

Les flux de tissus foliaires au sein des peuplements prairiaux. Eléments pour une conduite raisonnée du pâturage

G. Lemaire

Pour pouvoir contrôler et optimiser l'utilisation des prairies dans le cadre d'une conduite raisonnée des systèmes de pâturage, il est essentiel de s'appuyer sur les connaissances actuelles du déterminisme des flux de tissus foliaires au sein des peuplements prairiaux pâturés : flux de croissance, de prélèvement par les animaux et de sénescence. Un modèle conceptuel est proposé.

RÉSUMÉ

La dynamique de ces trois flux (croissance, sénescence et consommation par les herbivores) détermine la productivité primaire de l'écosystème pâturé, la proportion de cette production qui est utilisée par les animaux, ainsi que celle qui est recyclée par décomposition. Les caractéristiques morphogénétiques des espèces prairiales déterminent les caractéristiques structurales des peuplements dont dépend le fonctionnement de l'interface herbe - animal. La durée de vie des feuilles règle notamment en grande partie l'efficacité avec laquelle la production peut être consommée par les herbivores. Le modèle proposé permet d'analyser l'évolution des recherches sur l'optimisation des méthodes de pâturage depuis 50 ans et de proposer des études pertinentes dans le cadre d'une extensification des systèmes de pâturage.

MOTS CLÉS

Gestion des prairies, modélisation, pâturage, prairie, structure de la végétation.

KEY-WORDS

Grassland, grazing, pasture management, setting-up of models, sward structure.

AUTEUR

Unité d'Ecophysiologie des Plantes Fourragères, INRA, F-86600 Lusignan.

Le pâturage consiste en un prélèvement continu ou intermittent par les animaux des tissus foliaires élaborés par les espèces d'une communauté végétale pour satisfaire l'appétit du troupeau et subvenir à ses besoins alimentaires en fonction des objectifs de production animale recherchés. Cependant, ces mêmes tissus foliaires captant l'énergie nécessaire à l'assimilation du carbone indispensable à leur propre édification, il y a inévitablement une contradiction entre la recherche d'une fréquence et d'une intensité des défoliations qui maximise la quantité de tissus foliaires ingérés par les animaux par unité de surface de sol, et la fréquence et l'intensité des défoliations qui maximisent la production de ces tissus foliaires et assurent ainsi le renouvellement de la ressource. Toute l'histoire de la recherche sur le pâturage depuis ces cinquante dernières années peut se résumer en une recherche empirique de l'optimum de chargement et des modalités de pâturage permettant d'assurer au mieux une satisfaction des besoins alimentaires d'un troupeau donné sur un territoire déterminé, dans des conditions très variables et très aléatoires de croissance de l'herbe. Cette approche empirique a permis d'établir des règles de conduite du pâturage très normatives, peu ou pas extrapolables en dehors des conditions où elles ont été établies, et qui se révèlent largement insuffisantes pour parvenir à une gestion véritablement "durable" des ressources prairiales, c'est-à-dire ajuster le prélèvement de la ressource aux besoins réels du troupeau et aux possibilités de renouvellement de celle-ci.

Dans le cadre de cet article, nous allons tout d'abord illustrer les mécanismes qui contrôlent la croissance des plantes prairiales à travers l'assimilation du carbone et sa répartition, en interaction avec la nutrition azotée. Puis nous montrerons quels sont les mécanismes morphogénétiques qui déterminent la croissance et la sénescence foliaire ainsi que la plasticité morphologique qui en découle, permettant aux plantes de s'adapter aux modes de défoliation qu'elles subissent. Ensuite, nous montrerons comment le comportement alimentaire des animaux au pâturage induit des modes de défoliation précis au niveau des plantes et quelles peuvent en être les conséquences en terme d'efficacité d'utilisation de la ressource fourragère. Enfin, nous essayerons de conclure en comparant les différents systèmes de pâturage à la lumière des connaissances analytiques que nous aurons développées.

1. Les flux de carbone et d'azote au sein des peuplements prairiaux et la production d'herbe

Les éléments clés du cycle du carbone au sein d'une prairie pâturée sont représentés sur le diagramme de la figure 1. Il s'agit :

- 1) de l'interception de la lumière par les surfaces foliaires des plantes,

FIGURE 1 : Diagramme représentatif des flux de carbone au sein d'une prairie pâturée (LEMAIRE et CHAPMAN, 1996).

FIGURE 1 : Diagram representing the flows of carbon within a grazed pasture (LEMAIRE and CHAPMAN, 1996).

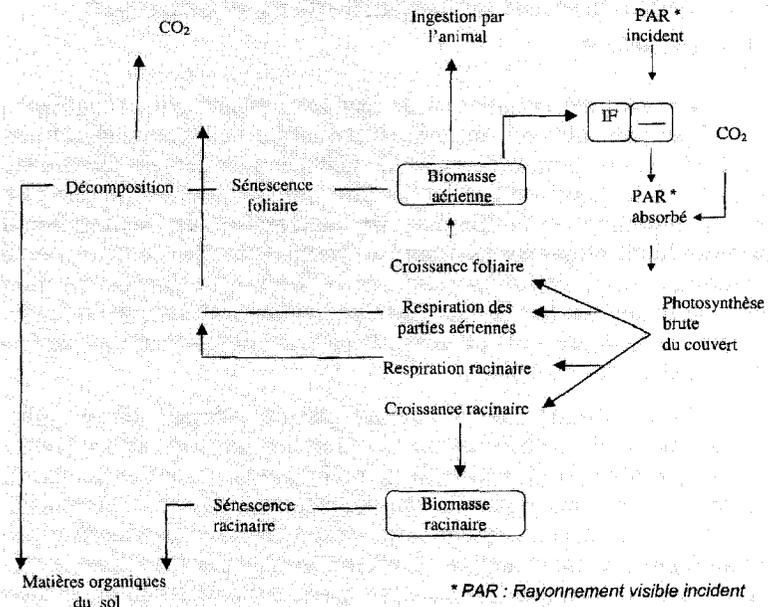
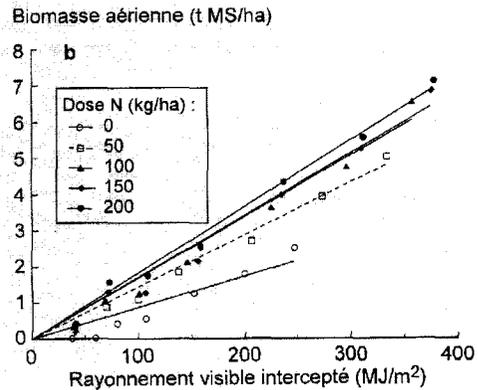
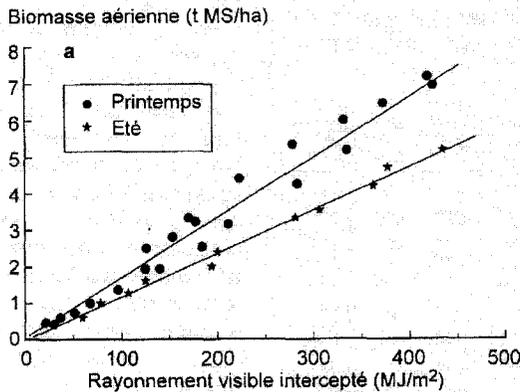


FIGURE 2 : Efficacité de conversion en biomasse aérienne du rayonnement intercepté par un peuplement de fétuque élevée a) au printemps ou en été, en conditions de nutrition N et d'alimentation hydrique non limitantes, b) au printemps, en fonction de différents niveaux de nutrition N (d'après BÉLANGER et al., 1992).

FIGURE 2 : Efficiency of the conversion into above-ground biomass of incoming radiation intercepted by a tall fescue sward : a) in spring or summer, under non-limiting conditions of N nutrition and water supply, b) in spring, with various levels of N nutrition (after BÉLANGER et al., 1992).

