

Evolution de la digestibilité in vitro du dactyle et de la fétuque élevée au printemps

M. Duru, I. Calvière, V. Tirilly*

Au printemps, la digestibilité des graminées est d'abord relativement stable, puis elle diminue en relation avec l'augmentation de la proportion et de la lignification des tiges (DEMARQUILLY, 1989). Les valeurs, ainsi que les vitesses de diminution varient selon les espèces. Ainsi, au sein des graminées, les digestibilités du ray-grass anglais et du dactyle figurent généralement parmi les plus élevées et celle de la fétuque élevée parmi les plus faibles (DEMARQUILLY et al., 1989). De plus, les vitesses de diminution dépendent a priori des modes de conduite et du climat. Plusieurs études ont montré que l'effet de la fertilisation azotée est généralement peu marqué (DEMARQUILLY, 1970 ; BEHÆGE et CARLIER, 1974 ; CHESTNUTT et al., 1977). Cependant, dans certains cas, l'effet d'un apport d'azote est positif ou négatif selon l'espèce considérée (HUGUET et GILLET, 1974). En outre, il dépend de la durée de la pousse (WILMAN et DALY, 1978) et du type de repousse : feuillue ou avec tiges (WILMAN et

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

MOTS CLÉS

Azote, dactyle, digestibilité, fétuque élevée, nutrition azotée, structure de la végétation, tallage, vitesse de croissance.

KEY-WORDS

Cocksfoot, digestibility, growth rate, nitrogen, nitrogen nutrition, sward structure, tall fescue, tillering.

AUTEURS

I.N.R.A., Station d'Agronomie, BP 27, F-31326 Castanet-Tolosan.

al., 1977). Pour du dactyle séparé du reste de la végétation de prairies permanentes, il a été observé une moindre digestibilité lorsque les conditions nutritionnelles sont améliorées (DURU, 1994 ; FLEURY, 1994). Quant aux caractéristiques climatiques, c'est la température qui a souvent l'effet négatif le plus important. La lignification augmente avec les températures (DEINUM et DIRVEN, 1975), ce qui peut expliquer les différences interannuelles.

Nous faisons l'hypothèse que la variabilité de la digestibilité des graminées selon la fertilisation azotée ou bien entre années provient en partie de différences de structure du couvert végétal, en relation avec les processus de croissance (vitesse de renouvellement des feuilles) et de développement (proportion de talles reproductrices), comme le suggèrent BUXTON et MARTEN (1989). Ainsi, pour la luzerne, un déficit hydrique diminue relativement plus la croissance des tiges que celle des feuilles, ce qui se traduit par une digestibilité supérieure (LEMAIRE et al., 1989b). De même, pour du dactyle de prairies permanentes, la proportion de talles reproductrices augmente avec les conditions nutritionnelles (DURU, 1989 ; FLEURY, 1994).

En l'absence de relations suffisamment stables entre les caractéristiques du milieu, les pratiques culturales et la digestibilité, il importe de prendre en compte les caractéristiques du couvert végétal. A cette fin, nous proposons d'étudier les relations entre la structure du couvert et les caractéristiques du milieu et des pratiques d'une part, la structure du couvert et la digestibilité des éléments qui le constituent d'autre part. Dans le cas présent, nous aborderons le second point en étudiant séparément la digestibilité des limbes de celle des gaines et tiges.

Année	Espèce	Apport N (kg/ha)	I _N	Talles reproductrices		
				Nb/m ²	σ	%
1990	Dactyle	120	90	540	25	19,0
		40	65	430	28	15,8
	Fétuque	120	85	120	11	2,6
		40	65	131	12	3,3
1991	Dactyle	120	100	304	44	12,0
		0	55	40	11	2,1
	Fétuque	120	100	462	119	13,5
		0	85	200	39	7,2

TABEAU 1 : Apport d'azote, niveau de nutrition azotée (I_N) et densité de talles reproductrices à la montaison (1991) ou à l'épiaison (1990) pour le dactyle et la fétuque élevée.

