

Evolution de la valeur nutritive de graminées prairiales au cours de leur cycle de développement

P. Carrère¹, L. da S. Pontes¹, D. Andueza², F. Louault¹, D. Rosseel¹, E. Taini¹, B. Pons¹, S. Toillon¹, J.-F. Soussana¹

La forte variabilité interspécifique et le décalage temporel de phénologie des espèces natives contribuent à la stabilité des performances agronomiques de la prairie permanente. L'évaluation de leurs performances est donc nécessaire pour promouvoir les prairies permanentes auprès des éleveurs.

RÉSUMÉ

L'évolution de la valeur nutritive de 12 espèces de graminées natives de prairies permanentes de moyenne montagne a été caractérisée au cours de 6 stades de leur 1^{er} cycle de développement. Elles ont été réparties en 3 groupes de précocité. Chez les espèces les plus précoces, la digestibilité est la plus élevée au stade végétatif mais chute le plus rapidement. Les espèces tardives ont une digestibilité plus faible en début de cycle mais plus constante et sont moins riches en matières azotées totales. Chez les graminées, le stade de développement est le principal facteur de variation ; la variabilité interspécifique affecte la composition chimique et la valeur nutritive. Ces résultats concordent bien avec les valeurs de référence des Tables INRA 2007 obtenues sur des variétés sélectionnées.

SUMMARY

Changes in the nutritive value of pasture grasses during their cycle of development

Plant nutritive value was assessed over the course of the phenological development (at 6 stages of the first development cycle) for 12 perennial grasses found in semi-natural upland grasslands. Three groups of species could be identified on the basis of the date at which unopened flower buds were observed. The earliest group (*Alopecurus pratensis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Festuca rubra*, *Poa pratensis*) showed high dry matter digestibility at the vegetative stage but then a rapid decline (- 0,4 g/kg⁰.day). The latest group (*Elytrigia repens*, *Lolium perenne* and *Phleum pratense*) showed a lower but more constant dry matter digestibility, along with low values of crude protein concentration. A third group (*Arrhenatherum elatius*, *Dactylis glomerata*, *Festuca arundinacea*, *Holcus lanatus* and *Trisetum flavescens*) showed intermediate characteristics.

Les états et les performances de la prairie permanente résultent de leur réponse aux facteurs environnementaux (climat, milieu) et aux facteurs de gestion (type et modalités d'exploitation). En région de moyenne montagne, la période entre le départ de la végétation et le développement reproducteur est très courte, 60 à 75% de la production annuelle s'effectuant lors du premier cycle de végétation. L'étude de la saisonnalité de la production des graminées demeure un point clef pour la compréhension du fonctionnement des prairies.

Les transformations morphologiques, physiologiques et chimiques, qui se réalisent au cours de la phénologie des graminées, vont entraîner une modification de la valeur nutritive et de la biomasse récoltable ou utilisable par l'animal à chaque stade de développement. BRUINENBERG *et al.* (2002) ont montré que la digestibilité des fourrages issus des prairies permanentes

était très variable et dépendait du type de prairie, de sa gestion, des facteurs du milieu, mais également des espèces végétales présentes et de leur stade de maturité. La digestibilité d'une espèce diminue au cours du développement de l'épi en raison des transformations morphologiques et biochimiques qui se traduisent par l'augmentation de la proportion de tiges dans la biomasse produite. Ces organes, riches en tissus de soutien, ont une digestibilité plus faible et qui diminue plus vite que celle des feuilles (DEMARQUILLY et JARRIGE, 1981).