- 2) de l'assimilation du carbone par la photosynthèse et des pertes liées à la respiration d'entretien,
- 3) de l'allocation des assimilats carbonés à la synthèse de nouveaux tissus foliaires et racinaires, et des pertes respiratoires associées,
- 4) de la consommation des tissus foliaires par les animaux,
- 5) de la sénescence des tissus foliaires et racinaires, de la décomposition des litières ainsi formées et de leur intégration sous forme de matière organique dans le sol.

A cette description des flux de carbone au sein d'un peuplement pâturé, peut être associée une description des flux d'azote associés.



■ Interception du rayonnement et production de biomasse

La vitesse d'accumulation de biomasse foliaire d'un peuplement végétal peut être directement reliée à la quantité de rayonnement intercepté par le peuplement (GOSSE *et al.*, 1984) comme cela est montré sur la figure 2. La pente de la relation ainsi obtenue représente une estimation moyenne de **l'efficacité de conversion du rayonnement intercepté en biomasse aérienne** au cours de la période de repousse considérée. Cette valeur moyenne de l'efficacité de conversion ainsi obtenue résulte en fait de plusieurs phénomènes décrits dans le diagramme de la figure 1 : la photosynthèse brute, les pertes respiratoires et l'allocation des assimilats.

Il faut également noter en toute rigueur que cette analyse suppose que l'on se place en situation où les pertes par sénescence foliaire sont négligeables et en l'absence de prélèvement par les animaux, de manière à ce que les augmentations de biomasse mesurées correspondent bien à un accroissement brut, c'est-à-dire à la **production primaire épigée**. Cette condition est en très grande partie réalisée si l'accumulation de biomasse est mesurée après une défoliation quasi totale et sur une période de repousse limitée dans le temps.

Du fait que seule la production primaire épigée est prise en compte, des variations d'efficacité de conversion, observables sur la figure 2 et liées soit à la saison soit au niveau de nutrition azotée, peuvent être engendrées, non seulement par des modifications de l'efficacité des processus photosynthétiques ou respiratoires, mais également par une modification de la répartition des assimilats entre la croissance épigée et la croissance souterraine.

Le tableau 1, tiré des travaux de BÉLANGER *et al.* (1994), permet d'analyser les sources de variation de l'efficacité de conversion. Ainsi, les différences observées entre la croissance reproductive au printemps et la croissance végétative en été (figure 2a) ne sont pas attribuables à une différence d'efficacité photosynthétique (E_p) mais essentiellement aux différences d'allocation des assimilats (E_a/E_t) et, à un degré moindre, à une diminution de l'efficacité respiratoire (E_t/E_p) liée à l'accroissement de la part relative des racines dans la respiration d'entretien. De la même manière, les différences importantes d'efficacité de conversion en biomasse aérienne (E_a) observées entre niveaux de nutrition N (figure 2b) sont imputables majoritaire-

TABLEAU 1 : **Effet de la saison** (en conditions non limitantes de nutrition azotée et d'alimentation hydrique) **et de l'azote** (au printemps) **sur l'efficacité de la photosynthèse brute** (E_p), **et sur les efficacités de conversion de la lumière interceptée en biomasse totale** (E_t) **et en biomasse aérienne** (E_a) **pour un peuplement de fétuque élevée** (g MS/MJ).

TABLE 1 : **Effects of the season** (under non-limiting conditions of N nutrition and water supply) **and of nitrogen** (in spring) **on the efficiency of gross photosynthesis** (E_p) **and on the efficiencies of conversion of intercepted light into total biomass** (E_t) **and above-ground biomass** (E_a), **in a tall fescue sward** (g DM/MJ).

	E_p	E_t	E_t/E_p	E_a	E_a/E_t
Période de croissance					
Printemps	5,62	2,65	0,47	2,21	0,83
Été	5,26	2,35	0,45	1,80	0,76
Automne	5,83	2,32	0,40	1,68	0,72
Niveau d'apport de N (kg N/ha/an)					
0	4,82	1,78	0,37	1,12	0,63
60	5,03	2,28	0,45	1,73	0,76
120	5,05	2,56	0,51	2,07	0,81
180	5,62	2,65	0,47	2,21	0,83

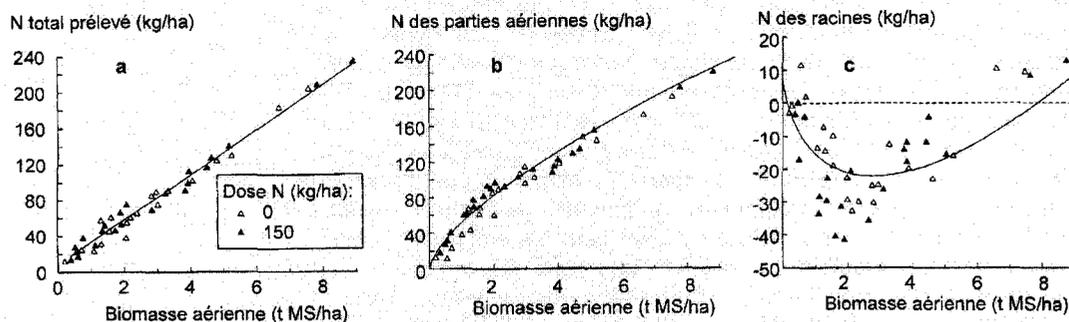
ment aux différences d'allocation entre parties aériennes et racinaires : 83% du carbone assimilé est utilisé dans la croissance aérienne en situation de forte nutrition N contre seulement 63% en situation de faible nutrition N. On peut noter également une forte différence d'efficacité respiratoire (E_t/E_p) puisque 37% seulement du carbone assimilé est utilisé dans la croissance totale en situation N0 contre 47% en situation N180. Les effets directs de la nutrition azotée sur l'efficacité photosynthétique (E_p) sont relativement modestes. Cette analyse, couplée avec l'examen de la figure 2b, montre que l'effet essentiel de la nutrition azotée sur la dynamique d'accumulation de la biomasse aérienne d'un peuplement végétal au cours de sa repousse provient de son influence sur la dynamique de croissance foliaire. Ceci explique ainsi directement le supplément de croissance permis par le supplément d'interception du rayonnement visible incident (PAR), et indirectement une augmentation de l'efficacité de conversion du fait d'une utilisation privilégiée des assimilats dans la croissance foliaire (BÉLANGER *et al.*, 1992a et 1992b).

■ Prélèvements d'azote et croissance des peuplements prairiaux

Les flux d'azote au sein des peuplements sont intimement liés aux flux de carbone. Il est maintenant bien établi que l'acquisition de N par les plantes, que ce soit l'absorption de l'azote minéral du sol ou la fixation de N_2 , est directement contrôlée par le flux de substrat carboné arrivant aux racines (LEMAIRE *et al.*, 1997). Une relation linéaire entre l'accumulation de N dans la plante entière et l'accumulation de biomasse totale a ainsi pu être établie sur la luzerne (LEMAIRE *et al.*, 1992) tandis qu'une relation allométrique de coefficient 0,66 relie l'accumulation d'azote épigé à la croissance des parties aériennes. Comme le montrent les données de la figure 3, ces deux relations impliquent une forte remobilisation d'azote racinaire en début de repousse et une reconstitution de ces réserves en fin de repousse. Ainsi, les flux internes d'azote au sein de la plante dans les processus de stockage - remobilisation des réserves azotées constituent un élément fondamental de la pérennité des plantes soumises à des séquences répétées de défoliation (AVICE *et al.*, 1997).

FIGURE 3 : Accumulation d'azote dans la plante entière (a) et dans les parties aériennes (b) d'une luzerne au cours d'une repousse après défoliation, et variation de la quantité d'azote dans les racines (c).

FIGURE 3 : Storage of nitrogen in the whole plants (a), in above-ground parts of lucerne (b), and variation of the amount of N in the roots (c).