TABLE 1 : Nitrogen supply, level of nitrogen nutrition (I_N), and density of reproductive tillers at stem elongation (1991) and heading (1990) in cocksfoot and tall fescue.

Matériel et méthodes

1. Dispositif

L'étude a été réalisée durant deux années près de Toulouse sur un sol limono-argileux. Les semis de dactyle (cv. Lude) et de fétuque élevée (cv. Clarine) ont été effectués sur deux parcelles contiguës à l'automne 1988 pour l'étude réalisée en 1990, et à l'automne 1990 pour l'étude réalisée en 1991. Seules les premières pousses de printemps ont été étudiées (de la mi-mars au 9 mai en 1990 et au 29 avril en 1991, tableau 1). En 1990, une coupe de régularisation a été effectuée à une hauteur de 6 cm à l'automne 1989. Deux niveaux de fertilisation azotée ont été effectués : une dose élevée (notée N₁) comparée à une dose faible ou nulle (N₀, tableau 1).

2. Mesures

Les mesures de biomasse ont été réalisées hebdomadairement durant 5 à 6 semaines par des prélèvements effectués à 2 cm de hauteur à l'aide d'une micro-tondeuse. A cette fin, 6 placettes de 0,25m² ont été choisies au hasard. Sur 3 des échantillons de 3 d'entre elles, les limbes ont été séparés des gaines et des tiges de façon à les analyser séparément. Chaque type d'organe a été séché durant 48 h à 80°C. A chaque date et pour chacun des traitements, une mesure de digestibilité par méthode enzymatique (AUFÈRE, 1982) a été effectuée sur le mélange des 3 échantillons de limbes et de tiges, ainsi qu'une détermination de la teneur en azote sur les 3 autres échantillons pour lesquels les organes n'ont pas été séparés.

La température moyenne journalière entre début mars et la dernière date de contrôle a été de 11,7°C en 1990 et 10°C en 1991.

3. Traitement des données

Le niveau de nutrition azotée (I_N) a été calculé selon la proposition de DURU (1992), sur la base de la référence de LEMAIRE et al. (1989b) :

$$I_N = (4,8 - 4,8.MS^{-0,32} + N)/4,8$$

où MS et N sont respectivement les productions de matière sèche (t/ha) et les teneurs en azote (% MS) mesurées.

Afin de comparer les vitesses d'évolution de la biomasse et de la digestibilité, des ajustements par des polynômes de second degré ont été effectués entre ces

variables et le temps de repousse (J_i), i étant le nombre de jours à compter du premier janvier.

Résultats

1. Caractéristiques du couvert végétal

Avec 120 kg N/ha, les niveaux de nutrition azotée ont été non limitants en 1991, mais modérément déficients en 1990 (tableau 1). Les valeurs les plus faibles ont été observées pour le dactyle sans apport d'azote en 1991, puis pour les deux espèces avec un apport faible en 1990.

La densité de talles reproductrices est très variable entre espèces, années et traitements azotés : de 40 à plus de 500 talles/m² (tableau 1). L'écart entre les deux niveaux azotés est le plus élevé en 1991 ; celui entre espèces l'est en 1990.

2. Digestibilité des limbes et des tiges

A une date donnée, la digestibilité du dactyle, qu'il s'agisse des gaines ou des tiges, est toujours supérieure à celle des organes correspondants de la fétuque élevée. Cette différence est d'environ 15 points en 1990 et 10 en 1991 (figure 1).

Durant la première moitié de la période d'étude, la digestibilité des feuilles de dactyle augmente légèrement pour les traitements N_0 . Mais, au cours de la deuxième moitié, elle baisse systématiquement pour les limbes, ainsi que pour les gaines et les tiges, tout particulièrement pour les traitements N_1 .

L'écart entre les traitements N_1 et N_0 est particulièrement élevé pour le dactyle en 1991. Pour les limbes, de même que pour les tiges et gaines en 1991, la digestibilité des organes en N_0 est plus basse en début de période mais diminue moins vite par la suite de telle sorte qu'elle est toujours supérieure en fin de période. Pour la fétuque élevée, les différences sont faibles entre les deux traitements azotés.

