relation décroissante unique entre leur digestibilité et leur longueur quelle que soit la date de prélèvement. De même, à longueur de tige égale, nous avons montré l'existence d'un effet un effet positif de la fertilisation azotée sur la digestibilité (DURU *et al.*, 2000).

Analyse de l'effet de la hauteur de défoliation

La durée d'élongation d'un limbe dépendant de la taille de la gaine à l'intérieur de laquelle il s'allonge, sa digestibilité est en partie pilotée par la taille de la gaine précédente. La hauteur de défoliation détermine ainsi la digestibilité des nouveaux limbes *via* la hauteur résiduelle de la gaine (DURU et DUCROCQ, 2002).

Analyse des différences entre espèces

Les fortes **différences de digestibilité entre espèces de graminées** sélectionnées (DEMARQUILLY, 1989) ou natives (BRUINENBERG *et al.*, 2002) proviennent des 2 processus précédemment décrits :

- **A même biomasse, la part du compartiment structural est plus élevée pour les espèces à stratégie de conservation de ressources** du fait de l'épaisseur des parois cellulaires (histologie) et

1 Calculée en considérant que le compartiment métabolique est 100% digestible : digestibilité NDF = (100.digestibilité organe + NDF - 100) / NDF

de la proportion de tissus photosynthétiques (anatomie) (SCHULTE *et al.*, 2001). Paradoxalement, les bases de classement sont les mieux connues pour les graminées issues de prairies permanentes. En effet, il a été montré une relation, entre la teneur en matière sèche (TMS) des feuilles mesurée en conditions standardisées qui traduit le degré d'adaptation des espèces aux milieux pauvres en minéraux (WEIHER *et al.*, 1999) et la teneur en fibres (VAN ARENDONCK et POORTER, 1996). Nous avons montré qu'une typologie des espèces pouvait être faite simplement sur la base de la TMS ; quatre types de graminées ont ainsi été identifiés (ANSQUER *et al.*, 2004).

- La digestibilité du compartiment structural de ces mêmes espèces est plus faible que celle des espèces à stratégie de capture des ressources. Ainsi, les valeurs moyennes pour des graminées à stratégie de capture et de conservation sont respectivement de 58 et 49% (AL HAJ KHALED *et al.*, 2006).

Conséquences pour la modélisation de la digestibilité

L'explicitation des effets des facteurs sur chacun des processus nous permet d'une part de prédire les effets de la température, de l'azote et des modes d'exploitation sur la digestibilité et, d'autre part, de proposer des représentations simplifiées.

Lorsque la digestibilité des tissus est exprimée en fonction du temps (degrés-jour), on doit s'attendre à avoir des différences de pente et d'ordonnée à l'origine selon le niveau de nutrition en azote du couvert, ainsi que des différences d'ordonnée à l'origine pour des espèces présentant des stratégies de croissance différentes (figure 1c).

Lorsque la digestibilité est exprimée en fonction de la biomasse accumulée, un couvert déficient en azote présente toujours une digestibilité moindre à même biomasse (figure 1d). A même temps de repousse, une déficience en azote génère des tissus moins digestibles, toutefois les écarts se réduisent ou même peuvent s'inverser pour des temps de repousse longs. Ce mode d'expression de la digestibilité permet en outre de raisonner les modalités de récolte en fonction d'objectifs de rendement et de valeur nutritive.

2. Modèle empirique

Pousses végétatives

L'expression de la digestibilité en fonction du temps de pousse en somme de températures (somT) est motivée par le fait qu'**une augmentation de la température accélère à la fois (i) l'augmentation de la proportion de tissus structuraux liée à l'accélération de croissance de la plante** (processus 1) **et (ii) la diminution de la digestibilité des tissus structuraux** (processus 2) (GROOT *et al.*, 1999). D_t étant la digestibilité un jour t à la somT, on a :

$$D_t = a - b.somT \qquad (1)$$

La température moyenne journalière a été plafonnée à 18°C. En effet, GROOT *et al.* (2003) ont montré que la relation entre digestibilité et température restait linéaire dans une gamme variant de 5 à 25°C ; cette dernière valeur correspondant statistiquement à une température moyenne journalière de 18°C dans nos conditions.

Nous avons considéré **le dactyle** (Da) comme **espèce modèle pour calibrer le modèle**, car nous avons pour cette espèce des données nombreuses dans des conditions de croissance et d'utilisation très variées (31 repousses). Ces données nous permettront de modéliser les effets de la nutrition azotée (Ni)[2] et de la longueur de la gaine (Lg)[3] après pâturage sur la digestibilité des limbes. Nos résultats ont montré que les différences de digestibilité générées par des différences de hauteur résiduelle se maintenaient tout au long de la repousse. Ceci correspond à un décalage sur l'abscisse de la figure 1a. En outre, pour tenir compte du fait qu'un apport d'azote augmente la digestibilité dès la première feuille apparue après une récolte (figure 1b) mais accélère sa diminution suite à une augmentation plus rapide de la taille de la gaine à chaque rang de feuilles (figure 1c), nous avons retenu le formalisme suivant :

$$D_t = a_{Da} + b.Ni - c.Lg - d.Ni.somT \qquad (2)$$

Ce modèle a été considéré comme référence pour **l'étendre à une autre graminée semée** (la fétuque élevée) **et aux types de graminées natives**. Les graminées de prairies permanentes ont été regroupées en 2 types fonctionnels principaux : ray-grass anglais, houlque laineuse, dactyle, flouve odorante, pâturin commun (espèces à stratégie de capture des ressources : types AB) ; agrostide, fétuque rouge, trisète, fléole, avoine pubescente (espèces à stratégie de conservation des ressources : types CD ; AL HAJ KHALED *et al.*, 2006). Dans chaque cas, nous avons comparé la digestibilité des limbes de ces différentes graminées (D_{Gr}) à celle du dactyle (D_{Da}) au stade feuillu, en l'absence de déficience en azote et pour des temps de repousse courts (figure 1b). Nous avons considéré que l'effet du temps de repousse, de la température et du niveau de nutrition azotée est le même pour toutes les espèces. Autrement dit, il est fait l'hypothèse que seule l'ordonnée à l'origine dépend de l'espèce. Les différences entre les valeurs de D_{Da} et de D_{Gr} ont donc permis de calculer les coefficients a_{Gr} :

$$a_{Gr} = a_{Da} - D_{Da} + D_{Gr} \qquad (3)$$

On obtient donc le modèle général suivant pour l'ensemble des graminées :

$$D_t = a_{Gr} + b.Ni - c.Lg - d.Ni.somT \qquad (4)$$

Les données de repousses de dactyle, de fétuque élevée ainsi que de la fraction des graminées de prairies permanentes seront utilisées pour calibrer et évaluer ce modèle.

---

2 Le niveau de nutrition azotée est estimé par le rapport entre la teneur en azote mesurée et la teneur critique pour la biomasse (MS) considérée : $Ni = N\% / (4{,}8 \times MS^{-0{,}32})$, d'après LEMAIRE et GASTAL (1997) ; généralement $0 < Ni < 1$

3 Manière simplifiée de prendre en compte la biomasse résiduelle (DURU et DUCROCQ, 2002)

Pousses reproductives

Le modèle proposé pour une pousse végétative ne peut être repris tel quel pour une pousse reproductive étant donné que la diminution de la digestibilité est beaucoup plus rapide au cours de l'élongation des tiges (DEMARQUILLY et ANDRIEU, 1992). La diminution de la digestibilité est alors accélérée du fait d'une croissance plus rapide (processus 1, figure 1a). Pour cette raison, nous avons cherché à **caractériser la vitesse de diminution de la digestibilité entre le début de la montaison et la floraison**.

Une première étape a été de **définir le moment où la digestibilité des tiges** (et des gaines) **devient inférieure à celle des limbes**, et d'identifier si ce moment correspond à un stade de développement facilement identifiable et commun (stade de développement de la tige par exemple) ou au contraire spécifique aux différentes espèces étudiées.