La dynamique d'accumulation de N dans la biomasse aérienne au cours d'une repousse a été abondamment étudiée (LEMAIRE et SALETTE, 1984 ; GREENWOOD *et al.*, 1990 ; LEMAIRES et GASTAL, 1997 ; DURU *et al.*, 1997). La valeur du coefficient d'allométrie de 0,66, très souvent observée entre l'**accumulation critique de N** (minimum de N accumulé dans les parties aériennes pour maximiser la croissance) et l'accumulation de biomasse épigée, a pu être interprétée comme une "propriété émergente" du couvert végétal impliquant une croissance "isométrique" de la plante individuelle moyenne conduisant ainsi à l'unicité de la loi "dite de dilution d'azote" pour un grand nombre d'espèces. Ainsi, une relation linéaire entre l'azote accumulé dans les parties aériennes et l'indice foliaire du peuplement peut être observée (GRINDLAY, 1997 ; LEMAIRES et GASTAL, 1997) ; la "dilution de l'azote" observée à l'échelle du couvert végétal est liée à la part de plus en plus importante des structures de soutien permettant aux surfaces foliaires d'être positionnées dans les parties les plus éclairées du couvert végétal. Ceci renforce le rôle spécifique de l'azote dans la **morphogenèse** et plus particulièrement pour les composantes de la croissance foliaire.

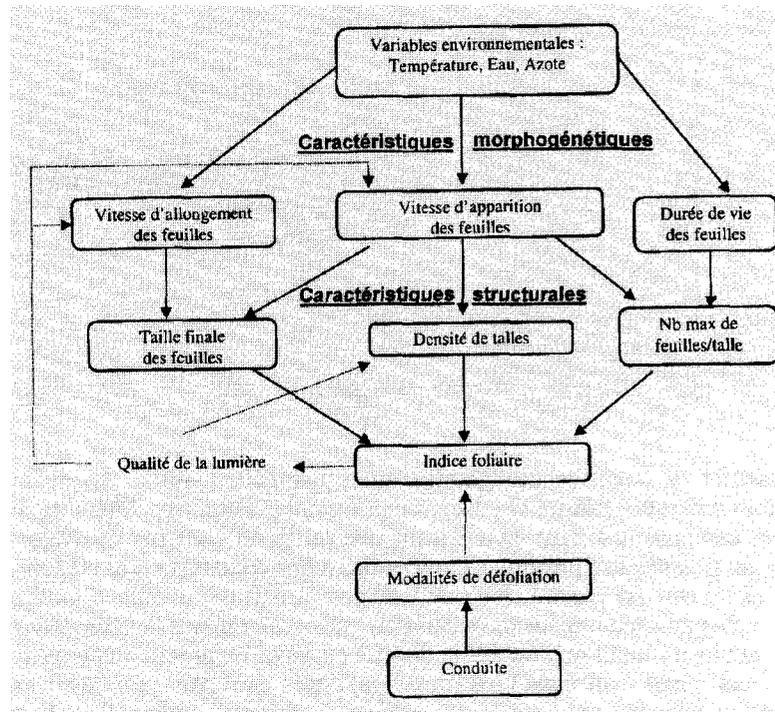
2. La morphogenèse des plantes pâturées et ses conséquences sur les flux de tissus foliaires

■ Caractéristiques morphogénétiques des plantes et structure du couvert végétal

Le schéma de la figure 4 permet de représenter les liens qui peuvent exister entre les principales composantes de la morphogenèse foliaire des graminées prairiales et les caractéristiques structurales du couvert végétal. Ainsi, la combinaison de la **vitesse d'allongement foliaire** et de la **vitesse d'apparition foliaire** permet de déterminer la **longueur finale moyenne des feuilles** produites par une talle de graminée si l'on admet que la durée d'allongement d'une feuille est en rapport constant avec l'intervalle entre l'apparition de deux feuilles successives (ou phyllochrone). Ainsi, à température constante, comme cela est représenté dans le schéma de la figure 4, au fur et à mesure du développement de l'indice foliaire, il y a, par l'intermédiaire des modifications du microclimat lumineux, à la fois diminution de la vitesse d'apparition des feuilles et augmentation de leur vitesse d'allongement, ce qui conduit à une augmentation progressive de la taille finale des feuilles successivement produites. De plus, la vitesse d'allongement des feuilles des graminées tempérées répond à la température selon une loi de type Gompertz dans la gamme de 0 à 25°C (GASTAL *et al.*, 1992) alors que la vitesse d'apparition foliaire répond de manière linéaire, d'où une variation non linéaire de la taille finale des feuilles avec la température. De la même manière pour les graminées tempérées, la nutrition azotée a un effet très important sur la vitesse d'allongement des feuilles (GASTAL *et al.*, 1992), alors que son effet sur la vitesse d'apparition des feuilles est très réduit, ce qui conduit à une

FIGURE 4 : Schéma des composantes morphogénétiques et structurales des peuplements de graminées prairiales.

FIGURE 4 : Diagram of the morphogenetic and structural components of pasture grass populations.



très forte variation de la taille finale des feuilles avec le niveau de nutrition azotée des plantes.

De même, le **nombre maximum de feuilles** sur une talle est déterminé par la combinaison de la **vitesse d'apparition** et de la **durée de vie des feuilles**. Il semble que, pour une espèce donnée, la réponse à la température de ces deux variables soit similaire, ce qui conduit à un nombre maximum de feuilles caractéristique pour chaque espèce. La durée de vie des feuilles semble légèrement réduite en cas de déficit de nutrition azotée.

La production potentielle de nouvelles talles est directement liée à la production des bourgeons des talles axillaires à l'aisselle des feuilles. La vitesse d'apparition des feuilles, qui est une caractéristique génétique, détermine donc directement le **tallage potentiel** du peuplement selon le concept de "site filling" développé par DAVIES (1974).

Ces trois caractéristiques structurales du couvert végétal que sont la taille finale des feuilles, le nombre de feuilles par talle et la densité de talle, représentent en fait les composantes de l'**indice foliaire** et déterminent directement les capacités d'interception du rayonnement incident, l'assimilation du carbone et la croissance du couvert végétal. Cependant, ces caractéristiques structurales déterminent également la manière dont les tissus foliaires sont agencés dans l'espace et notamment la distribution verticale de ces tissus (figure 5) ; la structure du couvert végétal conditionne non seulement la préhensibilité et la probabilité de défoliation par les animaux au pâturage, mais aussi la proportion de ces tissus foliaires qui seront laissés sur place pour

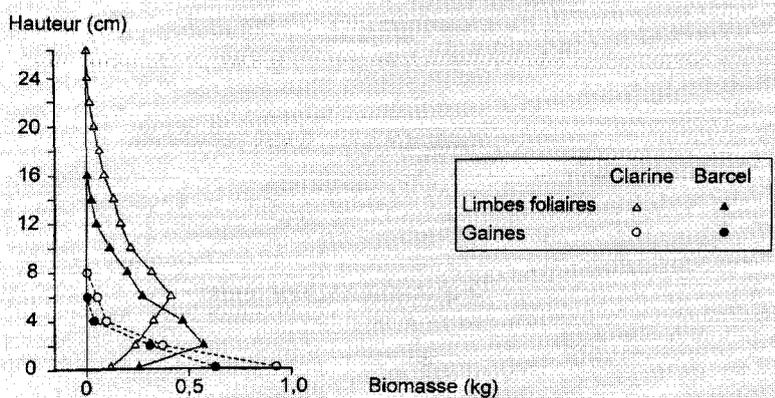


FIGURE 5 : Distribution verticale de la biomasse des limbes foliaires et des gaines pour 2 variétés de fétuque élevée pâturées en continu par des moutons et maintenues à un indice foliaire constant de 2 (d'après MAZZANTI *et al.*, 1994).

FIGURE 5 : Vertical distribution of the biomass of blade and sheaths in 2 tall fescue cultivars continuously grazed by sheep and maintained at a constant foliar index of 2 (after MAZZANTI *et al.*, 1994).

assurer la repousse des plantes après défoliation. Ainsi, un même niveau d'indice foliaire obtenu avec une combinaison très différente de ses composantes, tout en assurant une nutrition carbonée équivalente du peuplement prairial, correspondra à des structures très contrastées du couvert végétal : forte densité de talles de petite taille assurant une bonne repousse après défoliation mais restreignant la consommation par les animaux, ou faible densité de talles de grande taille maximisant l'ingestion mais limitant les capacités de repousse après défoliation. Comme on peut le voir sur le diagramme de la figure 4, la caractéristique centrale déterminant l'équilibre entre ces deux types de structure de couvert végétal est la **vitesse d'apparition des feuilles** qui s'avère être ainsi une caractéristique génétique déterminante.