LEMAIRE et SALETTE (1981) ont mesuré que, pour une espèce donnée, la variabilité interannuelle de la date d'atteinte d'un stade donné diminue au cours du cycle de développement. La date de démarrage de la végétation peut varier de 10-15 jours, celle du stade épi à 10 cm (lorsque l'ébauche florale est dans la gaine, à 10 cm au-dessus du sol) n'est que de 2-4 jours et celle de la date d'épiaison est inférieure à deux jours. **A l'échelle du**

AUTEURS

1 : INRA, UR874-UREP, 234, av. du Brézat, F-63100 Clermont-Ferrand ; pascal.carrere@clermont.inra.fr

2 : INRA, UR1213 - URH, Site de Theix, F-63122 Saint-Genès-Champanelle

MOTS CLÉS : Composition morphologique, digestibilité, évolution, fertilisation azotée, graminée, moyenne montagne, prairie permanente, valeur alimentaire, valeur azotée, variabilité interspécifique, variations saisonnières.

KEY-WORDS : Change in time, digestibility, grass, interspecific variability, medium highland, morphological composition, nitrogen fertilisation, nitrogen value, nutritive value, permanent pasture, seasonal variations.

RÉFÉRENCE DE L'ARTICLE : Carrère P., da S. Pontes L., Andueza D., Louault F., Rosseel D., Taini E., Pons B., Toillon S., Soussana J.-F. (2010) : Evolution de la valeur nutritive de graminées prairiales au cours de leur cycle de développement, *Fourrages*, 201, 27-35

couvert végétal, compte tenu de la variabilité intrapopulation et de la variabilité interspécifique, la détermination temporelle précise des stades de développement est beaucoup plus critique. Ainsi, sur une parcelle, il est fréquent de rencontrer, à une date donnée, des graminées précoces en cours d'épiaison et des graminées plus tardives encore végétatives (e.g. prairies à vulpin). Les différences de valeur nutritive entre espèces sont généralement importantes, d'une part pour des raisons liées à la nature propre des espèces, mais également du fait des décalages de stade de maturité. Pour une exploitation réalisée à un moment précis, la valeur nutritive du fourrage dépendra à la fois de la composition botanique du couvert végétal et du stade phénologique des espèces qui le composent.

Les itinéraires de gestion de la prairie (via la fertilisation ou les modes d'exploitation) constituent les outils qui **vont influencer les performances de ces couverts.** Par exemple, DURU (1997) a montré que la fertilité du milieu influence la valeur nutritive de la biomasse récoltée sur les prairies, car la flore est différente suivant la disponibilité en nutriments du milieu et que, même pour des compositions botaniques proches, le taux d'épiaison est sensiblement plus faible dans les milieux peu fertiles. En outre, si la digestibilité est plus élevée avant l'élongation des tiges pour les prairies "riches", elle diminue beaucoup plus rapidement que celle des prairies "pauvres" avec l'avancement des stades (DURU et al., 1998).

Afin de dissocier ce qui est de l'ordre de l'impact sur la composition floristique de la prairie de ce qui est des performances intrinsèques des espèces, une étude analytique a été mise en place (PONTES, 2006). L'objectif de cette étude était de comparer les performances agronomiques (PONTES et al., 2007a) de **graminées prairiales natives issues de prairies permanentes de moyenne montagne**, fauchées ou pâturées et de fertilité moyenne. Treize espèces de graminées natives ont été **cultivées en monoculture** et un cultivar de *Lolium perenne* a été intégré au dispositif à titre de comparaison. L'objectif de cet article est de **caractériser le développement phénologique de ces espèces et de mesurer la valeur nutritive** (composition chimique et digestibilité) **et la composition morphologique sur des plantes représentatives de chacun des stades** du cycle de développement de ces graminées. **Deux niveaux de fertilisation azotée** ont été comparés pour évaluer l'impact de la disponibilité en azote dans le sol sur le développement phénologique des espèces.

1. Matériel et méthodes

■ Caractéristiques du site et traitements expérimentaux

Le dispositif expérimental a été implanté sur le site du Domaine de l'INRA de Theix (Puy-de-Dôme) à 870 m d'altitude. La température moyenne annuelle est de 9°C, avec des variations des moyennes mensuelles allant de 2°C (janvier) à 17°C (août) ; les précipitations annuelles cumulées sont de 760 mm. La texture du sol est sablo-limoneuse (sable : 43%, limon : 36%, argile : 21%) avec une teneur en matière organique de 5,2% et un pH (H₂O) de 6 à 6,5.