Une deuxième étape a été de **caractériser la vitesse de diminution de la digestibilité** (dD/dt) **entre ce moment critique** (Tc) **et la date de floraison** (Tflo) au-delà de laquelle la vitesse de diminution de la digestibilité ralentit. dD/dt a été calculée par degré-jour en fonction du niveau de nutrition azotée, ainsi que du type de graminées (type AB *vs* type CD et proportion de ces deux types dans la flore de la prairie). En effet, nos résultats antérieurs ont montré que le rapport feuille/tige, qui est une estimation approximative de la proportion de tissus métaboliques par rapport aux tissus de soutien, diminue plus vite lors d'un apport d'azote tant pour les graminées sélectionnées (DURU *et al.*, 2000) que pour celles des prairies permanentes (CALVIÈRE et DURU, 1999). En outre, nous avons montré que la digestibilité des espèces ayant une stratégie de conservation de ressources (type CD) baisse plus lentement que celles qui ont une stratégie de capture de ces ressources (type AB) du fait d'une croissance généralement plus lente (DURU et CALVIÈRE, 1996). C'est la raison pour laquelle nous avons considéré le modèle suivant :

$dD/dt = e.Ni.(1 + PFT_{AB})$, où PFT_{AB} est la proportion de graminées de type A et B ($0 < PFT_{AB} < 1$) qui se rencontrent généralement dans les milieux les plus riches. Durant la phase reproductive, la digestibilité est donc calculée en deux étapes : calcul de la digestibilité au stade critique (équation 5), puis calcul au-delà de ce stade (équation 6) :

$$D_{Tc} = a_{Gr} + b.Ni - c.Lg - d.Ni.somT, \text{ pour } somT = Tc \quad (5)$$

$$D_t = D_{Tc} - e.Ni.(1 + PFT_{AB})(somT - Tc), \text{ pour } Tc < somT < Tflo \quad (6)$$

Pour la pousse de printemps, il importe de fixer des conventions afin de déterminer la date à laquelle initialiser les sommes de températures. La phase reproductrice est déclenchée principalement par la photopériode, mais peut être légèrement modifiée par la température (MCMILLAN, 1957 ; HUMPHREYS *et al.*, 2006). C'est pourquoi des différences interannuelles dans les dates de floraison sont habituellement associées à des différences de températures moyennes (SCHEMSKE *et al.*, 1978). Pour de nombreuses espèces, la date d'initialisation réduisant le plus les variations de sommes de

températures accumulées entre les années est située entre janvier et mars (SPARKS *et al.*, 2000). Cependant, ces auteurs indiquent que le choix d'une date d'initialisation des sommes de températures n'est pas aisé d'une part compte tenu des différences de sensibilité entre espèces et d'autre part compte tenu des effets contraires d'une augmentation des températures en automne ou au printemps.

3. Dispositifs expérimentaux et analyse des données

La calibration et la validation du modèle s'appuient sur 7 dispositifs expérimentaux (tableau 1). Trois concernent un couvert de dactyle (cv. Lucifer : variété tardive) pour lequel nous avons déjà publié les résultats concernant l'effet de l'azote et de la hauteur de coupe pour des pousses végétatives (dispositif 3 : DURU et DUCROCQ, 2002), et reproductives (dispositif 2 : DURU *et al.*, 2000), ainsi que la comparaison avec la fétuque élevée (cv. Clarine, dispositif 1 : DURU *et al.*, 1995). Les quatre autres concernent des graminées de prairies permanentes pour lesquelles nous avons étudié l'effet du type fonctionnel de plantes sur la digestibilité des feuilles et des tiges pour les graminées en culture pure (dispositif 4 : AL HAJ KHLADED *et al.*, 2006) ou dans les communautés (dispositif 7 : DURU, 1997). Dans tous les dispositifs, les limbes ont été séparés des gaines et des tiges. Pour les prairies permanentes, les graminées ont été séparées des dicotylédones, et la proportion de chacune des espèces de graminée a été estimée par la méthode des points quadrats (dispositif 7) ou par tri (autres dispositifs). Chaque mesure élémentaire de digestibilité provient de la récolte de 4 placettes mesurant entre 0,18 et 0,25 m^2. La proportion de

TABLEAU 1 : **Caractérisation des dispositifs expérimentaux utilisés pour calibrer et valider le modèle.**

*TABLE 1 : **Characterization of the experimental lay-outs utilized for the calibration and the validation of the model**.*

Site	Années	Espèces	Saison (et traitments)	Effet traité statistiquement	Digestibilité : méthode (et n mesures/cycle)	Autres mesures	Usage des données[1]
1 - Auzeville	1989-1991	Dactyle et fétuque élevée[2]	Pousse reproductive (3 ans x **2 N** x 2 espèces)	Azote	Cellulase (> 5 mes./cycle)		C, V
2 - Auzeville	1992, 1995-1997	Dactyle	Pousse reproductive. (4 ans x **2 N** x 2 régimes de coupe)	Azote	cellulase (> 5 mes./cycle)	Longueur des tiges	V : 1992 C : 1995-1997
3 - Auzeville	1992, 1994, 1997	Dactyle	Repousses végétatives[3] (3 ans x **2 N** x 2 régimes de coupe)	Azote et dates d'intialisation	Cellulase (> 5 mes./cycle)	Hauteur de la gaine	V : 1992 C : 1995-1997
4 - Auzeville	2001-2003	Collection de 17 graminées fourragères	Pousse reproductive. **traitement N**	Espèces et azote	NRIS, cellulase en 2001 (1 date/cycle)	Longueur des tiges et phénologie	C
5 - Ercé (600-1 000 m)	2002	PP[1] fauchées et pâturées	Pousse de printemps (8 parcelles.) Repousses (6 parc.)	Type de prairies	NRIS (> 5 mes./cycle)	Phénologie	C : pousses V : repousses
6 - Ercé (600-1 000 m)	2004	PP fauchées et pâturées	Pousse de printemps (18 parcelles)	Type de prairies	NRIS (1 date/cycle)	Phénologie	V
7 - Portet (1 250 m)	1991-1992	PP fauchées et pâturées	Pousse de printemps (2 parcelles x **4 fertilisations**)	Fertilisation	NRIS (> 5 mes./cycle)		V

1 : C : calibration ; V : validation ; PP : prairie permanente
2 : cultivar Lude pour le dactyle et Clarine pour la fétuque élevée
3 : traitements avec décalage de dates d'initialisation pour simuler des hauteurs de coupe différentes

graminées de type AB augmente en général avec le niveau de nutrition azotée. Toutefois, des variations importantes sont observées du fait d'un effet des modes d'exploitation sur le type de graminées (DURU *et al.*, 2005).

Nous ne présentons ici que quelques résultats pour illustrer l'effet des facteurs de variation de la digestibilité. En revanche, nous les mobilisons en totalité pour la calibration et la validation du modèle présenté ci-dessus. A cet effet, **une difficulté vient du fait que deux méthodes d'estimation de la digestibilité ont été utilisées** : une méthode enzymatique (digestibilité pepsine-cellulase) pour le dactyle et la fétuque élevée (AUFRÈRE, 1982) ; une méthode physique, l'analyse dans le proche infrarouge (SPIR) pour la fraction graminées des prairies permanentes. Dans les 2 cas, cette digestibilité est dénommée D. Un sous-ensemble de données du dispositif 7 a permis de montrer que les deux méthodes ne donnaient pas de résultats significativement différents (annexe 1). Les traitements azotés seront qualifiés par le niveau de nutrition azotée. Ils sont dénommés N+ et N- selon qu'il y a ou non apport d'azote. La date du 1er février a été retenue pour sommer les températures lors de la pousse de printemps (DURU et CALVIÈRE, 1996). Les critères de validation sont le coefficient de corrélation et la racine du carré moyen des écarts entre les valeurs prévues et observées (RMSD).