L'indice foliaire d'un peuplement prairial, à un moment donné, est la résultante des processus morphogénétiques déterminant la croissance des feuilles et leur sénescence, et des prélèvements de tissus foliaires dépendant de l'intensité et de la fréquence des défoliations telles qu'elles sont déterminées par le mode de conduite du pâturage (ou de la fauche). Les recherches récentes ont montré que les modifications de la qualité de la lumière perçue par les plantes au sein du couvert végétal (extinction du bleu et diminution du rapport rouge clair/rouge sombre), liées au développement de l'indice foliaire, provoquaient des **réponses photomorphogénétiques adaptatives** des plantes (DEREGIBUS *et al.*, 1983 ; GAUTIER et VARLET-GRANCHER, 1996 ; GAUTIER *et al.*, 1997). Ces réponses adaptatives se traduisent par : 1) une diminution de la vitesse de tallage qui devient alors très inférieure à la vitesse potentielle déterminée par le phyllochrone, 2) une diminution de la vitesse d'apparition des feuilles conduisant à une augmentation de leur taille finale et 3) une augmentation corrélative de la vitesse de sénescence qui conduit à l'absence de modification nette du nombre de feuilles maximum par talle. Cette **plasticité morphogénétique** provoque donc un changement graduel de la structure du peuplement au cours d'une repousse lorsque l'indice foliaire devient suffisamment important, et conduit à une réduction de la colonisation horizontale et à une augmentation de la colonisation verticale. Ces modifications sont par ailleurs amplifiées par des effets concomitants des changements de la qualité de la lumière sur les angles d'insertion des talles et des feuilles, donnant aux plantes un port nettement plus

dressé. Cette plasticité morphogénétique apparaît être une réponse adaptative très importante pour les plantes prairiales ; elle leur permet d'une part "d'échapper" aux défoliations trop fréquentes en positionnant leur surface foliaire dans les horizons les plus proches du sol (densité de talles élevée, feuilles courtes, port étalé) et, d'autre part, en situations de défoliations peu fréquentes, "d'éviter" l'ombrage des plantes voisines en développant une stratégie de croissance verticale. Si la plasticité morphogénétique est essentiellement d'origine **phénotypique**, les limites à l'intérieur desquelles une même plante est capable de développer de telles réponses adaptatives est d'ordre **génotypique** ; et l'existence de limites différentes entre espèces et génotypes doit jouer un rôle majeur dans les variations d'abondance d'espèces de graminées adultes au sein des communautés végétales soumises à des modes de conduite contrastés. Il est important de noter ici que cette plasticité morphogénétique oriente l'ensemble des réponses des plantes aux modifications trophiques de l'environnement. Ainsi, l'effet d'un apport d'azote sur une prairie de fétuque élevée soumise à des fauches peu fréquentes conduit à une augmentation très importante de l'élongation foliaire et de la taille des feuilles, et à une quasi-absence d'augmentation de la densité de talle du fait de l'inhibition du tallage par l'indice foliaire (SIMON et LEMAIRE, 1987) ; en revanche, en situation de pâturage continu, un même apport d'azote se traduit essentiellement par une augmentation de la densité de talles (MAZZANTI *et al.*, 1994).

■ La sénescence des tissus foliaires et la productivité nette des peuplements prairiaux pâturés

La durée de vie des feuilles des différentes espèces de graminées prairiales semble génétiquement déterminée. Cette durée de vie est cependant contrôlée par la température et, pour un génotype donné, elle peut être exprimée en degrés-jours. La sénescence des feuilles est graduelle ; elle commence par le jaunissement des tissus à l'extrémité de la feuille la plus âgée puis progresse vers sa base de telle sorte que la totalité des tissus du limbe de la feuille sont sénescents au bout d'une période correspondant à peu près à un phyllochrone, ce qui permet de maintenir à peu près constant le nombre total de feuilles vertes sur une talle.

Comme cela est représenté sur les schémas de la figure 6, après une défoliation totale d'une talle, il existe une période pendant laquelle il n'y a pas de sénescence puisqu'aucun des tissus foliaires nouvellement formé n'a encore atteint un âge égal à sa durée de vie. Après cette période de latence pendant laquelle l'accumulation de tissus foliaires vivants correspond à la production primaire (ou production brute), la perte de tissus foliaires verts par sénescence devient équivalente à la production brute, d'où une stagnation de la quantité de tissus foliaires verts accumulés sur une talle. Selon que cette période de latence est longue ou courte, ce qui correspond en fait à la durée de vie des feuilles du génotype considéré, la quantité de tissus foliaires maximum qui peut être accumulée sur une même talle peut donc être très variable. Ceci détermine en fait la **capacité de stockage sur pied de**

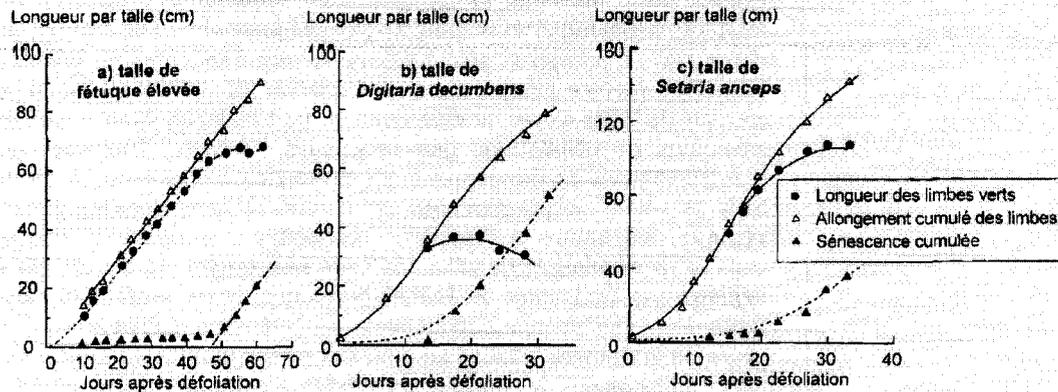


FIGURE 6 : Evolution de la longueur de limbes verts, de l'allongement cumulé des limbes et de la sénescence cumulée pour a) une talle de fétuque élevée, b) une talle de *Digitaria decumbens* et c) une talle de *Setaria anceps*, après défoliation.

biomasse foliaire par le peuplement (pour une densité de talle donnée), ce que les anglo-saxons nomment le *ceiling yield*. C'est en fait ce qui est classiquement mesuré dans les essais comparatifs de variétés menés en fauche, et c'est sur ce critère que les performances des génotypes sont évaluées. Cependant, des génotypes différant par la durée de vie de leurs feuilles peuvent très bien avoir la même vitesse de production brute de tissus foliaires, tout en manifestant des capacités de stockage sur pied très différentes. Ceci revient à dire que, pour comparer la productivité de génotypes, il faut comparer leur productivité primaire (vitesse d'accumulation brute des tissus foliaires), puis ensuite connaître la durée de vie de leurs feuilles afin de savoir quel temps de repousse maximum il faut respecter pour optimiser la récolte des tissus foliaires produits avant leur perte par sénescence. Dans les exemples des figures 6b et 6c on voit que, pour une graminée tropicale comme *Digitaria decumbens*, un intervalle de défoliation optimum serait de 2 semaines, alors que les 5 à 6 semaines classiquement préconisées dans les pâturages tropicaux conduisent à des pertes importantes de tissus foliaires par sénescence. En revanche, pour une espèce comme *Setaria anceps*, l'optimum serait d'environ 3 semaines. Des différences analogues existent également entre les espèces de graminées tempérées, la fétuque élevée ayant une durée de vie des feuilles de l'ordre de 550 degrés-jours contre 330 degrés-jours pour le ray-grass anglais (LEMAIRE, 1988), ces deux espèces ayant à peu près la même productivité primaire. Ainsi, de fortes interactions "génotypes - modes de défoliation" peuvent être mises en évidence, et la caractérisation de la durée de vie des feuilles des différentes espèces et variétés permettrait de les expliciter et de les prévoir.