A même date calendaire, la digestibilité des limbes, de même que celle des gaines et tiges est similaire entre les deux années pour le dactyle, mais plus élevée en 1991 pour la fétuque élevée.

L'écart de digestibilité entre les limbes et les tiges est au maximum de 5 points (figure 2), et c'est pour les traitements N_1 qu'il est le plus grand. On observe qu'en début de pousse la digestibilité des gaines est souvent supérieure à celle des

Evolution de la digestibilité du dactyle et de la fétuque élevée au printemps

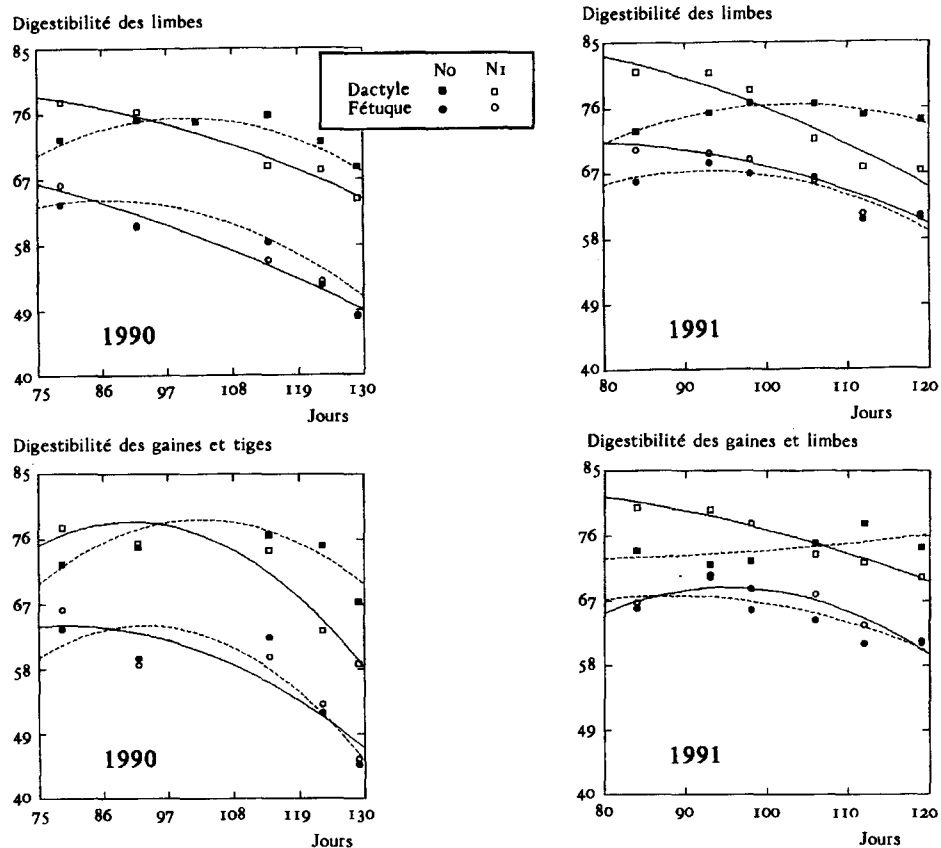


FIGURE 1 : Evolution de la digestibilité en fonction du temps de pousse (jours calendaires) des limbes verts et des gaines et tiges, pour le dactyle et la féтуque élevée, avec ou sans apport d'azote (N_1 et N_0), en 1990 et 1991.

FIGURE 1 : Evolution with regrowth time (Julian days) of the digestibility of green blades and of sheaths and stems, in cocksfoot and tall fescue, with or without fertilizer N application (N_1 and N_0) in 1990 and 1991.

limbes, puis la tendance s'inverse, tout particulièrement pour les traitements N_1 . Il en résulte qu'au cours de la pousse, l'amplitude de la baisse de digestibilité est plus grande pour les gaines et tiges que pour les limbes.

A J_{120} , avant que la digestibilité des gaines et des tiges ne soit plus basse que celle des feuilles, les valeurs observées en 1991 sont supérieures ou égales à celles de 1990 pour le dactyle, mais nettement supérieures pour la féтуque élevée.