Résultats

1. Phase végétative

Digestibilité des graminées au stade feuillu

Pour le dactyle, la digestibilité des limbes en début de printemps est supérieure à 810 g/kg (dispositifs 1 et 2). Cette valeur est supérieure à celle observée pour la fétuque élevée d'au moins 100 g/kg (dispositif 1) en conditions de nutrition azotée non limitante (tableau 2). Les gaines ont une digestibilité inférieure à celle des limbes, mais la différence ne dépasse pas 20 g/kg. Pour les graminées issues de prairies permanentes, cultivées en culture pure et sans limitation en

Espèce ou TFP	Dispositif et organe	Digestibilité N+	Digestibilité N-	Différence N+ – N-	Observations
Dactyle (n=7)	2 : limbe	816	793	23*	Pousses végétatives ou pousse de printemps antérieures au stade épi 10 cm
Dactyle (n=3)	1 : limbe	811	729	82***	
Dactyle (n=3)	1 : gaine	798	730	68*	
Fétuque élevée (n=3)	1 : limbe	708	660	48**	
Fétuque élevée (n=3)	1 : gaine	688	658	2	
TFP A (n'=2)	4 : limbe	836 a	815 a	21*	Stade épi 10 cm
TFP B (n'=4)	4 : limbe	802 b	796 a	6	Stade épi 10 cm
TFP C (n'=4)	4 : limbe	738 c	731 b	7	Stade épi 10 cm
TFP D (n'=4)	4 : limbe	723 d	715 b	8	Stade épi 10 cm

Légende : n : nombre de traitements, cycles et années ; n' : nombre d'espèces ; niveaux de nutrition azotée : N+ (peu ou pas limitant, Ni>0,8) ; N- (limitant, Ni<0,6) ; effet azote significatif à 0,05 (*), 0,01 (**) ou 0,001 (***) ; les lettres a, b, c, d indiquent les différences significatives entre les 4 types fonctionnels de graminées

TABLEAU 2 : **Comparaison de la digestibilité** (g/kg) **au stade feuillu au printemps de 2 graminées sélectionnées et de 4 groupes** (TFP) **de graminées issues de prairies permanentes et cultivées en culture pure.**

*TABLE 2 : **Comparison of the digestibilities** (g/kg) **at the leafy stage in spring of 2 grasses from bred cultivars and of 4 groups** (TFP) **of grasses from permanent pastures grown in mono-specific plots**.*

azote (dispositif 4), il y a des différences significatives de digestibilité des limbes selon les types de plante (plus de 100 g/kg entre les types A et D). Pour le type B qui inclut le dactyle, les valeurs sont similaires à celles du dactyle sélectionné. Ces valeurs sont une estimation de la digestibilité des limbes lorsque la part du compartiment structural de la biomasse est la plus faible (figure 1a).

En l'absence d'apport d'azote (niveau de nutrition azotée inférieur à 0,5), la digestibilité des limbes est toujours inférieure à celle observée pour les traitements non limitants, mais pas toujours significativement (correspond à une différence d'ordonnée à l'origine sur la figure 1b). Les différences observées vont de moins de 20 g (graminées natives) à plus de 80 g/kg (dactyle sélectionné). Les plus faibles différences observées pour les graminées natives peuvent provenir du fait que les observations ont été faites plus tardivement que pour le dactyle sélectionné.

Evolution de la digestibilité des limbes de dactyle en fonction du temps de repousse, de la nutrition azotée et de la hauteur de prélèvement

- Synthèse des résultats expérimentaux

La digestibilité diminue linéairement en fonction des sommes de températures, dans une gamme comprise entre 300 et 1 150 dj (degré-jours), qu'il s'agisse de la pousse de printemps (température moyenne d'environ 10°C) ou d'été (17°C). Les vitesses de diminution ne sont pas significativement différentes entre saisons (figure 3), ce qui signifie qu'en été la diminution journalière de la digestibilité a été plus rapide du fait de températures plus élevées (processus 1 et 2, figure 1a). Une expression de la digestibilité en fonction du nombre de jours de repousse montrerait donc une diminution plus rapide de la digestibilité en été. La vitesse de diminution est d'autant plus lente que le niveau de nutrition en azote est limitant (figure 3), du fait d'une augmentation moins rapide du compartiment structural (processus 1, figure 1a). En conséquence, l'effet de la nutrition azotée est positif en début de repousse et négatif ensuite conformément à ce qui a été développé ci-dessus.

La comparaison de repousses différant par la longueur de la gaine en début de repousse (hauteur de défoliation) fait apparaître des différences d'ordonnée à l'origine : plus la longueur de la gaine

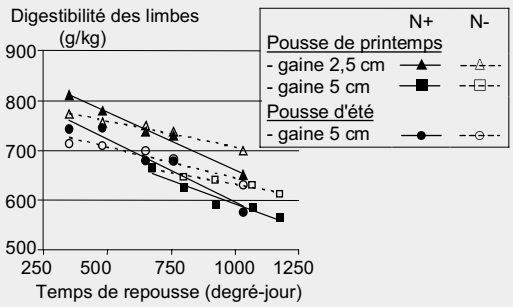


FIGURE 3 : **Digestibilité des limbes de dactyle en fonction du temps de repousse après une coupe : repousses avec ou sans fertilisation azotée et différant par la longueur résiduelle de la gaine** au printemps et en été.

*FIGURE 3 : **Digestibilities of cocksfoot blades according to duration of re-growth after a cut : re-growths with or without nitrogen fertilisation and differing by the residual length of the sheaths** in spring and in summer.*

après défoliation est élevée, plus basse est la digestibilité (figure 3). Les différences correspondent à 25,5 g/kg par cm de hauteur dans une gamme de hauteur comprise entre 2,5 et 5 cm. En fait, une hauteur résiduelle plus élevée correspond à une taille des gaines plus grandes, donc à une durée d'élongation des limbes plus élevée et, conformément à la figure 2b, à une digestibilité moindre des parois.

- Modélisation

Les données des dispositifs 2 (printemps) et 3 (été) permettent de modéliser la digestibilité en fonction de 3 variables : le temps exprimé en somme de températures, le niveau de nutrition azotée et la longueur résiduelle de la gaine après défoliation. Nous obtenons le modèle suivant :

$$D = 792 + 190.Ni - 25,5.Lg - 0,20.Ni.somT \quad (7)$$

$$n = 61,\ r^2 = 0,74\ ;\ SE = 30$$

Une partie des données des dispositifs 1, 2 et 3 (année 1992) a été utilisée pour valider ce modèle. La gamme des **digestibilités mesurées** s'étend **de 560 à 870 g/kg.** Les données d'ajustement sont : RMSD = 19,4 g/kg, r^2 = 0,90, n = 60[4]. Une comparaison entre observations et simulations est faite pour 3 repousses de 1992. On montre ainsi **l'aptitude du modèle à simuler des dynamiques très différentes selon les saisons** : des variations de digestibilité supérieures à 200 g/kg pour les pousses de printemps et d'été, et inférieures à 100 à l'automne (figure 4).

Dans la section suivante, nous utilisons le même modèle pour la fétuque élevée et les graminées issues de prairies permanentes en ne changeant que la constante.

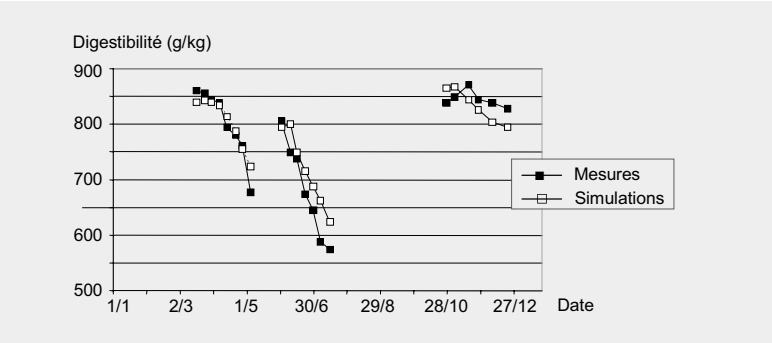


FIGURE 4 : **Validation du modèle de digestibilité des limbes de dactyle pour 3 repousses** (1er, 2e et 3e cycles en 1992).