En 2005, les 72 parcelles suivies pour cette étude n'ont subi aucune exploitation jusqu'à l'automne, afin de permettre à toutes les espèces d'atteindre leur plein développement reproducteur jusqu'à la dissémination des graines. Les deux niveaux de fertilisation azotée appliqués correspondent à des apports annuels de 120 (N-) et 360 (N+) kg N/ha.

■ Les espèces étudiées

Les 13 espèces étudiées et implantées sont parmi les espèces natives les plus fréquentes dans les prairies permanentes de moyenne montagne de fertilité moyenne fauchées et/ou pâturées (LOUAULT et al., 2005) : *Alopecurus pratensis* (vulpin des prés), *Anthoxanthum odoratum* (flouve odorante), *Arrhenatherum elatius* (avoine élevée, fromental), *Dactylis glomerata* (dactyle aggloméré), *Elytrigia repens* (chiendent), *Festuca arundinacea* (fétuque élevée), *Festuca rubra* (fétuque rouge), *Holcus lanatus* (houlloupe laineuse), *Lolium perenne* (ray-grass anglais), *Phleum pratense* (fléole des prés), *Poa pratensis* (pâturin des prés), *Poa trivialis* (pâturin commun) et *Trisetum flavescens* (avoine jaunâtre, trisetite). Les semences de chacune des espèces natives sélectionnées ont été récoltées manuellement durant l'été 2000 dans des parcelles connues (sites INRA de Redon, Theix et Laqueuille). Combiner ces trois dispositifs nous a permis d'intégrer dans les récoltes de graines une variabilité due soit à la nature des habitats (altitude de 900 à 1 000 m, sols bruns plus ou moins profonds à Theix et andosols à Laqueuille), soit à la fertilité des prairies (de modérée à forte), soit à la gestion dominante (intensité d'utilisation, pâturage ou fauche dominante). En 2001, les graines de ces espèces ont été semées en monoculture dans des placettes de 4,2 m², avec une densité de 600 graines/m², à l'exception de *A. pratensis*, *A. elatius*, *E. repens* et *F. rubra*, semées avec une densité deux fois plus faible. Dans cet article nous considérons **douze espèces de graminées** (*Poa trivialis* n'a pas été suivi car ses populations étaient en fort déclin) auxquelles s'ajoute **une variété** issue de la sélection, *Lolium perenne* cv. **Clerpin**, qui a été intégrée au dispositif à titre de témoin.

■ Détermination des stades de développement et de la composition morphologique

Un protocole a été mis en place, en 2005, pour identifier chacun des **six stades considérés** : végétatif, début montaison, fin montaison, épiaison, floraison et maturation. Le **passage du stade végétatif au stade montaison** a été déterminé en disséquant tous les deux jours 10 talles prises au hasard sur chaque parcelle, sur lesquelles on notait l'absence ou la présence d'une ébauche florale et, dans ce dernier cas, on en mesurait l'élongation. Le stade **début montaison** a été atteint lorsque l'ébauche florale est visible mais avec une élongation inférieure à 100 mm. Le stade **fin montaison** a été atteint lorsque l'élongation des entre-nœuds est supérieure à 100 mm. Ce seuil de 100 mm correspond au stade "épi à 10 cm", classiquement proposé comme indicateur de gestion. Lorsque la gaine de la dernière feuille a atteint sa longueur définitive et que l'inflorescence devient visible, on considère le stade **épiaison** atteint. Le stade **floraison** est caractérisé par un épi dont les étamines sont bien visibles. Le stade **maturation** se caractérise par la formation de graines (avec l'épi et la tige en cours de dessèchement).