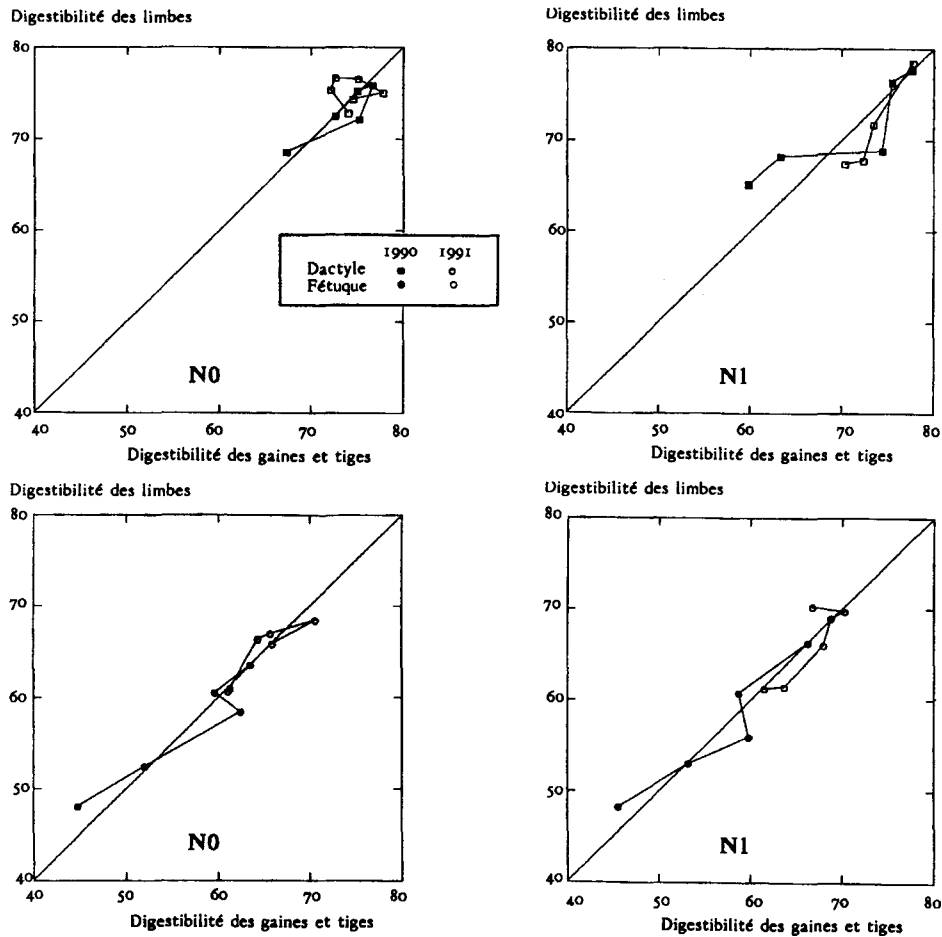


FIGURE 2 : Comparaison de la digestibilité des limbes verts et de celle des gaines et tiges pour le dactyle et la fétuque élevée, en 1990 et en 1991, avec ou sans apport d'azote (N_1 et N_0).

FIGURE 2 : Comparison of the digestibility of green blades with that of sheaths and stems, in cocksfoot and tall fescue, in 1990 and 1991, with or without fertilizer N application (N_1 and N_0).

3. Evolution des poids de limbes verts, de gaines et de tiges

En 1991, les poids de limbes verts augmentent de manière continue au cours de la période d'étude (figure 3). En 1990, ils stagnent ou diminuent à partir de J_{90} . En 1991, les différences entre la fétuque élevée et le dactyle sont faibles pour les traitements N_1 , mais élevées et en faveur de la fétuque pour les traitements N_0 . En

1990, les poids de limbes de la fétuque élevée sont supérieurs à ceux du dactyle pour chacun des deux traitements azotés.

Les poids de gaines et de tiges sont toujours croissants. L'augmentation est d'allure linéaire en 1991, mais d'allure exponentielle à partir de J₁₁₅ en 1990. Pour chacun des traitements azotés, les différences sont faibles entre la fétuque élevée et le dactyle, excepté en 1991 (N₀) où le poids de gaines et de tiges est nettement plus faible pour le dactyle que pour la fétuque.