*FIGURE 4 : **Validation of the model of digestibility of cocksfoot blades for 3 re-growths** (1st, 2nd and 3rd growth cycles in 1992).*

Extension à une autre graminée fourragère : la fétuque élevée

De façon à prendre en compte les différences de composition histologique et chimique entre espèces (différence d'ordonnée à l'origine sur la figure 1b), nous avons changé la constante a sur la base des données du tableau 2 (792 g/kg), en la réduisant de 103 g/kg

4 Le coefficient de corrélation est plus élevé pour la calibration que pour la validation, vraisemblablement du fait que la repousse d'automne utilisée pour la calibration étire le nuage de points

(différence entre les lignes 2 et 4). A défaut d'observations, nous avons considéré que les longueurs de gaine de la fétuque élevée étaient analogues à celles du dactyle.

La gamme des digestibilités mesurées s'étend de 486 à 730 g/kg. Les données d'ajustement sont : RMSD = 25,5 g/kg, r^2 = 0,93, n = 24. **Le modèle tend à surestimer les valeurs les plus basses** qui correspondent aux données de l'année 1990.

Extension aux prairies permanentes par la prise en compte des types fonctionnels de graminées

- Synthèse des résultats expérimentaux

Pour les repousses du dispositif 5 (regains), la digestibilité des végétations de type C (4 parcelles) est significativement inférieure à celle de type B (2 parcelles), de 74 g/kg en moyenne en relation avec les différences de composition histologique et chimique entre types d'espèces (différence d'ordonnée à l'origine sur la figure 1b). La diminution est d'abord rapide puis est ralentie aux environ de 1 250 dj, surtout pour les végétations de type C (figure 5). La digestibilité des végétations de type C de la première date de récolte au printemps (stade végétatif) est aussi inférieure à celle de type B. Néanmoins, à même somme de températures, les valeurs observées pour le printemps sont supérieures à celles observées en été.

- Modélisation

Nous avons évalué si le changement de la constante a sur la base des données du tableau 2 permettait de simuler de façon satisfaisante la digestibilité des graminées en deuxième cycle (regains) et en début de premier cycle. Cela revient à adapter la constante (792 g/kg) au type fonctionnel de plante sur la base des données du tableau 2 : - 98 g/kg pour une végétation constituée de type C (absence de AB) à 0 (que du type A). Nous avons considéré que les longueurs résiduelles étaient de 1,5 cm au premier février et 3 cm pour le regain.

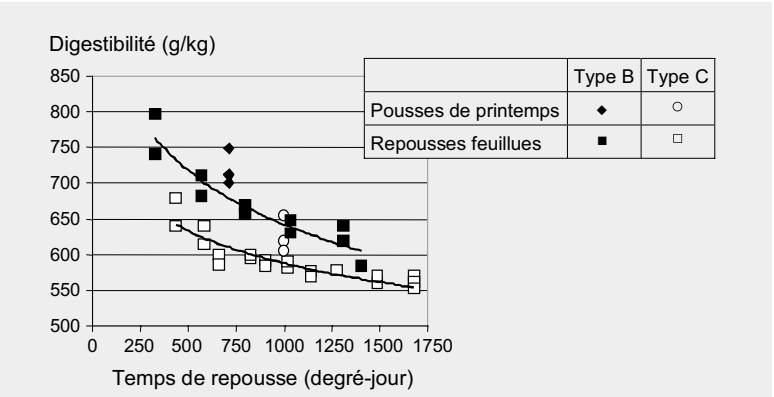


FIGURE 5 : **Digestibilité de la pousse végétative au printemps et des repousses feuillues** (regain) **pour 2 types de végétation en fonction du temps de repousse**.

*FIGURE 5 : **Digestibilities of the first vegetative growth in spring and of the leafy re-growths** (aftermaths) **for 2 types of vegetation according to duration of re-growth**.*

La gamme des digestibilités mesurées s'étend de 550 à 800 g/kg. Les données d'ajustement sont : RMSD = 54,6 g/kg, r^2 = 0,77, n = 47. **En ne considérant pas les données supérieures à 1 250 dj** au-delà desquelles on observe un ralentissement de la diminution de digestibilité, **les ajustements sont améliorés.**

2. Phase reproductrice

Date à laquelle la digestibilité des tiges et gaines devient inférieure à celle des limbes

Nous avons comparé les digestibilités des limbes et des tiges (et gaines) au stade épi à 10 cm, stade pour lequel nous avions des données (graminées natives : dispositif 4) ou que nous pouvions estimer (dactyle sélectionné : dispositif 2).

Pour le dactyle, le stade épi à 10 cm est atteint à environ 700 dj avec apport d'azote (N+) et 950 dj sans apport d'azote (N-) (illustration non montrée). Cependant, la différence de digestibilité entre limbes et tiges s'annule plus tard aux environs de 950 et 1 100 dj respectivement pour les traitements N+ et N-.

Pour les prairies permanentes, la digestibilité des limbes est toujours supérieure à celle des gaines et tiges au stade épi à 10 cm, d'au moins 50 g/kg, **quel que soit le type de graminées et le niveau de nutrition azotée** (tableau 3). Cependant, cet écart n'est pas très différent selon le type de graminées alors que les différences de sommes de températures pour atteindre le même stade sont très grandes. **Le décrochage** entre feuilles et tiges **est donc observé beaucoup plus tardivement pour les PFT de type C et D**. En revanche, l'effet de l'azote est faible (< 8 g/kg) tant pour les feuilles que pour les tiges et non significatif, sachant que les N- sont récoltés en moyenne 146 dj plus tard que les N+.

La comparaison des graminées natives et du dactyle sélectionné montre qu'une même différence de digestibilité de 60 g/kg entre feuilles et tiges est obtenue avec des tiges d'environ 10 cm (types A et B, d'après données du tableau 3) mais de taille bien supérieures pour le dactyle sélectionné (environ 42 et 29 cm respectivement pour les traitements N+ et N-, non montré). Ceci signifie qu'à longueur égale, la digestibilité des tiges des graminées natives est inférieure à celle des graminées sélectionnées, alors que les conditions de croissance (température et azote) ont été similaires.

TFP	n	Niveau de nutrition N+				Niveau de nutrition N-			
		SomT	Limbe	Tige	Ecart	SomT	Limbe	Tige	Ecart
A	2	525	842 a	771 a	71	765	805 a	749 a	56
B	4	676	798 b	735 b	63	769	803 a	748 a	55
C	4	843	757 c	658 c	99	1043	752 b	679 b	73
D	5	1050	723 d	633 d	90	1100	725 b	651 b	74

Légende : n : nombre d'espèces ; les données d'une même colonne suivies d'une lettre différente sont significativement différentes au seuil 5% ;
somT : sommes de températures auxquelles ont été faites les comparaisons (dj)

TABLEAU 3 : **Comparaison entre types fonctionnels de plantes** (TFP) **de la digestibilité** (g/kg) **des limbes et des tiges pour les traitements avec** (N+) **et sans** (N-) **apport d'azote** (dispositif 4).

*TABLE 3 : **Comparison between functional plant types** (TFP) **of the digestibilities** (g/kg) **of the blades and the stems for treatments with** (N+) **and without** (N-) **nitrogen dressings** (lay-out 4).*

Pour simuler la digestibilité au cours de la montaison, nous avons retenu les valeurs suivantes de **sommes de températures à partir desquelles la digestibilité des tiges devient inférieure à celle des limbes** : 950 et 1 100 respectivement pour le dactyle N+ et N- ; 700 et 900 pour les types fonctionnels A et C, sur la base de valeurs moyennes arrondies entre traitements N+ et N-.

Vitesse de diminution de la digestibilité au cours de la montaison

Pour le dactyle, la diminution de la digestibilité plante entière (dD/dt) a été calibrée avec les données du dispositif 2 et validée avec celle du dispositif 1. Nous obtenons :

$$dD/dt = -0{,}507 - 0{,}19.Ni \; ; \; r^2 = 0{,}84 \; ; \; n = 12 \qquad (8)$$

Pour les prairies permanentes, nous avons calibré et validé le modèle respectivement avec les données des dispositifs 5 et 7, en considérant Ni et PFT_{AB} comme variables explicatives :

$$dD/dt = 0{,}47 - 0{,}62.Ni.(PFT_{AB} + 1) \; ; \; r^2 = 0{,}67 \; ; \; n = 21 \; ; \; 0 < AB\% < 1 \qquad (9)$$

Validation du modèle pour toute la durée de la pousse de printemps

La validation du modèle pour la phase reproductive a été faite en calculant d'abord la digestibilité au moment où la digestibilité des limbes devient inférieure à celle des tiges ($D_{Tc} = a_G + b.Ni - c.Lg - d.Ni.somT$, pour somT = Tc), puis en calculant la diminution journalière ($D_t = D_{Tc} - e.Ni.(PFT + 1).somT$, pour Tc < somT < Tflo). Les données des dispositifs 1 et 2 (dactyle), 5, 6 et 7 (prairies permanentes) ont été utilisées. Notons que les données des dispositifs 2 et 5 ne permettent pas une validation complète dans la mesure où elles ont déjà été utilisées pour calculer la diminution journalière.