À l'échelle du peuplement, un changement de stade phénologique est enregistré quand il y a en moyenne au moins 10 talles par mètre linéaire au nouveau stade ; sont notés alors pour chaque parcelle, la date en jour calendaire et en degrés jours (somme des températures moyennes positives depuis le 1^{er} mars) à laquelle le stade est atteint. Lorsqu'un stade était déclaré atteint sur une parcelle, 10 talles caractéristiques de ce stade ont été prélevées au hasard afin de constituer notre échantillon d'analyse.

La **composition morphologique** du couvert a été réalisée à partir du tri manuel des 10 talles constituant l'échantillon. Nous avons considéré *in fine* **quatre catégories** : les limbes et gaines verts (VV, **végétatif vert**), les tiges et épis verts (RV, **reproductif vert**), les limbes et gaines secs (VS, **végétatif sec**) et les tiges et épis secs (RS, **reproductif sec**). Les catégories résultant de ces tris ont été placées 48 h à 60°C puis pesées. La composition morphologique a été calculée en pourcentage, en rapportant la matière sèche d'une catégorie à la matière sèche totale de l'échantillon.

■ Analyse des échantillons

Les échantillons ont été séchés en étuve ventilée 48 h à 60°C, puis broyés avec une granulométrie de 1 mm. L'acquisition des spectres a été réalisée par réflectance sur un spectrophotomètre à monochromateur (FOSS-NIRSystems 6500, Silver Spring, MD, USA). **La valeur nutritive et la composition chimique de tous les échantillons** ont été estimées par la méthode NIRS, à partir des équations de prédiction obtenues en 2003 et 2004 sur le même dispositif. Cent quarante quatre échantillons ont été sélectionnés (PONTES *et al.*, 2007a) et analysés par les méthodes chimiques. Les résultats obtenus ont servi de base à la calibration des équations de prédiction. La digestibilité de la matière sèche (DMS) a été analysée par la méthode enzymatique pepsine-cellulase (AUFÈRE, 1982 ; AUFÈRE et DEMARQUILLY, 1989). La teneur en constituants pariétaux (NDF) ainsi que la teneur en lignocellulose (ADF) ont été dosées selon la méthode de VAN SOEST *et al.* (1991). Les matières azotées totales (MAT) ont été calculées à partir de la concentration en azote de la matière sèche, déterminée par la méthode Kjeldahl.

■ Analyse des données

Les variables analysées dans cette étude sont la digestibilité de la matière sèche (DMS), la matière azotée totale (MAT), la teneur en paroi (NDF) et en lignocellulose (ADF) et la composition morphologique. Les effets des facteurs espèce, niveau de l'apport azoté et stade de développement, ainsi que l'ensemble de leurs interactions ont été testés sur les indicateurs de la valeur nutritive (DMS, MAT), de la composition chimique (NDF et ADF) et de la composition morphologique par analyses de variance (ANOVA).

Le cultivar n'a pas été intégré dans les analyses de données. Il est intégré dans les figures et tableaux à titre de comparaison avec les valeurs des espèces natives.

2. Résultats

Pour toutes les variables analysées, **l'effet du stade de développement représente la plus grande source de variation** (de 63 à 94% de la variance totale expliquée, $p < 0,001$). En moyenne de toutes les espèces au cours du cycle de développement, la valeur nutritive diminue de - 321 et - 174 g/kg, pour la DMS et la MAT respectivement, alors que les teneurs en composants pariétaux augmentent (+ 117 et + 90 g/kg, pour NDF et ADF respectivement).