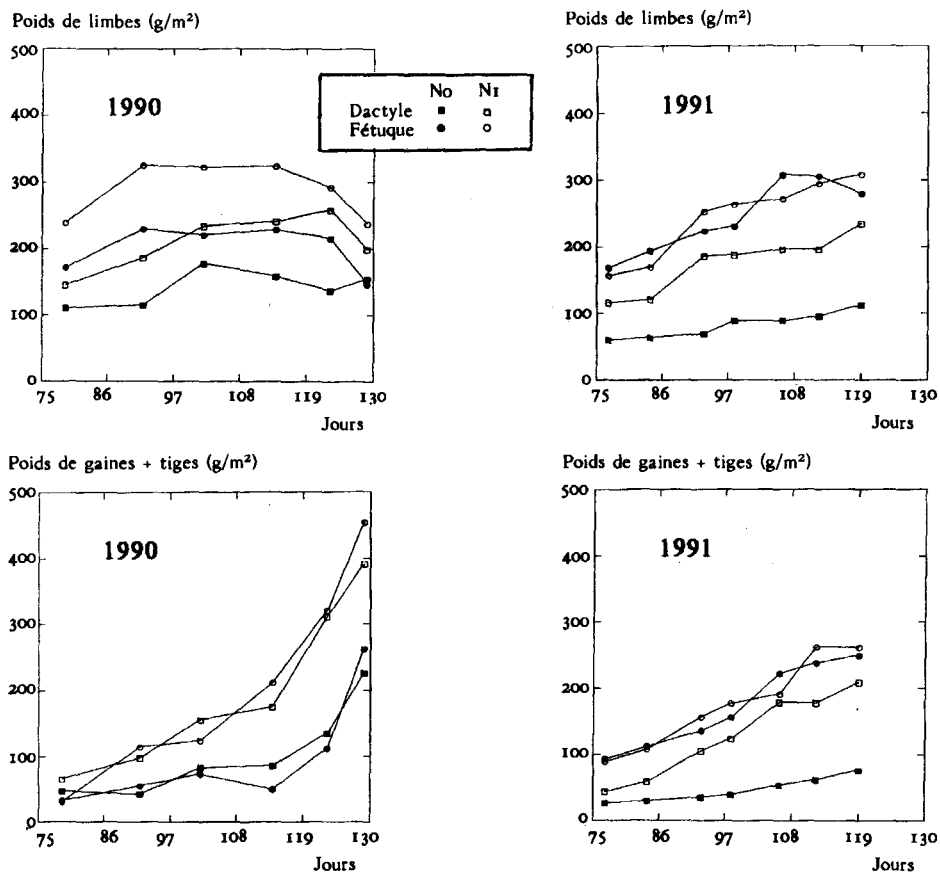


FIGURE 3 : Evolution des poids de limbes verts, et de gaines et tiges (g/m²) pour le dactyle et la fétuque élevée, avec ou sans apport d'azote.

FIGURE 3 : Evolution of the weight of green blades and of sheaths and stems (g/m²), in cocksfoot and tall fescue, with or without fertilizer N application.

4. Relation entre la digestibilité et l'accumulation de biomasse

La digestibilité des limbes baissant à des vitesses variables, notamment selon les apports d'azote, nous avons testé l'hypothèse que cette diminution est d'autant plus lente que le renouvellement en tissus jeunes est élevé. Le taux de renouvellement en tissus jeunes a été estimé par la vitesse d'évolution du poids de limbes verts. Au cours de la pousse, la vitesse d'apparition des feuilles (et donc de renouvellement des tissus) peut être plus ralentie pour des situations non limitantes en azote que pour des situations déficientes, du fait d'une plus grande compétition pour la lumière dans le premier cas (DURU et al., 1993). Les vitesses d'évolution de la digestibilité des limbes (V_{dig} en points par degré.jour) et de leur poids (V_{limbe} en g/m² par degré.jour) ont été ainsi estimées en début, milieu et fin de pousse à partir des dérivées des polynômes de second degré, puis corrélées entre elles. Toutes données confondues (n=24), on a :

$$V_{\text{dig}} = 0,077 \times V_{\text{limbe}} - 0,023 \quad r^2 = 0,46 \quad (p < 0,001)$$

Lorsque la biomasse de limbes diminue (vitesse négative), la digestibilité diminue toujours. En revanche, lorsque le poids de limbe augmente, la digestibilité diminue peu ou bien a une évolution positive.