La comparaison entre les données observées et simulées fait apparaître **des résultats satisfaisants tant pour le dactyle** (r^2 = 0,78 ; RMSD = 54,6 ; n = 26) **que pour les graminées des prairies permanentes** (r^2 = 0,85 ; RMSD = 38,4 ; n = 59), qu'il s'agisse de **graminées de type B ou C**. La comparaison des données observées et simulées a été faite pour une sélection de traitements (non montré). A Auzeville, la hiérarchie des traitements selon l'apport d'azote est bien simulée de même que les différences entre les végétations de types B et C (dispositif 7).

3. Relation entre digestibilité et biomasse

L'expression de la digestibilité en fonction de la biomasse **permet d'évaluer les décisions de récolte en fonction d'objectifs** de biomasse ou de digestibilité. Pour des repousses de dactyle, on observe qu'une biomasse ou hauteur résiduelle élevée correspondant donc à une longueur résiduelle des gaines élevée se traduit toujours

par une diminution de la digestibilité de l'herbe offerte tout au long de la repousse (figure 6a). A même biomasse, une déficience en azote se traduit par une réduction de digestibilité d'environ 100 g/kg ; inversement, un même objectif de digestibilité correspond à environ une différence de biomasse offerte de 1 t/ha. Pour les prairies permanentes, on observe des différences d'ordonnée à l'origine d'autant plus basses que le niveau de nutrition azotée est faible (figure 6b). En outre, à une même date, la biomasse est plus élevée pour une végétation de type B que de type C. De ce fait, un objectif de digestibilité de 600 g/kg est atteint respectivement à 5,5 et 2,7 t MS/ha respectivement pour les PFT B et C. **Un objectif d'herbe offerte au pâturage de 3 t correspond à une digestibilité de 580** (PFT C) **à 740 g/kg** (PFT B).

Discussion

1. Evaluation du modèle avec les données des tables de valeur des aliments de l'INRA

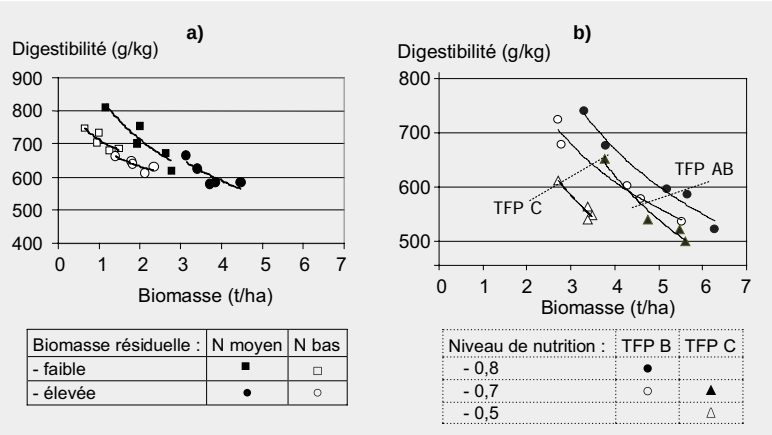


FIGURE 6 : **Relation entre digestibilité et accumulation de la biomasse : a) repousse de dactyle irrigué en été avec niveau de nutrition azotée moyen** (0,75) **ou bas** (0,45) **et 2 niveaux de biomasse résiduelle, b) prairies permanentes au printemps de type B et C avec différents niveaux de nutrition** (les droites obliques indiquent les valeurs observées à une même date de récolte pour les 4 prairies).

*FIGURE 6 : **Relationship between digestibility and bio-mass accumulation : a) summer-irrigated cocksfoot re-growth with a medium** (0,75) **or low** (0,45) **nitrogen nutritional level and 2 levels of residual bio-mass, b) permanent pastures of types B and C in spring with different nutritional levels** (the slanting lines show the values observed at the same cutting date for the 4 pastures).*

Une **évaluation globale** du modèle a été faite **avec les données publiées dans les tables de valeur alimentaire** récemment actualisées, après conversion de nos valeurs de digestibilité en dMO[5] (tableau 4, BAUMONT *et al.*, 2007). La comparaison avec nos données simulées ne peut être complète dans la mesure où les variables d'entrée de base de notre modèle ne sont pas toujours fournies. Néanmoins, nous faisons les constats suivants :

- Au stade déprimage, les valeurs trouvées pour le dactyle (tableau 2) sont très proches de celles publiées dans les tables. En outre, l'écart trouvé entre ray-grass anglais et dactyle est similaire à celui observé pour les espèces natives des types A et B (tableau 2). La digestibilité des limbes de prairies types A et B au stade épi à 10 cm est comprise entre 795 et 825 g/kg selon le niveau de nutrition azotée, ce qui est très proche des valeurs trouvées au stade feuillu en Auvergne et en Normandie (798-810).

5 dMO = 0,63.D + 297 (AUFRÈRE *et al.*, 2007)

Type de prairie	Digestibilité (g/kg) aux stades déprimage (PP) ou feuillu (graminées)	Vitesse de diminution de la digestibilité au printemps, au cours de la montaison		Digestibilité au stade floraison (g/kg)	Vitesse de diminution de la digestibilité des repousses feuillues (g/j) [semaines x à y]	Digestibilité à 7 semaines de repousse (g/kg)
		Diminution par jour (g/j)	Diminution par degré-jour (g/dj)			
Prairies permanentes Normandes	800 (798)	3,3 (5,2)	0,27 (0,43)	600 (481)	-1,4 (2,3) [5 à 9]	680 (608)
Prairies permanentes d'Auvergne	810 (814)	3,6 (5,7)		590 (465)	-1,4 (2,3) [6 à 8]	730 (687)
Prairies permanentes des Alpes						670 (592)
Ray-grass anglais	820 (830)			620 (513)	-2,9 (4,5) [4 à 8]	760 (734)
Fétuque élevée	740 (640)			570 (430)	-2,8 (4,5) [5 à 7]	700 (640)
Dactyle	780 (767)			590 (465)	-1,8 (2,8) [4 à 8]	680 (608)

TABLEAU 4 : **Evolution de la digestibilité de la matière organique** (dMO) **de quelques fourrages verts indiquée dans BAUMONT *et al.*** (2007). **Comparaison avec la digestibilité simulée d'après nos modèles** (entre les parenthèses) en considérant : dMO=0,63D + 297.

*TABLE 4 : **Changes with time of the digestibility of the organic matter** (dMO) **of some green forages presented in BAUMONT et al.** (2007). **Comparison with the simulated digestibility as calculated in our model** (figures between brackets) on the basis of the equation dMO = 0.63 D + 297.*

- La vitesse de diminution de la digestibilité par degré-jour au cours de la montaison observée en Normandie correspond à une végétation ayant 80% de type AB et un niveau de nutrition de 0,8. Cependant, au stade floraison, la valeur observée dans les dispositifs 5 et 6 est en moyenne de 585 g/kg, valeur supérieure à celles observées en Auvergne et en Normandie (465-480). Il conviendrait toutefois pour l'ensemble de ces données d'être plus précis dans la caractérisation des stades pour conclure ou non à des différences.

- Pour des repousses de 7 semaines, les valeurs des tables sont toujours supérieures à celles calculées avec nos modèles à 1 000 dj pour une hauteur résiduelle de 6 cm et un indice azote de 0,75. Cette différence s'explique vraisemblablement par le fait que nous modélisons la digestibilité des limbes et non de la plante entière.