La variabilité entre espèces a expliqué entre 8,7 et 14,0% de la variance pour les variables de valeur nutritive et de composition chimique mais n'a que peu affecté la composition morphologique. Une différence de DMS de 174 g/kg a été constatée entre l'espèce la plus digestible (*A.*

odoratum) et la moins digestible (*F. rubra*). C'est pour *A. odoratum* que les plus faibles teneurs en composants pariétaux ont été mesurées (534 et 233 g/kg, pour NDF et ADF, respectivement), alors que *F. rubra* présente le plus fort NDF (617 g/kg). L'ADF le plus élevé a été mesuré chez *E. repens* (295 g/kg). Les espèces très digestibles, comme *L. perenne* (le cultivar et le natif) et *Ph. Pratense* ont montré, en moyenne, les plus faibles valeurs en MAT (environ 104 g/kg), spécialement pour le cultivar de ray-grass (93 g/kg). Une teneur deux fois plus forte a été mesurée chez *A. pratensis* (193 g/kg), l'espèce la plus riche en MAT.

Le niveau des apports azotés affecte significativement les variables testées mais n'explique qu'une très faible partie de la variance (au maximum 4,6% pour MAT). Une augmentation de la fertilisation (de 120 à 360 kg N/ha/an) entraîne un accroissement de la digestibilité (+ 24 g/kg), de la teneur en MAT (+ 29 g/kg) et du pourcentage de VV (+ 1%) et conduit à une diminution de la teneur en parois (- 15 g/kg) et de la teneur en lignocellulose (- 11 g/kg).

Des interactions significatives entre les facteurs étudiés ont été observées, mais elles expliquent généralement moins de 1% de la variance, à l'exception de l'interaction espèce - stade.

■ Trois groupes de précocité

Nous avons identifié **trois groupes de précocité** (tableau 1) en nous basant sur la date (en jour calendaire ou en degré jour, °j) du stade épiaison. Les espèces du groupe des **espèces précoces** (Gp ; ex. *A. pratensis*) ont en moyenne atteint le stade épiaison le 17 mai, alors que les autres espèces étaient encore au stade montaison. Les espèces du groupe des **espèces intermédiaires** (Gi) ou du groupe des **espèces tardives** (Gt) ont atteint le stade d'épiaison 15 ou 30 jours plus tard. Le stade épiaison a été atteint avec une différence de 223 °j entre Gp et Gi et de 242 °j entre Gi et Gt, soit un décalage de 465 °j entre le groupe le plus précoce et le plus tardif.

Les espèces les plus précoces (Gp) présentent la digestibilité la plus élevée au stade végétatif (figure 1a) mais également la dynamique de réduction de la digestibilité la plus rapide (- 0,4 g/kg/jour) au cours du cycle de développement. Pour la MAT, les trois groupes présentent des dynamiques similaires (figure 1b). Cependant le groupe Gp a toujours eu les plus fortes valeurs en MAT, au contraire de Gt où l'on observe les teneurs en MAT les plus faibles quel que soit le stade de développement considéré. Les teneurs en parois (NDF, figure 1c) pour les espèces précoces augmentent régulièrement jusqu'au stade de maturation alors que, pour les deux autres groupes, les valeurs maximales sont observées aux stades début d'épiaison (Gi) et floraison (Gt) puis diminuent légèrement avant d'atteindre le stade maturation. Des résultats similaires sont observés pour les teneurs en lignocellulose (ADF, figure 1d).

■ Variabilité interspécifique

Au stade végétatif, la digestibilité des espèces est élevée, souvent supérieure à 700 g/kg (figure 2). A ce stade, *A. odoratum*, *A. pratensis*, *H. lanatus* et *D. glomerata* font partie des espèces les plus digestibles (DMS > 800 g/kg). Les espèces *F. arundinacea* et *F. rubra* présentent une digestibilité nettement plus faible (inférieure à 700 g/kg) dès le début du premier cycle. Au cours du développement phénologique (figure 2), la digestibilité diminue entre les stades végétatif et