L'optimisation des modes de défoliation du point de vue de la consommation d'herbe doit donc consister à réduire autant que faire se peut l'intervalle entre deux défoliations successives de la même talle à une période inférieure à la durée de vie des feuilles des espèces constitutives de la communauté végétale pâturée ; cela permet en effet de réduire les pertes de tissus foliaires par sénescence et de maximiser en conséquence la part de la production brute de tissus foliaires qui est effectivement ingérée par l'animal. La connaissance des lois qui déterminent l'intensité et la fréquence des défoliations des feuilles en fonction du comportement alimentaire des animaux, des niveaux de

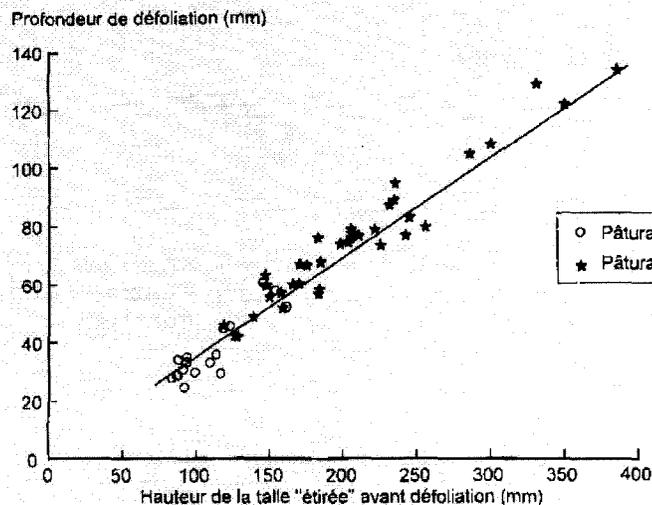
chargement et des décisions prises par l'éleveur, apparaît donc un préalable indispensable à toute tentative d'adaptation des modalités de pâturage aux espèces et variétés présentes, qu'elles soient semées ou naturelles. Ceci pourrait également s'appliquer au choix des espèces et variétés par l'éleveur lorsqu'il s'agit de rénover ou d'implanter une prairie dans le cadre d'un système préétabli.

3. La dynamique de défoliation des plantes dans les peuplements prairiaux pâturés

La dynamique de défoliation des talles de graminées dans les peuplements prairiaux pâturés a été étudiée de manière assez intensive par différents auteurs depuis les travaux pionniers de HODGSON (1966). Deux grandeurs permettent de caractériser un mode de défoliation. La première, l'**intensité de défoliation** représente la proportion des tissus foliaires présents sur une talle individuelle qui est effectivement ingérée par l'animal lors d'une défoliation élémentaire. Elle peut être mesurée sur des talles baguées sur lesquelles des mesures de longueur de feuilles vertes peuvent être effectuées juste avant et juste après une défoliation. L'intensité de défoliation peut être exprimée au niveau de la talle entière (HODGSON et OLLERENSHAW, 1969) ou/et au niveau de la feuille individuelle (MAZZANTI et LEMAIRE, 1994). WADE *et al.* (1989) ont proposé une expression de l'intensité de défoliation en fonction de la hauteur de la talle étirée, ce qui permet de fournir une estimation de la **profondeur de la défoliation** et de décrire la préhension de l'herbe par l'animal dans sa dimension verticale. Sur cette base, WADE (1991) a pu montrer que la profondeur de défoliation exprimée en valeur relative restait remarquablement constante et égale à 0,35 dans une large gamme de hauteur initiale de talle, indépendamment du système de pâturage (continu ou rationné) assurant la défoliation (figure 7). Les limites de hauteur d'herbe à l'intérieur desquelles

FIGURE 7 : Relation entre la profondeur de défoliation (ou intensité de défoliation) et la hauteur d'une talle de ray-grass anglais soumis à différents modes de pâturage par des vaches laitières (d'après WADE, 1991).

FIGURE 7 : Relationship between defoliation depth (or defoliation intensity) and height of a perennial ryegrass tiller undergoing various types of grazing by dairy cows (after WADE, 1991).



la constante de la profondeur de défoliation peut être appliquée ne sont pas exactement déterminées. En effet, on peut supposer qu'il existe un seuil minimum de hauteur d'herbe permettant la préhension de l'herbe par l'animal. MAZZANTI et LEMAIRE (1994) ont montré que, au niveau de la feuille de fétuque élevée, une intensité de défoliation constante de 0,5 pouvait être observée avec des moutons en pâturage continu, ce qui correspond en fait aux valeurs de 0,3-0,4 mentionnées par HODGSON et OLLERENSHAW (1969) pour du ray-grass anglais, si l'on admet que toutes les feuilles d'une même taille ne sont pas concernées par une même défoliation au niveau de la talle.

La deuxième grandeur caractéristique correspond à la **fréquence de défoliation** ou à son inverse qui est l'**intervalle de défoliation**. La fréquence de défoliation correspond en fait à la probabilité qu'a une talle individuelle d'être défoliée au cours d'une journée donnée. Elle est estimée par la proportion de talles baguées sur lesquelles une défoliation a pu être enregistrée au cours d'une journée de pâturage. Comme l'a suggéré WADE (1991), si l'on admet que les talles baguées sont réparties entièrement au hasard sur la surface de la parcelle, la fréquence de défoliation ainsi calculée représente en fait la proportion de la surface de la parcelle qui a été "pâturée" par les animaux, permettant ainsi d'appréhender la dimension horizontale de la défoliation. La figure 8 montre ainsi que, quel que soit le système de pâturage, continu, en rotation ou rationné, la proportion de la surface de la parcelle qui est effectivement pâturée est directement dépendante du chargement animal instantané. En pâturage continu, l'intervalle de défoliation des talles varie depuis 20 jours pour les chargements les plus faibles (5% de la surface pâturée chaque jour) jusqu'à 5 jours pour les chargements les plus élevés (20% de la surface pâturée chaque jour), tandis qu'à l'extrême, en pâturage rationné avec de très forts chargements instantanés, les animaux pâturent de 2 à 4 fois la même surface en strates successives au cours de la même journée, la profondeur de ces différentes strates étant à chaque fois égale approximativement à 0,35 fois la hauteur de l'herbe restante conformément au schéma de la figure 7.

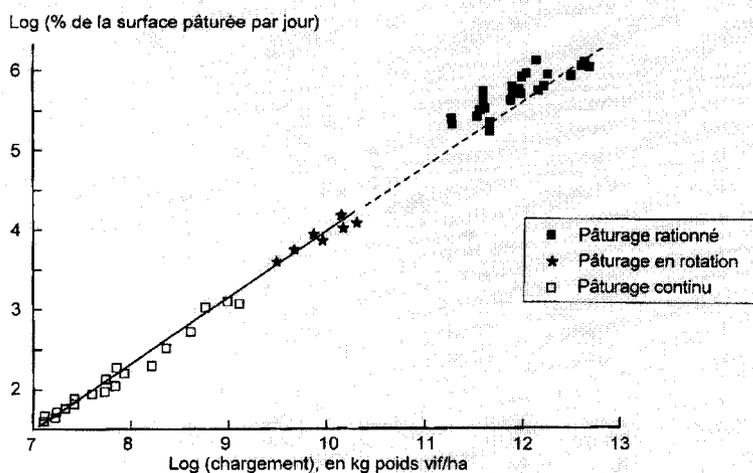


FIGURE 8 : Relation entre la proportion de la surface de la parcelle pâturée chaque jour et le chargement animal pour différentes modalités de pâturage (continu, en rotation et rationné ; d'après WADE, 1991).

FIGURE 8 : Relationship between the proportion of the pasture area grazed each day and the stocking rate, for different grazing methods (set stocking, rotational grazing, strip grazing ; after WADE, 1991).