La vitesse de diminution de la digestibilité des repousses (calculée entre 4 et 9 semaines de repousse selon les espèces) est de 2,3 pour les prairies permanentes et de 2,8 g/kg par jour pour le dactyle. Pour une température moyenne journalière de 15°C, notre modèle indique une diminution de 2,25 à 3 g/kg par jour selon le niveau de nutrition azotée (0,75 à 1). On peut considérer que les valeurs fournies par le modèle sont cohérentes avec les tables.

La comparaison des données des tables, pour lesquelles le niveau de nutrition azotée et la somme de températures à différentes dates de récolte au premier cycle sont connus ou peuvent être estimés[6], avec les sorties des modèles montre **une bonne convergence des estimations** pour les prairies permanentes normandes et de moyenne montagne et de plaine, ainsi que pour le dactyle en considérant une valeur de Tc correspondant au dactyle de prairies naturelles (r^2 = 0,98 ; RMSD = 29 g/kg ; n = 20 ; figure 7). Mais, **si l'on considère une variété tardive de dactyle** comme dans notre étude (Tc = 950°C), **les valeurs**

6 Nous remercions René Baumont de nous avoir communiqué des données non publiées de façon à évaluer notre modèle. Pour le dactyle, la somme de températures estimée pour Tc étant très inférieure (de l'ordre de 700 dj) à celle calculée dans notre étude (950 dj), nous avons retenu deux valeurs.

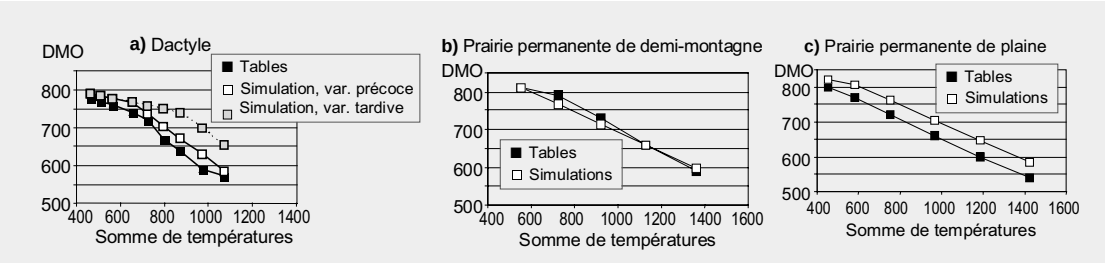


FIGURE 7 : **Pour 3 types de prairies, comparaison des digestibilités indiquées dans les tables de valeur des aliments et des données simulées** à partir des équations 7, 8 et 9, et après estimation de la digestibilité de la matière organique (dMO) à partir de l'équation dMO=0,63D +297 ; pour le dactyle, une simulation a été faite pour une variété précoce (Tc = 700 dj) et pour une variété plus tardive (Tc = 950 dj, valeur obtenue dans notre étude).

*FIGURE 7 : **For three types of pastures, comparison between the digestibilities given by the tables of feed values and the simulated data** calculated from the equations 7, 8 and 9; the digestibility of the organic matter (dMO) having been estimated by the equation dMO=0,63D+297; for cocksfoot, a simulation was made with an early-heading cultivar (Tc = 700 dj) and a later-heading cultivar (Tc = 950 dj, value obtained in our study).*

simulées surestiment les valeurs mesurées. On ne peut conclure car la variété considérée dans les tables n'est pas connue. L'intérêt de cette comparaison est de montrer **la grande sensibilité du modèle à ce stade critique** (Tc) et la nécessité de le connaître pour utliser le modèle avec des variétés améliorées.

2. Généricité des modèles conceptuels et empiriques

Nous avons choisi d'emblée d'organiser nos données à partir d'un modèle conceptuel basé sur les proportions de tissus métabolique et de soutien pour rendre compte des effets d'une grande diversité d'espèces, de pratiques et de conditions de croissance. Ce choix a permis de ré-examiner avec une grille unique des résultats que nous avions présentés auparavant de manière séparée pour telle ou telle espèce ou facteur, comme c'est le cas le plus souvent dans la littérature.

Lors des phases végétatives (repousses, mais aussi pousse de début de printemps avant la montaison), la proportion de la fraction structurale dans la biomasse totale dépend intrinsèquement de l'espèce, mais aussi de la nutrition azotée. La classification des espèces sélectionnées est connue (voir tables de valeur des aliments). Celle des espèces natives est en cours de réalisation compte tenu de la relation établie entre teneur en matière sèche des feuilles et digestibilité (AL HAJ KHALED *et al.*, 2006). L'expression de la diminution de la digestibilité au cours du temps en fonction de la somme de températures traduit bien l'ensemble des phénomènes que nous avons présentés en introduction (la croissance : processus 1 et la différenciation des tissus : processus 2). **Ce modèle permet** en outre **de bien rendre compte des effets de la nutrition azotée : positif pour les temps de pousse courts et négatifs pour les temps de pousse longs.**

Lors de la phase reproductive, la digestibilité diminue plus rapidement, comme cela est indiqué systématiquement dans la littérature. Ceci s'explique par l'augmentation de la vitesse de croissance observée au cours de la montaison des graminées (processus 1) et probablement aussi par une différenciation plus rapide des tissus de soutien dans la tige (processus 2). Pour toutes les graminées, la digestibilité des tiges est similaire à celle des limbes jusque un peu avant le stade épi à 10 cm (pris comme repère dans BAUMONT *et al.*, 2007). Le décrochage commence plus tard pour le

dactyle sélectionné, sans que ce soit lié au stade épi à 10 cm[7]. La diminution est linéaire jusqu'avant le stade floraison. Elle ralentit par la suite, du moins pour les graminées natives où nous avons pu faire ces observations. Le fait qu'il y ait une bonne relation entre la digestibilité des tiges et leur longueur, quelle que soit la date de récolte, et peu de différences selon le niveau de nutrition azotée (DURU *et al.*, 2000) traduit l'effet de l'azote et du temps sur le développement (fraction structurale qui est d'autant plus importante que la tige est longue, que ce soit dû à l'azote ou au temps de pousse).

Pour des temps de pousse longs, supérieurs à 1 150 dj (observés pour une repousse de dactyle en été, la pousse de printemps et les regains de prairies permanentes), nous avons observé **un ralentissement de la vitesse de diminution de la digestibilité**. Ce moment correspond approximativement au pic de production (non montré). D'après le modèle conceptuel, la baisse de la digestibilité ne dépend plus que de l'un des facteurs de diminution (la différenciation des tissus) dans la mesure où il n'y a plus d'augmentation de la fraction structurale qui est fonction de l'accroissement de la biomasse sur pied. Ceci pourrait expliquer le ralentissement qui serait fonction de deux caractéristiques des espèces (AL HAJ KHALED, 2005) : la date de floraison (pousse reproductive) et la durée de vie des feuilles (pousse végétative). Ces caractéristiques permettent d'expliquer pourquoi le ralentissement est observé plus tard pour les traitements N- du dactyle (non montré, DURU et DUCROCQ, 2000) ou pour les prairies permanentes dominées par un type d'espèces pour lequel la durée de vie des feuilles est plus longue et la floraison plus tardive (AL HAJ KHALED, 2005).

L'expression de la digestibilité en fonction de la biomasse montre **des régularités de comportement entre graminées sélectionnées et natives**. Une réduction d'apport d'azote (espèces sélectionnées) ou la dominance d'espèces à stratégie de conservation de ressources (graminées natives associées à des milieux peu fertiles) se traduit par une réduction importante de la croissance et moindre de la digestibilité, de telle sorte qu'à biomasse donnée les différences de digestibilité sont grandes (de 100 à 150 g/kg). Cette représentation est particulièrement intéressante pour raisonner les pratiques de pâturage lorsqu'il convient de tenir compte à la fois de la quantité d'herbe offerte et de sa valeur nutritive.