Stade	Stade végétatif* (VEG)	Début montaison (MON1)	Fin montaison (MON2)	Epiaison (EPI)	Floraison (FLO)	Maturation (MAT)
Gp : Espèces précoces : <i>Alopecurus pratensis, Anthoxanthum odoratum, Festuca rubra, Poa pratensis</i>						
(date)	10 avril	24 avril	2 mai	17 mai	25 mai	30 juin
(°.jour)	[8 avril-11 avril]	[13 avril-4 mai]	[25 avril-9 mai]	[10 mai-24 mai]	[16 mai-3 juin]	[24 juin-5 juillet]
	359	476	531	690	856	1 339
	[324 - 394]	[377 - 575]	[450 - 612]	[619 - 761]	[678 - 1034]	[1 239 - 1 439]
Gi : Espèces intermédiaires : <i>Dactylis glomerata, Festuca arundinacea, Holcus lanatus, Trisetum flavescens, Arrhenatherum elatius</i>						
(date)	1 mai	7 mai	16 mai	3 juin	18 juin	8 juillet
(°.jour)	[26 avril-6 mai]	[4 mai-9 mai]	[12 mai-20 mai]	[31 mai-6 juin]	[13 juin-23 juin]	[5 -11 juillet]
	525	6 198	676	913	1 089	1 478
	[460 - 590]	[611 - 627]	[635 - 717]	[873 - 953]	[1 018 - 1 160]	[1 438 - 1 518]
Gt : Espèces tardives : <i>Lolium perenne, L. p. cv Clerpin, Phleum pratense, Elytrigia repens</i>						
(date)	6 mai	17 mai	4 juin	20 juin	28 juin	25 juillet
(°.jour)	[3 mai-9 mai]	[11 mai-23 mai]	[31 mai-8 juin]	[17 juin-23 juin]	[27 juin-29 juin]	[20 -29 juillet]
	589	689	923	1 155	1 190	1 777
	[565 - 613]	[627 - 751]	[873 - 973]	[1 093 - 1 217]	[1 034 - 1 346]	[1 089 - 1 265]

* Pour le stade végétatif, la date donnée correspond à la date de prélèvement effectué pour caractériser le stade en termes de composition morphologique et de valeur nutritive.

TABLEAU 1 : Date moyenne (en jours calendaires ou en degrés jours, °.j) d'atteinte des stades de développement phénologique pour les 3 groupes de précocité d'espèces (extrêmes entre crochets).

TABLE 1 : Mean dates (Julian days or degree-days) of the stages of their phenological development in the three groups of earliness of pasture grasses (extremes between square brackets).

maturation, plus ou moins rapidement selon l'espèce : de - 178 g/kg pour *F. arundinacea* à - 434 g/kg pour *A. pratensis*. Si cette **baisse de digestibilité est assez régulière pour les espèces de Gp, pour les autres, elle est surtout marquée à partir du stade épiaison** (DMS < 650 g/kg), puis se ralentit jusqu'à la maturation. Pour la même période, la baisse de la digestibilité a été moins marquée chez les espèces tardives (557 à 479 g/kg, figure 2c). La digestibilité du *L. perenne* natif est très bonne au stade végétatif, mais elle chute très vite et de façon plus importante que son cultivar. Pour *Ph. pratense* elle est au contraire plus basse que chez les ray-grass au stade

végétatif, mais elle diminue moins vite et de façon moins forte que pour cette espèce.

Au stade végétatif, les espèces précoces sont nettement plus riches en matières azotées totales (MAT) que les espèces les plus tardives (environ + 50 g MAT/kg MS, figure 3), avec de très fortes valeurs chez *A. pratensis*. **Les différences interspécifiques ont été plus prononcées au stade végétatif** (entre 183 et 306 g MAT/kg) et se sont réduites pour devenir très faibles au stade maturation (entre 43 et 76 g MAT/kg). Les différences entre espèces de la vitesse de réduction de la MAT