Discussion

1. Effet de la fertilisation azotée

Au début de la période d'étude, nous avons observé que la digestibilité des limbes et des gaines des traitements N_0 était inférieure à celle des traitements N_1 , surtout pour le dactyle. Ces premières mesures ont été réalisées environ un mois après l'apport d'azote. Les températures moyennes ayant été de 10°C, il est apparu moins de 3 feuilles par talle pour le dactyle et de 2 pour la fétuque élevée selon les modèles établis précédemment (DURU et al., 1993). Sachant que l'azote a un effet positif important sur la longueur des limbes, mais négligeable sur leur vitesse d'apparition (WILMAN et MOHAMED, 1980 ; LEMAIRE, 1985), **la proportion pondérale de feuilles apparues après l'apport d'azote relativement à celles restantes** (indicateur de la proportion de tissus jeunes) **est plus importante pour les traitements fertilisés**. Cette différence de structure de talle est vraisemblablement à l'origine des différences de digestibilité entre les traitements azotés en début de période. En outre, nous avons observé que la digestibilité des gaines est similaire (1991) ou légèrement supérieure (1990) à celle des limbes. Ce cas de figure noté par MARTEN (1985) peut correspondre au fait que la gaine comprend les limbes en cours d'apparition, c'est-à-dire une plus grande proportion de tissus jeunes.

2. Effet de la fertilisation azotée au cours de la pousse

Jusqu'à la phase de montaison (qui correspond à la fin de l'étude en 1991), la digestibilité des tiges et gaines est similaire à celle des limbes, alors que les densités de talles reproductrices sont très différentes entre les traitements N_1 et N_0 (tableau 1). Cette similitude peut s'expliquer par le fait qu'à ce stade, la croissance des tiges ne s'est pas accélérée (figure 3) et leur lignification est encore peu importante. En revanche, en 1990 où l'étude se termine au début de l'épiaison, la diminution de la digestibilité des tiges entre les trois derniers contrôles est de 9,3 points (D_0), 15,7 (D_1), 17,5 (F_0) et 14,2 (F_1). Ces résultats sont cohérents avec ceux de FLEURY (1994) qui a montré que la digestibilité des talles reproductrices de populations de dactyle au sein de communautés végétales n'est significativement plus faible que celle des talles végétatives qu'à partir du début de l'épiaison. On remarque que la baisse est plus importante pour le traitement avec azote du dactyle pour lequel la densité de talles reproductrices est la plus élevée (tableau 1). Au contraire, pour les deux traitements azotés de la fétuque élevée, la diminution de digestibilité est similaire, de même que la densité de talles reproductrices. En cohérence avec ces résultats, on constate que les accroissements de poids de tiges entre les trois derniers contrôles sont différents entre les traitements N_1 et N_0 du dactyle (respectivement 216 et 141 g/m²), alors qu'ils sont similaires pour la fétuque élevée (242 et 212 g/m²). Ces résultats suggèrent que la variabilité de la digestibilité du compartiment tiges et gaines pourrait être estimée par la densité de talles reproductrices.

Au cours de la montaison, les valeurs de digestibilité plus élevées observées en 1991 correspondent à des biomasses de feuilles ou de gaines et tiges plus faibles en relation avec des températures plus basses. Ainsi, à J_{120} , la différence de sommes de températures à compter du premier février est d'environ 200.

Conclusion

Les différences de digestibilité entre le dactyle et la fétuque élevée concernent à la fois les feuilles et les tiges. On peut donc s'attendre à ce que les différences observées à l'échelle de la plante entière (DEMARQUILLY, 1978) aient valeur générale.