Ainsi, le processus de défoliation d'un couvert végétal relativement homogène par les animaux peut être décrit par deux grandeurs caractéristiques. L'une, la **profondeur** (ou intensité) **de défoliation**, qui caractérise la dimension verticale du pâturage pour l'animal individuel, et dont la valeur absolue va dépendre de la structure verticale du couvert végétal, et plus particulièrement de la dimension des feuilles. L'autre grandeur, **la surface pâturée journalière**, caractérise l'activité horizontale du pâturage par le troupeau et intègre des aspects comportementaux, comme le temps de pâturage, le temps de rumination, les temps de déplacement des animaux entre les stations alimentaires, les temps de préhension et de mastication de l'herbe pour la formation des bouchées. Les résultats de l'analyse conjointe de ces différents processus de la formation du bol alimentaire chez l'animal au pâturage tendent à montrer que la surface unitaire des bouchées se réduit, de même que leur profondeur, quand la hauteur de l'herbe pâturée diminue ; cette diminution du volume des bouchées n'est que très partiellement compensée par l'augmentation de la densité des tissus foliaires observée généralement avec des hauteurs de végétation plus courtes. Ainsi, l'animal individuel aura d'autant plus de difficultés à satisfaire son appétit que la structure de l'herbe qui lui sera offerte sera courte et dense ; et une augmentation de la quantité d'herbe offerte par un supplément de surface allouée ne sera d'aucun secours car c'est la **facilité de préhension de l'herbe** qui limite son ingestion et non pas la quantité offerte ; ceci remet d'ailleurs en cause ou du moins limite fortement l'utilisation de la **pression de pâturage** comme outil de pilotage des systèmes pâturés. En effet, l'ajustement des quantités ingérées par l'extension du temps de pâturage n'est possible que pour des animaux à faible exigence de niveau d'ingestion. On voit également tout l'intérêt qu'il y a à mieux prendre en compte les différences morphogénétiques entre espèces et variétés et leurs conséquences sur la préhensibilité de l'herbe au pâturage et son ingestion par les animaux.

4. Efficacité de l'utilisation de l'herbe produite au pâturage

La production animale à partir d'un système de pâturage nécessite la production de tissus végétaux par les peuplements prairiaux et leur ingestion par les animaux dans des proportions suffisantes pour répondre aux objectifs recherchés. La conception des systèmes de pâturage est donc d'abord commandée par les objectifs de production qui sont déterminés à l'échelle du système : performances recherchées au niveau des individus, ou au niveau des surfaces. L'**efficacité d'utilisation de l'herbe au pâturage** mesure la proportion de l'herbe produite par les peuplements prairiaux qui est effectivement consommée par les animaux ; c'est un critère classiquement retenu pour l'évaluation des systèmes de pâturage bien qu'il faille utiliser ce concept avec beaucoup de discernement ; il convient en effet de prendre en compte également des critères qui peuvent représenter la **flexibilité** des systèmes et la prise en compte des **risques** liés aux fluctuations de croissance de l'herbe en relation avec la variabilité climatique, fluctuations qui peuvent conduire à des pénuries ou des excès d'herbe temporaires.

	Croissance de l'herbe (kg MO/ha/j)	Sénescence (kg MO/ha/j)	Ingestion (kg MO/ha/j)	Efficacité* d'utilisation
Fort N (N ⁺)	81	22	59	0,73
Faible N (N ⁻)	58	25	33	0,57
(N ⁺ - N ⁻) / N ⁻	+ 0,40	- 0,13	+ 0,78	

* Efficacité d'utilisation de l'herbe : Ingestion / Croissance

Selon les différents points que nous avons développés ci-dessus, on peut dire que l'efficacité d'un système de pâturage pourra se mesurer à sa capacité à produire de l'**herbe ingérable** par les animaux en quantité et en qualité suffisante pour satisfaire tous les jours leurs besoins nutritifs. Herbe "ingérable" veut dire "verte, appétente, et préhensible"... Nous avons vu que la plasticité morphogénétique des différentes espèces pouvait conduire les plantes soumises à des défoliations intenses et fréquentes à développer des mécanismes d'adaptation morphogénétique avec comme conséquence une réduction importante de la hauteur du gazon pâturé et une densification par le tallage conduisant à une structure du couvert végétal qui limite la préhensibilité de l'herbe par l'animal, malgré sa très forte appétence et sa très grande valeur alimentaire. Il s'agit donc en fait d'une limitation de l'ingestion individuelle des animaux surcompensée par une maximisation du chargement jusqu'à une limite correspondant aux possibilités de renouvellement de la ressource.

Les travaux de MAZZANTI et LEMAIRE (1994) ont montré que, en situation de pâturage continu, l'efficacité d'utilisation de l'herbe par des moutons au pâturage sur une prairie de fétuque élevée pouvait être largement augmentée par la fertilisation azotée de 57% à 73% (tableau 2). Ainsi, à l'effet positif de l'azote sur la croissance de l'herbe s'ajoute un effet supplémentaire sur une meilleure utilisation de l'herbe produite. Le schéma de la figure 9 permet d'expliquer cet effet de l'azote sur l'efficacité d'utilisation. L'augmentation de chargement liée à l'augmentation de la production d'herbe par l'apport d'azote s'est traduite par une augmentation de la fréquence de défoliation des feuilles conformément à la relation de la figure 8. Ainsi, pour une même durée de vie des feuilles, chaque feuille produite subit en moyenne un nombre plus important de défoliations avant que la sénescence n'intervienne, ce qui réduit la proportion des tissus foliaires qui échappent ainsi à la défoliation et contribue à augmenter l'efficacité d'utilisation de l'herbe au pâturage.

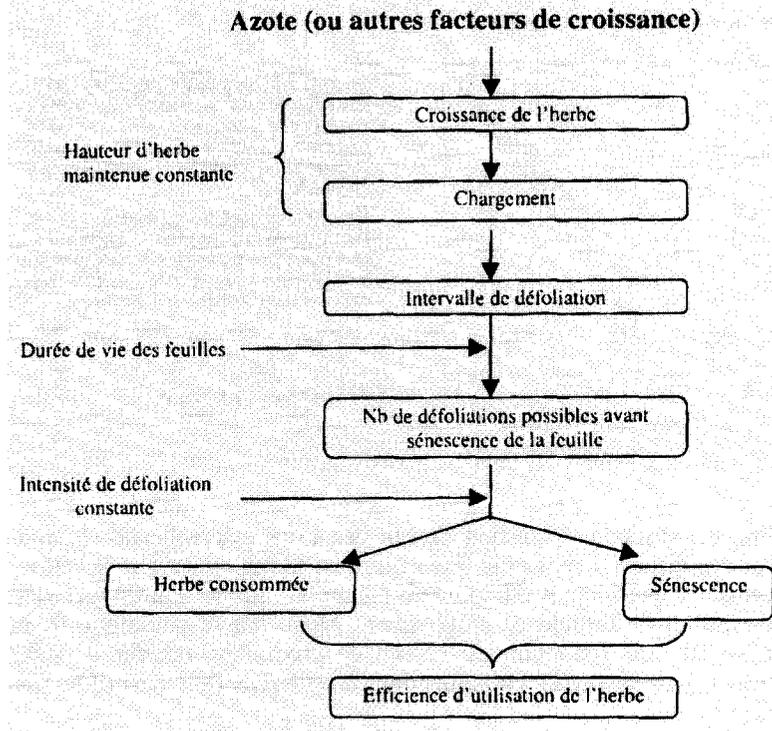
Le schéma de la figure 9 peut s'appliquer en réalité à toute situation d'augmentation du chargement liée à une augmentation de la production d'herbe, quelle que soit la cause d'augmentation de la production. L'augmentation d'efficacité d'utilisation de l'herbe n'est donc pas un effet direct de l'azote sur la consommation de l'animal, mais un effet induit par l'augmentation de la fréquence de défoliation des feuilles résultant d'une augmentation du chargement. On peut donc penser pouvoir généraliser ce phénomène et tenter, à travers lui, d'interpréter les comparaisons entre les différents systèmes de pâturage. En effet si, dans le cas du pâturage continu, fréquence de défoliation et chargement sont intimement liés, dans le cas du pâturage en rota-

TABLEAU 2 : Effet de l'azote sur la croissance de l'herbe et son utilisation en pâturage continu pour un peuplement de fétuque élevée (d'après MAZZANTI et LEMAIRE, 1994).