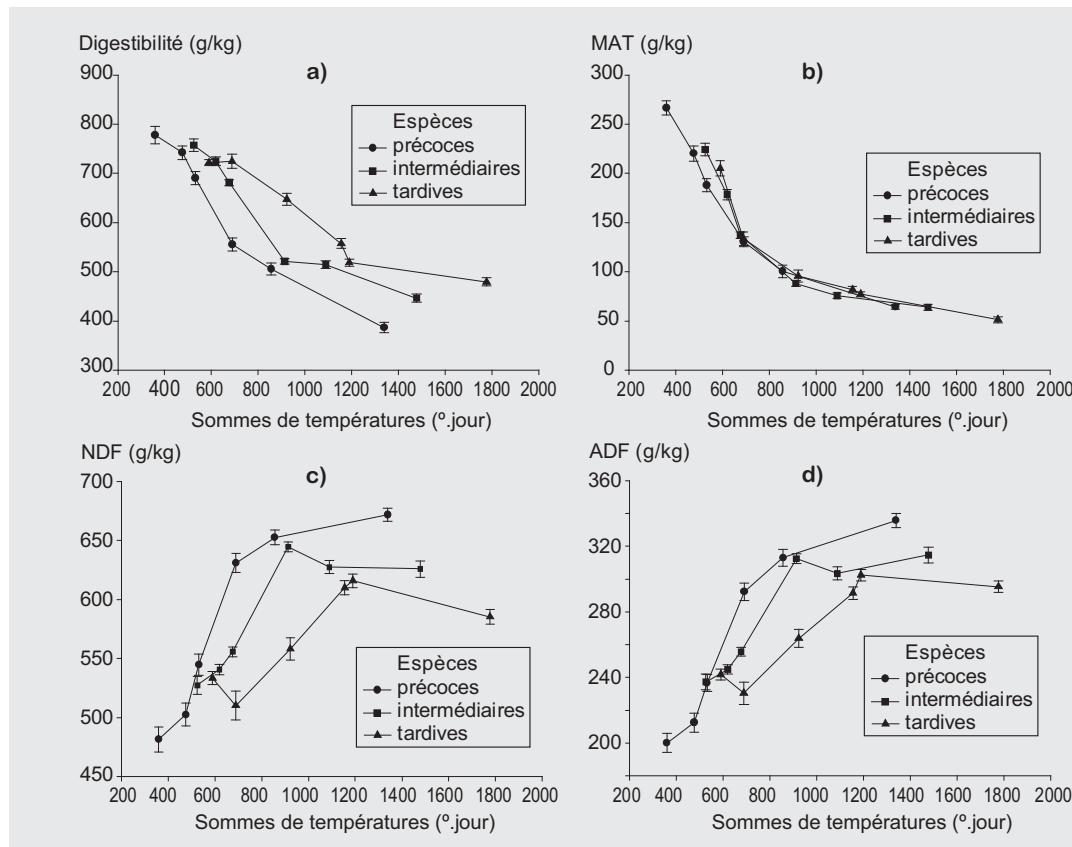


FIGURE 1 : Evolution de la valeur nutritive, a) digestibilité pepsine cellulase et b) MAT, et de la composition chimique, c) NDF et d) ADF, des 3 groupes de précocité au cours du 1^{er} cycle de développement en fonction des sommes de températures enregistrées depuis le 1^{er} mars.

FIGURE 1 : Dynamics of pepsine-cellulase digestibility (a), crude protein content (b), chemical composition, NDF (c) and ADF (d), for the 3 groups of earliness along the reproductive cycle, expressed as a function of the cumulated temperatures from 1st of March.