L'azote a eu un effet variable selon le type d'organe considéré et le moment où la comparaison est réalisée, ce qui pourrait expliquer les résultats parfois contradictoires sur l'effet de la fertilisation azotée, comme nous l'avons souligné en introduction. La diminution de digestibilité des tiges dépend de leur importance dans le couvert végétal, mais cette dernière variable n'est pas directement dépendante des conditions nutritionnelles. Elle peut dépendre des conditions climatiques hivernales

(GILLET, 1980), ce qui ne permet pas d'avoir de relation à valeur générale. La diminution de digestibilité des limbes semble dépendre du taux de renouvellement des tissus. L'azote peut constituer un facteur favorable tant qu'il n'y a pas de compétition pour la lumière. En revanche, dans le cas contraire, l'effet peut être inverse.

D'une manière générale, à partir de la montaison, les caractéristiques de structure qui sont positivement liées à la biomasse produite (densité de tiges, poids de feuilles), concourent à une diminution accélérée de la digestibilité. On peut donc s'attendre, comme il a été montré pour la luzerne, à avoir une relation négative entre la biomasse et la digestibilité. L'estimation de la biomasse serait alors un moyen de prévoir, à une date donnée, les variations de digestibilité liées aux techniques culturales et au climat. Toutefois, des données complémentaires, peu fréquentes dans la littérature, sont nécessaires pour mieux étayer les interprétations réalisées.

Accepté pour publication, le 27 janvier 1995.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AUFRÈRE J. (1982) : «Etude de la prévision de la digestibilité des fourrages par une méthode enzymatique», *Ann. Zootech.*, 31 (2), 111-130.
- BEHAEGE T.J., CARLIER L.A. (1974) : «Influence of nitrogen levels on quality and yield of herbage under mowing and grazing conditions», *Vaxtodling*, 28, 52-65.
- BUXTON D.R., MARTEN G.C. (1989) : «Forage quality of plant parts of perennial grasses and relationship to phenology», *Crop Sci.*, 29, 429-435.
- CHESTNUTT D.M.B., MURDOCH J.C., HARRINGTON F.J., BINNIE R.C. (1977) : «The effect of cutting frequency and applied nitrogen on production and digestibility of perennial ryegrass», *J. of the Brit. Gras. Soc.*, 32, 177-183.
- DEINUM B., DIRVEN J. G. (1975) : «The effect of temperature on the digestibility of grasses», *An analysis. Forage Resh.*, 3, 1-17.
- DEMARQUILLY C. (1970) : «Influence de la fertilisation azotée sur la valeur alimentaire des fourrages verts», *Ann. Zootech.*, 19, 423-437.
- DEMARQUILLY C. (1989) : «The feeding value of forages», *Proc. XVIth Int. Grassl. Cong.*, Nice, 1817-1823.
- DURU M. (1989) : «Dynamique de tallage et type de talles au printemps. Cas du dactyle de prairies permanentes», *Fourrages*, (117) 17-28.
- DURU M. (1992) : «Diagnostic de la nutrition minérale de prairies permanentes au printemps. I Etablissement de références», *Agronomie*, 12, 219-233.
- DURU M. (1994) : «Mineral nutrition status botanical composition of pastures. II - Effect on herbage nitrogen content and digestibility», *Europ. J. of Agron.* (sous presse).
- DURU M., JUSTES E., LANGLET A., TIRILLY V. (1993) : «Comparaison des dynamiques d'apparition et de mortalité des organes de féruque élevée, dactyle et luzerne (feuilles, talles et tiges)», *Agronomie*, 13, 237-252.