3. Hiérarchie des facteurs étudiés et autres facteurs non considérés

La **température** est un facteur important car elle a un effet à la fois sur la croissance de la plante et sur la différenciation et le vieillissement des tissus. L'effet sur la croissance permet d'expliquer pourquoi, en l'absence de déficit hydrique, la digestibilité baisse plus vite en été qu'au printemps lors de la phase végétative. Pour des temps de repousses longs, nous avons observé dans certains dispositifs une diminution plus lente de la digestibilité, vraisemblablement due au fait qu'il n'y a plus augmentation de la part de tissus structuraux.

7 Il conviendrait de le vérifier pour d'autres espèces et variétés sélectionnées

Le modèle proposé prédit bien l'**effet de l'azote** qui peut être nul, négatif ou positif selon le temps de pousse. L'effet de la longueur de la gaine après défoliation est important et est directement contrôlable par la hauteur de l'herbe à la sortie de pâturage (DUCROCQ et DURU, 1996). L'équation 7 nous permet d'estimer la variation de digestibilité engendrée pour chacun des facteurs de variation pour une pousse végétative. Par exemple, la diminution journalière de digestibilité des limbes pour une température moyenne de 10°C est de 2 g/kg, soit 20 g/kg en 10 jours. Une différence de hauteur des gaines de + 1 cm en début de repousse engendre une diminution de digestibilité de 25,5 g/kg. Passer d'un indice de nutrition azotée de 1 à 0,75 génère une diminution de 42 g/kg en début de phase végétative, mais ralentit de 25% la vitesse de diminution en fonction du temps de repousse.

L'effet du **type fonctionnel de graminées** est particulièrement important sur la vitesse de diminution de la digestibilité au printemps. En effet, en utilisant l'équation 9, on montre que la diminution de la digestibilité passe de - 0,60 g/kg par degré-jour pour un type de végétation AB avec un niveau de nutrition élevé (0,8) à - 0,07 pour une végétation de type C avec un niveau nutrition faible (0,55).

Diminuer le niveau de nutrition azotée ou la proportion d'espèces correspondant à des milieux riches conduit toujours à réduire les différences de digestibilité entre le début et la fin d'une repousse. Autrement dit, dans ces conditions, la digestibilité de l'herbe offerte est moins sensible à la date de récolte.

4. D'un point de vue pratique...

Le modèle a été conçu pour fonctionner avec un nombre limité de paramètres. Un résumé des équations est présenté dans l'annexe 2. Des difficultés peuvent cependant apparaître soit parce que l'information n'est pas disponible, soit parce que la généricité de certains paramètres du modèle n'est pas encore complètement établie.

La principale variable à connaître est la température moyenne journalière. Une difficulté est de savoir quand initier le cumul des sommes de températures lors de la première utilisation au printemps. Nous avons suggéré de le faire au premier février. Augmenter le nombre de bases de données permettra de vérifier si cette date est indépendante de la localisation géographique, de l'espèce et du mode d'exploitation à l'automne.

Pour les pratiques agricoles, les deux variables à **connaître sont le niveau de nutrition azotée et la longueur de la gaine après pâturage** (et en fin d'hiver). A défaut de connaître le niveau de nutrition azotée (compris généralement entre 0,4 et 1), il est possible de fixer des seuils variant de 0,9 (prairie bien fertilisée) à 0,4 (prairie non fertilisée sur sol minéralisant peu). Quant à la hauteur des gaines après pâturage, des valeurs par défaut, par exemple 3 et 6 cm respectivement au printemps et en été, peuvent être choisies.

La caractérisation de la digestibilité au stade feuillu peut être trouvée dans BAUMONT *et al.* (2007) pour les espèces sélectionnées et

AL HAJ KHALED *et al.* (2006) pour les graminées natives. Il reste toutefois à vérifier la généricité des valeurs de somme de températures pour atteindre les stades épi à 10 cm et floraison, sachant que l'observation de ces stades représente un travail de terrain fastidieux. Il convient aussi de vérifier si la date du premier février pour initialiser le cumul des sommes de températures au printemps est générique.

Enfin, pour estimer la digestibilité en vue du rationnement des animaux, il convient d'une part de tenir compte des corrections à apporter pour passer de mesures enzymatiques ou physiques à une estimation de la digestibilité *in vivo*, et d'autre part d'intégrer les valeurs des dicotylédones dont la digestibilité est supérieure à celle des graminées auxquelles elles sont associées dans les prairies permanentes (DURU, 1997).

Accepté pour publication,
le 28 janvier 2008.

Remerciements

Ce texte correspond pour partie à un financement par des projets européens : SEAMLESS Integrated Project, UE 6th Framework Programme, Contract n° 010036-2 et Workpackage 5 du projet VISTA (Vulnerability of Ecosystem Services to Land Use Change in Traditional Agricultural Landscapes) (Contract n° EVK2-2001-15 000356). Nous remercions également René Baumont qui nous a communiqué un certain nombre d'informations et de données pour construire la figure 7.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AL HAJ KHALED R. (2005) : *L'évaluation agronomique d'espèces prairiales par leurs traits de vie comme préalable au diagnostic des communautés riches en espèces*, thèse INP Toulouse, 260 pp + annexes.

AL HAJ KHALED R.., DURU M., DECRUYENAERE V., JOUANY C., CRUZ P. (2006): "Using leaf traits to rank native grasses according to their nutritive value", *Rangeland Ecol. Manag.*, 59, 548-654.

ANSQUER P., THEAU J.P., CRUZ P., VIEGAS J., AL HAJ KHALED R., DURU M. (2004) : "Caractérisation de la diversité fonctionnelle des prairies à flore complexe : vers la construction d'outils de gestion", *Fourrages*, 179, 353-368.

AUFRÈRE J. (1982) : "Etude de la prévision de la digestibilité des fourrages par une méthode enzymatique", *Annales de Zootechnie*, 31, 111-130.

AUFRÈRE J., BAUMONT R., DELABY L., PECCATE J.R., ANDRIEU J., DULPHY J.P. (2007) : "Prévision de la digestibilité des fourrages par la méthode pepsine-celulase. Le point sur les équations proposées", *INRA Prod. Anim.*, 20 (2), 129-136.

BAUMONT R., DULPHY J.P., SAUVANT D., TRAN G., MESCH F., AUFRÈRE J., PEYRAUD J.L., CHAMPCIAUX P. (2007) : "Les tables de valeur des aliments", *Alimentation des bovins, ovins et caprins. Besoins des animaux-Valeur des aliments*, éd. Quae, 181-275.

BRUINENBERG M.H., VALK H., KOREVAAR A.R.H., STRUIK P.C. (2002) : "Factors affecting digestibility of temperate forages from seminatural grasslands : a review", *Grass and Forage Sci.*, 57, 292-301.

BUXTON D.R., FALES S.L. (1994) : "Plant environment and quality", *Forage quality, evaluation and utilization ?*, eds Fahey G.C., 155-199.

CALOIN M., YU O. (1984) : "Analysis of the time course change in nitrogen content of *Dactylis glomerata* L. using a model of plant growth", *Annals of Bot.*, 54, 69-76.

CALVIERE I., DURU M. (1999) : "The effect of N and P fertilizer application and botanical composition on the leaf/stem ratio patterns in spring in Pyrenean meadows", *Grass & Forage Sci.*, 54, 255-266.

DEMARQUILLY C. (1989) : "The feeding value of forages", *XVIth Int. Grassland Cong.*, Nice, Deroches éd. (AFPF), 1817-1823.

DEMARQUILLY C., ANDRIEU J. (1992) : "Composition chimique, digestibilité et ingestibilité des fourrages européens exploités en vert", *Product. Anim., INRA*, 5, 213-221.

DUCROCQ H., DURU M. (1996) : "Effet de la conduite d'un pâturage tournant sur la digestibilité de l'herbe offerte", *Fourrages*, 145, 91-104.

DURU M. (1997) : "Leaf and stem in vitro digestibility for grasses and dicotyledons of meadow plant communities in spring", *J. of the Science of Food and Agriculture*, 74, 175-185.

DURU M., CALVIÈRE I. (1996) : "Effet des niveaux de nutrition en phosphore et en azote et de la composition botanique de communautés prairiales sur l'accumulation de biomasse au printemps", *Agronomie*, 16, 217-229.