TABLE 2 : Effect of nitrogen on grass growth and its utilization by animals grazing under set stocking, in a tall fescue sward (after MAZZANTI and LEMAIRE, 1994).

FIGURE 9 : Schéma représentatif des effets induits par le taux de croissance de l'herbe sur l'efficacité d'utilisation de l'herbe en pâturage continu.

FIGURE 9 : Diagram representing the effects of the growth rate of herbage on the efficiency of herbage use under set stocking.



tion, l'éleveur a la possibilité de dissocier ces deux variables en déterminant le nombre de parcelles, les temps de séjour des animaux et les intervalles de pâturage. Ainsi, connaissant la durée de vie moyenne des feuilles des espèces de sa prairie, l'éleveur pourra alors adopter un système de pâturage avec des intervalles suffisamment courts pour limiter au maximum la sénescence des feuilles et optimiser l'efficacité d'utilisation de l'herbe, et ceci même à des niveaux de chargement faibles.

La figure 10 tente de représenter, de manière théorique, les effets des variations de niveau de production d'herbe dans les deux systèmes de pâturage libre et de pâturage en rotation. Une parfaite maîtrise des pertes par sénescence de l'herbe par un système de rotation bien conduit implique : (i) un temps de repousse des parcelles suffisamment court et dans tous les cas inférieur à la durée de vie moyenne des feuilles et (ii) un indice foliaire résiduel assez faible pour minimiser la sénescence des feuilles non consommées lors de la repousse ultérieure. Dans ce cas d'une maîtrise parfaite des pertes par sénescence, on doit avoir une variation proportionnelle de la productivité de l'herbe et de son ingestion en fonction du niveau d'intensification, et donc un maintien de l'efficacité d'utilisation. Ce cas reste bien entendu théorique ; sa pertinence devra être confrontée à la réalité de la gestion d'un système complet, mais on doit pouvoir maintenir à peu près constante son efficacité d'utilisation de l'herbe dans une large gamme de niveaux de production d'herbe. En revanche, par suite de l'impossibilité de séparer fréquence de défoliation et chargement en pâturage

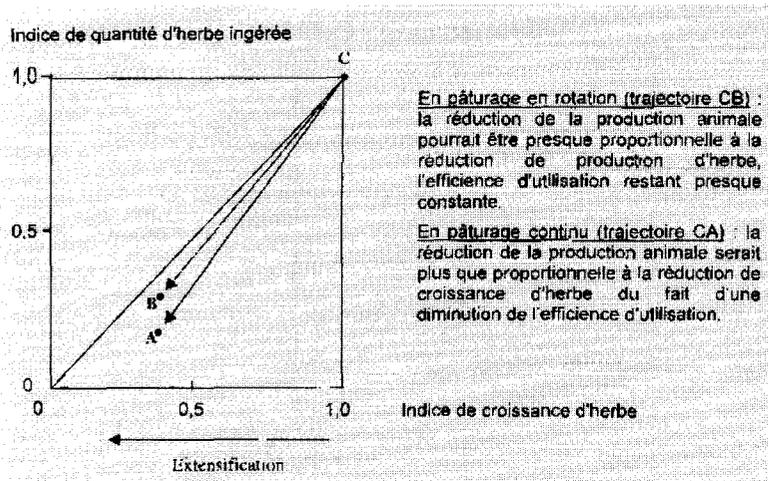


FIGURE 10 : Schéma théorique représentatif de l'effet d'une extensification relative de la croissance d'herbe et de la production animale dans deux systèmes de pâturage.

FIGURE 10 : Theoretical diagram representing the effects of a relative extensification of grass growth and animal production under two grazing systems.

libre, la réduction d'ingestion d'herbe liée à une extensification (réduction des intrants) sera plus importante en terme relatif que la réduction de la production d'herbe elle-même, ce qui se traduit par une diminution de l'efficacité d'utilisation. Ainsi, sur le graphique de la figure 10, une réduction du niveau de production d'herbe à partir d'une valeur maximale correspondant à un indice de 1 devrait se traduire :

- pour un pâturage en rotation, par une trajectoire CB restant assez proche de la bissectrice, indiquant que la réduction relative d'ingestion d'herbe reste plus ou moins proportionnelle à la réduction de production d'herbe ;

- pour un pâturage continu, par une trajectoire CA indiquant une réduction d'ingestion d'herbe plus que proportionnelle à la réduction de production.

Ce schéma reste bien entendu largement hypothétique bien que sous-tendu par un certain nombre de déductions logiques basées sur la connaissance du fonctionnement de l'interface herbe - animal. Cette hypothèse demande donc à être confrontée à des données expérimentales avant d'être confirmée et de servir de base à une modélisation du fonctionnement des systèmes de pâturage. En effet, les comparaisons entre systèmes de pâturage n'ont été effectuées qu'à des niveaux élevés de croissance d'herbe et, à notre connaissance, aucune étude n'a pris réellement en compte une gamme étendue de niveaux d'intensification (ou d'extensification) de la production d'herbe.

Ce graphique, purement théorique, permet cependant de retracer "l'histoire des recherches sur le pâturage" de ces cinquante dernières années. Nos arrière-grand-parents se trouvaient en général proche du point A (pâturage extensif libre). L'adoption du pâturage en rotation a permis de passer au point B, sans augmentation des intrants et donc sans augmentation de la production d'herbe. Puis la généralisation des apports d'azote, de plus en plus élevés, a permis la formidable augmentation concomitante et parallèle de la production d'herbe et des chargements, jusqu'à ce qu'on découvre que la suppression des clô-

tures (point C) permettait en fait les mêmes performances globales (pâturage intensif libre). Il reste maintenant à savoir si la désintensification de la production d'herbe, qui est engagée un peu partout en Europe, devra s'effectuer en optimisant l'efficacité d'utilisation de l'herbe (maintien de systèmes à base de rotation) ou au contraire si l'on peut se permettre d'ajouter à cette extensification une perte supplémentaire d'efficacité d'utilisation. En fait, les exigences individuelles des animaux en terme de qualité de l'herbe devront trancher entre les deux systèmes, de même que les exigences de maîtrise de la végétation, de durabilité des ressources prairiales et de gestion écologique des paysages. En effet, la diminution importante des fréquences de défoliation, diminution engendrée par une extensification du pâturage libre, risque d'une part d'offrir aux animaux des tissus végétaux de qualité de plus en plus faible et de favoriser également l'hétérogénéisation de la végétation, rendant ainsi son contrôle de plus en plus difficile.