- FLEURY P. (1994) : *Le diagnostic agronomique des végétations prairiales et son utilisation dans la gestion des exploitations agricoles. Typologies fondées sur les aptitudes des prairies à remplir des fonctions. Méthode et applications dans les Alpes du Nord*, thèse de Docteur en Sciences agronomiques, INP de Lorraine.
- GILLET M. (1980) : *Les graminées fourragères*, Gauthier-Villars ed., 306p.
- HUGUET L., GILLET M. (1974) : «The influence of nitrogen fertilizer and autumn management on the quality of green forage», *Vaxtodling*, 29, 100-110.
- LEMAIRE G. (1985) : *Cinétique de la croissance d'un peuplement de fétuque élevée (Festuca arundinacea) pendant l'hiver et le printemps. Effet des facteurs climatiques*, thèse de Doctorat d'état, Université de Caen.
- LEMAIRE G., GASTAL, F., SALETTE J. (1989a) : «Analysis of the effect of N nutrition on dry matter yield of a sward by reference to potential yield an optimum N content», *Proc. XVIth Int. Grassl. Cong.*, Nice, 1817-1823.
- LEMAIRE G., DURAND J.L., LILA M. (1989b) : «Effect of water deficit on the quality of lucerne», *Proc. XVIIth Int. Grassl. Cong.*, Nice, 839-840.
- MARTEN G.C. (1985) : «Factors influencing feeding value and effective utilization of forages for animal production», *XV^e Cong. Int. des Herbages*, Kyoto, Japon, 89-97.
- WILMAN D., DALY M. (1978) : «Nitrogen and Italian ryegrass. 4. Growth up to 14 weeks : proportion and digestibilities of cell wall, cellulose, hemicellulose and lignin», *J. of the Brit. Grassl. Soc.*, 33, 181-188.
- WILMAN D., DALY M., KOOCHEKI A., LWOGA A.B. (1977) : «The effect of interval between harvests and nitrogen application on the proportion and digestibility of cell wall, cellulose, hemicellulose and lignin and on the proportion of lignified tissue in leaf cross-section in two perennial ryegrass varieties», *J. of Agric. Sci.*, 89, 53-63.
- WILMAN D., MOHAMED A. (1980) : «Early spring and late autumn response to applied nitrogen in four grasses. 2. Leaf development», *J. Agric. Sci. Camb.*, 94, 443-453.

RÉSUMÉ

La digestibilité in vitro des gaines et des tiges, ainsi que de la partie verte des limbes de deux graminées (dactyle et fétuque élevée) est étudiée, avec et sans apport d'une fertilisation azotée, aux printemps 1990 et 1991. La digestibilité du dactyle est supérieure à celle de la fétuque élevée, tant pour les limbes que les gaines et les tiges. Jusqu'à la montaison, la digestibilité des limbes est peu différente de celle des gaines et des tiges. Par la suite, la digestibilité des limbes diminue plus lentement. L'apport d'azote se traduit par une digestibilité plus élevée en début de période, mais plus faible par la suite, surtout pour le dactyle.

Pour les limbes, les différences de digestibilité entre traitements azotés sont mises en relation avec la vitesse d'élaboration de leur biomasse (1990 et 1991) qui est un indicateur de la proportion de tissus jeunes. Lorsque le poids de limbe augmente, la diminution de la digestibilité est lente, voire nulle, alors qu'elle est rapide quand le poids de limbes est stable ou diminue. En 1990, la vitesse de diminution de la digestibilité des tiges croît avec la densité de talles reproductrices.

SUMMARY

Evolution of the in vitro digestibility of cocksfoot and of tall fescue in Spring

The in vitro digestibility of sheaths and stems, and also that of green blades, was studied in two grasses, cocksfoot and tall fescue, supplied or not with fertilizer nitrogen, in Spring 1990 and Spring 1991. The digestibility of cocksfoot was greater than that of tall fescue, both for green blades and for sheaths and stems. Up to stem elongation, there was little difference between digestibility of green blades and digestibility of sheaths and stems. Later on, the digestibility of blades decreases less quickly. An application of nitrogen fertilizer increased digestibility at the beginning of growth, but decreased it later on, particularly in cocksfoot

In blades, differences in digestibility between nitrogen supply treatments were related to their rate of biomass accumulation (1990 and 1991), itself an indicator of the proportion of young tissues. When the blade weight increased, digestibility decreased slowly or not at all, whereas when it remained stable or decreased, digestibility decreased faster. In 1990, it was shown that the rate of decrease in stem digestibility was related to the density of reproductive tillers.