DURU M., DUCROCQ H. (2000) : "Growth and senescence of the successive grass leaves on a tiller. Ontogenic development and effect of temperature", *Annals of Bot.*, 85, 635-643.

DURU M., DUCROCQ H. (2002) : "A model of lamina digestibility of orchardgrass as influenced by nitrogen and defoliation", *Crop Sci.*, 42, 214-223.

DURU M., CALVIÈRE I., TIRILLY V. (1995) : "Evolution de la digestibilité in vitro du dactyle et de la fétuque élevée au printemps", *Fourrages*, 141, 63-74.

DURU M., FEUILLERAC E., DUCROCQ H. (1999) : "In vitro digestibility response of cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.) to growth and defoliation: a simple model", *J. of Agric. Sci.*, 133, 379-388.

DURU M., DELPRAT V., FABRE C., FEUILLERAC E. (2000) : "Effect of nitrogen fertiliser supply and winter cutting on morphological composition and herbage digestibility of a *Dactylis glomerata* L. sward in spring", *J. of the Sci. of Food and Agricult.*, 80, 33-42.

DURU M., TALLOWIN J., CRUZ P. (2005) : "Functional diversity in low-input grassland farming systems: characterisation, effect and management", Lillak R., Viiralt R., Linke A. et Geherman éd., Tartu, Estonia, *EGF, Integrating Efficient Grassland Farming and Biodiversity*, 199-210.

FICK G.W., WIILKENS P.W., CHERNEY J.H. (1994) : "Modeling forage quality changes in the growing crop", *Forage quality, evaluation and utilization*, Fahey G.C. eds, 757-795.

GROOT J.C.J., NEUTEBOOM J.H., DEINUM B. (1999) : "Composition and digestibility during ageing of consecutive leaves on the main stem of italian ryegrass plants, growing undisturbed or regrowing after cutting", *J. of the Sci. of Food and Agricult.*, 79, 1691-1697.

GROOT J.C.J., LANTINGA E.A., NEUTEBOOM J.H., DEINUM B. (2003) : "Analysis of the temperature effect on the components of plant digestibility in two populations of perennials ryegrass", *J. of the Sci. of Food and Agricult.*, 83, 320-329.

HUMPHREYS M.W., YADAV R.S., CAIRNS A.J., TURNER L.B., HUMPHREYS J., SKOT L.A. (2006) : "Changing climate for grassland research", *New phytologist*, 169, 9-26.

JARRIGE R. (1988) : *Alimentation des bovins, ovins & caprins*, Inra Editions, 471 pp.

LEMAIRE G., ALLIRAND J.M. (1993) : "Relation entre croissance et qualité de la luzerne : interaction génotype - mode d'exploitation", *Fourrages*, 134, 183-198.

LEMAIRE G., VALLET C. (1996) : "Relationship between dynamics of growth and digestibility of forages", *Newsletter Working Group on Pasture Ecology*, 38, 10-11.

LEMAIRE G., GASTAL F. (1997) : "N Uptake and distribution in plant canopies", *Diagnosis of the nitrogen status in the crops*, Lemaire G. éd., Berlin: Springer Verlag, 3-44.

MCMILLAN C. (1957) : "Nature of the plant community. III. Flowering behavior within two grassland communities under reciprocal transplanting", *Amer. J. Bot.*, 44, 144-153.

SCHEMSKE D.W., WILLSON M.F., MELAMPY M.N. (1978) : "Flowering ecology of some spring woodland herbs", *Ecology*, 59, 351-366.

SHEATH G.W., CLARK D.A. (1996) : "Management of grazing systems: temperate pastures", Hodgson J., Illius A.W. eds., *The ecology and management of grazing systems*, CAB International, 301-324.

SCHULTE AUF'M ERLEY G., RADEMACHER I., KÜHBAUCH W. (2001) : "Leaf anatomy of a fast- and a slow-growing grass as dependent on nitrogen supply", *J. of Agronomy and Crop Sci.*, vol.187, no4, 231-239.

SPARKS T.H., JEFFREE E.P., JEFFREE C.E. (2000) : "An examination of the relationship between flowering times and temperature at the national scale using long-term phenological records from the UK", *Int. J. of Biometeorology*, 44, 82-87.

VAN ARENDONK J.J.C.M., POORTER H. (1994) : "The chemical composition and anatomical structure of leaves of grass species differing in relative growth rate", *Plant Cell and Environment*, 17, 963-970.

VAN SOEST P.J. (1994) : *The Nutritional Ecology of the Ruminant*, 2nd edition, Cornell University Press, Ithaca, NY, 476 pp.

WEIHER E., VAN DER WERF A., THOMPSON K., RODERICK M., GARNIER E., , ERIKSSON O. (1999) : "Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology", *J. of Veg. Sci.*, 10, 609-620.

ANNEXE 1 : **Comparaison de 2 méthodes d'estimation de la digestibilité** (SPIR et cellulase) pour des graminées de prairies permanentes.

APPENDIX 1 : ***Comparison between 2 methods of estimating digestibility*** *(SPIR and cellulase) in the case of grasses from permanent pastures.*

TFP et espèce dominante	**Organe**	**Digestibilité** (g/kg)		**Carré moyen**	**n**
		SPIR	**Cellulase**		
B (dactyle)	**Feuille**	685a	681a	45,5	8
	Tige	498c	509c	24,9	8
C (agrostis, fétuque rouge)	**Feuille**	612b	576b	53,5	10
	Tige	458d	450d	23,2	4

Lettres identiques sur une même ligne ou une même colonne : pas de différence significative

Espèce ou type de plantes	Coefficients pour la phase végétative				Coefficients pour la phase reproductive	
	Constante	Nutrition azotée (Ni) (1)	Longueur de la gaine (cm) (2)	Ni x temps de pousse (degré-jour)	Début (degré-jour) (3)	Vitesse de diminution par degré-jour
Dactyle	792	190	- 25,5	- 0,20	950 - 1100	- 0,51 - 0,19.Ni
Fétuque élevée	689	190	- 25,5	- 0,20	-	-
TFP A (80%)	792	190	- 25,5	- 0,20	700	0,47 - 1,12.Ni
TFP C (80%)	690	190	- 25,5	- 0,20	950	0,47 - 0,50.Ni

1 : Ni vaut par exemple 0,9 si bien fertilisé ; 0,6 si pas fertilisé
2 : par exemple 3 cm en début de printemps, 6 cm en été
3 : somme de température à partir de laquelle la digestibilité des tiges devient inférieure à celle des limbes

ANNEXE 2 : **Synthèse des coefficients des équations de prévision de la digestibilité pour quelques graminées sélectionnées ou natives de types A et C en fonction du temps de pousse et du niveau de nutrition minérale** (Ni).

APPENDIX 2 : ***Synthesis of the co-efficients of the equations predicting the digestibilities of some grasses belonging to bred cultivars or voluntary of the A and C types, according to duration of growth and level of mineral nutrition*** *(Ni).*

SUMMARY

A generic model for the digestibility of grasses from leys and from permanent pastures set up for the rationalization of the farming practices

In order to establish a hierarchy among the main factors of the variations of the digestibility of forages (species, physiological stage of the sward, growth conditions, fertilisation or management practices, etc.) it is necessary to integrate them into a single model. Such a model, showing the variations of the digestibility of standing herbage during re-growth, is presented here, strengthened by data from ecology and from eco-physiology.

This model is based on the representation of the plant as being made up of two parts : one, called metabolic, comprises the metabolically active tissues (of which the organic matter is practically wholly digestible), and the other, called structural, which comprises the supporting tissues (of which the digestibility decreases with time). The digestibility of the plant depends then on that of the structural part (varying with age, the nitrogen nutrition and the species) and on the proportion of this part in the total bio-mass. The digestibility of the young tissues depends on the species sown or on the functional type of the grass (in the case of permanent pastures), and on the level of the nitrogen nutrition; the residual length of the leaf sheaths gives an indication of the intensity of use. A model is also proposed for the reproductive shoots. The validity of the model rests upon numerous experimentations. Its use presupposes that the digestibility of the various species at the vegetative stage be known, as well as the dates of the different phenological stages.