Conclusions

Aujourd'hui un ensemble cohérent de principes et de méthodes sont disponibles pour optimiser la production d'herbe et son efficacité d'utilisation au pâturage. Ces principes et méthodes ont été essentiellement développés à partir d'études menées en conditions de climat tempéré et sur des prairies semées, conduites intensivement (fumure azotée et chargement élevés) et composées principalement de ray-grass anglais, voire de fétuque élevée. Compte tenu de la grande diversité des végétations prairiales, composées d'espèces à large spectre morphologique, et étant donné la gamme des niveaux d'intensification qu'il est nécessaire d'étudier pour rendre compte de la diversité des situations, il est impératif que ces principes et ces méthodes soient confrontés à une plus grande gamme de combinaisons "espèce végétale - condition de milieu". La théorie développée ci-dessus montre que la morphogénèse des différentes espèces doit être analysée en détail et qu'il est nécessaire pour chacune d'elle d'appréhender la plage de "plasticité morphogénétique" qui lui permet de s'adapter aux modalités de défoliation qui lui sont imposées par le système de pâturage. Ce n'est qu'à cette condition que l'étude des équilibres dynamiques entre les espèces composant les prairies à base de graminées pourront dépasser le simple constat concernant la modification de la composition floristique des prairies. Face à la grande diversité des espèces végétales concernées et à la multitude des communautés végétales, il est impératif de développer des approches et des modèles à caractère "générique". Pour cela, une analyse comparative des grands traits morphogénétiques devrait conduire à proposer une "typologie fonctionnelle" permettant d'introduire la variabilité intra et interspécifique dans un modèle général de fonctionnement des couvert végétaux pâturés. A cet égard, l'opposition entre prairies semées monospécifiques et prairies naturelles plurispécifiques devrait disparaître au profit d'une approche conceptuelle commune incluant d'emblée la diversité génotypique comme base de l'analyse. Dans un contexte général d'extensification des surfaces pâturées et de recherche de la durabilité des systèmes de pâturage, les études de dynamique de végétation doivent pouvoir appré-

hender des durées beaucoup plus longues que les effets immédiats et à très court terme sur lesquels les efforts se sont essentiellement concentrés. En effet, il ne s'agit plus d'exploiter une ressource, mais d'en gérer le renouvellement et la pérennité, ce qui oblige à passer de pas de temps inférieurs ou égaux à l'année à des pas de temps de l'ordre de la décennie. Dans ce contexte, la maîtrise des "flux de tissus foliaires" au pâturage ne doit plus seulement être considérée du seul point de vue de l'optimisation de la production animale, mais comme élément déterminant du fonctionnement d'un écosystème.

Accepté pour publication, le 20 septembre 1999.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AVICE J.C., OURRY A., LEMAIRE G., VOLENEC J.J., BOUCAUD J. (1997) : "Root protein and vegetative storage protein are key organic nutrients for alfalfa shoot regrowth", *Crop Science*, 37, 1187-1193.
- BÉLANGER G., GASTAL F., LEMAIRE G. (1992a) : "Growth analysis of a tall fescue sward fertilized with different rates of nitrogen", *Crop Science*, 32, 1371-1376.
- BÉLANGER G., GASTAL F., WAREMBOURG F. (1992b) : "The effects of nitrogen fertilization and the growing season on carbon partitioning of a tall fescue", *Annals of Botany*, 70, 239-244.
- BÉLANGER G., GASTAL F., WAREMBOURG F. (1994) : "Carbon balance of tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.) : effects of nitrogen fertilization and the growing season", *Annals of Botany*, 74, 653-659.
- DAVIES A. (1974) : "Leaf tissue remaining after cutting and regrowth in perennial ryegrass", *J. of Agric. Science (Cambridge)*, 82, 165-172.
- DEREGIBUS V.A., SANCHEZ R.A., CASAL J.J. (1983) : "Effects of light quality on tiller production in *Lolium ssp*", *Plant Physiology*, 72, 900-912.
- DURU M., LEMAIRE G., CRUZ P. (1997) : "The nitrogen requirement of major agricultural crops : grasslands", *Diagnosis of the Nitrogen Status in Crops*, Ed: G. Lemaire, Springer-Verlag, Heidelberg, 59-72.
- HODGSON J. (1966) : "The frequency of defoliation of individual tillers in a set-stocked sward", *J. of British Grassl. Soc.*, 27, 258-263.
- HODGSON J., OLLERENSHAW J.H. (1969) : "The frequency and severity of defoliation of individual tillers in set stocked swards", *J. of British Grassl. Soc.*, 24, 226-234.

- GASTAL F., BÉLANGER G., LEMAIRE G. (1992) : "A model of leaf extension rate of tall fescue in response to nitrogen and temperature", *Ann. Bot.*, 70, 437-442.
- GAUTIER H., VARLET-GRANCHER C. (1996) : "Regulation of leaf growth of grass by blue light", *Physiol. Plant.*, 98, 424-430.
- GAUTIER H., VARLET-GRANCHER C., BAUDRY N. (1997) : "Effects of blue light on the vertical colonization of space by white clover and their consequences for dry matter distribution", *Ann. Bot.*, 80, 665-671.
- 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. Sc. Paris, Série III*, 298, 541-544.
- GREENWOOD D.J., LEMAIRE G., GOSSE G., CRUZ P., DRAYCOTT A., NEETESON J.J. (1990) : "Decline in percentage N of C3 and C4 crops with increasing plant mass", *Ann. Bot.*, 66, 425-436.
- GRINDLAY D.J.C. (1997) : "Towards an explanation of crop nitrogen demand based on the optimization of leaf nitrogen per leaf area", *J. Agric. Sci., Cambridge*, 128, 377-396.
- LEMAIRE G. (1988) : "Sward dynamics under different managements programmes", *Proc. 12th Gen. Meet. European Grassl. Fed.*, Dublin, 7-22.
- LEMAIRE G., SALETTE J. (1984) : "Relation entre dynamique de croissance et dynamique de prélèvement d'azote pour un peuplement de graminées fourragères. I) Etude de l'effet du milieu", *Agronomie*, 4, 423-430.
- LEMAIRE G., GASTAL F. (1997) : "N uptake and distribution in plant canopies", *Diagnosis of the Nitrogen Status in Crops*, Ed: G. Lemaire, Springer-Verlag, Heidelberg, 3-43.
- LEMAIRE G., KHAITY M., ONILLON B., ALLIRAND J.M., CHARTIER M., GOSSE G. (1992) : "Dynamics of accumulation and partitioning of N in leaves, stems and roots of lucerne (*Medicago sativa* L.) in a dense canopy", *Ann. Bot.*, 70, 429-435.
- LEMAIRE G., GASTAL F., PLÉNÉT D., LE BOT J. (1997) : "Le prélèvement d'azote par les peuplements végétaux et la production des cultures", *Maîtrise de l'Azote dans les Agrosystèmes*, Eds: G. Lemaire et B. Nicolardot, INRA Edition, Paris, 121-140
- MAZZANTI A., LEMAIRE G. (1994) : "Effect of nitrogen fertilization upon herbage production of a tall fescue sward continuously grazed by sheep. 2) Consumption and efficiency of herbage utilisation", *Grass and Forage Sci.*, 49, 352-359.
- MAZZANTI A., LEMAIRE G., GASTAL F. (1994) : "Effect of nitrogen fertilization upon herbage production of a tall fescue sward continuously grazed by sheep. 1) Herbage growth dynamics", *Grass and Forage Sci.*, 49, 111-120.
- SIMON J.C., LEMAIRE G. (1987) : "Tillering and leaf area index in grasses in the vegetative phase", *Grass and Forage Sci.*, 42, 373-380.
- WADE M.H. (1991) : *Factors affecting the availability of vegetative Lolium perenne L. to grazing dairy cows with special reference to sward characteristics, stocking rate and grazing method*, thèse de Doctorat en Sciences, Université de Rennes.
- WADE M.H., PEYRAUD J.L., LEMAIRE G., CAMERON E.A. (1989) : "The dynamics of daily area and depth of grazing and herbage intake of cows in a five day paddock system", *Proc. 16th Int. Grassl. Congr.*, Nice, France, 1111-1112.

SUMMARY

Foliar tissue flows within grassland communities. Data for a rational pasture management

This is a reminder and an epitome of the information presently available on the determinism of foliar tissue flows within grassland communities, to serve for optimizing pasture use when a rational management of grazing systems is sought after. The three main types of foliar tissue flows are defined by the growth dynamics of the various plant species, by the consumption pattern of these plants by the animals, and by the senescence of uneaten tissues. From these three types proceed on the one hand the primary production of the grazed ecosystem, on the other hand that part of that production which is actually harvested and utilized by the animals, and also the part that is recycled by the decomposition of the litter. The morphogenetic features of pasture plants determine the structural characteristics of the swards, which in turn determine the working of the grass - animal interface. The life span of the leaves is particularly important as this genotypical feature largely regulates the efficiency with which the primary production can be consumed by the animals.

The proposed theoretical model allows both the analysis of all research work conducted for 50 years in order to optimize grazing methods with a view of intensifying production, and also to make proposals for experimentation when the extensification of grazing systems is contemplated.