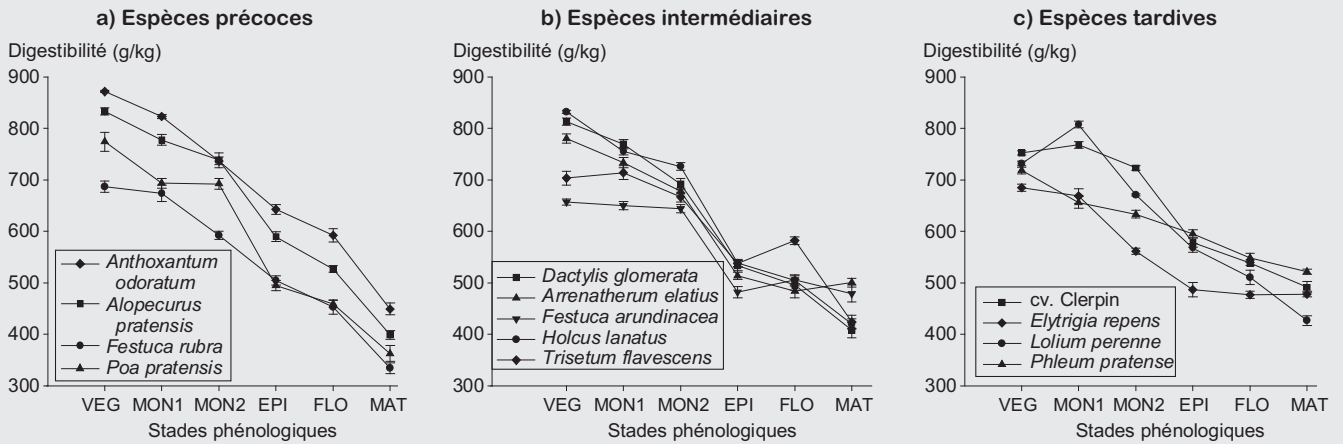


FIGURE 2 : Digestibilité à la pepsine-cellulase de la matière sèche des espèces par groupe de précocité selon les stades phénologiques (définis tableau 1)

FIGURE 2 : Pepsine cellulase digestibility of plant dry matter for each development stage (see table 1) for each species and each group of earliness.

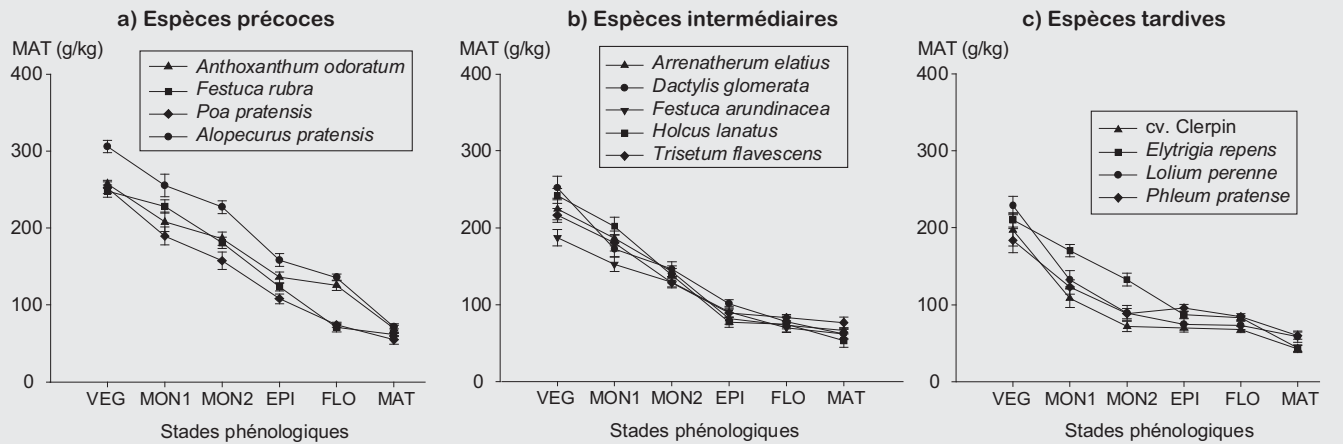


FIGURE 3 : Teneur en matières azotées totales (MAT) des espèces par groupe de précocité selon le stade phénologique.

FIGURE 3 : Dry matter crude protein content (MAT) for each development stage for each species and each group of earliness.

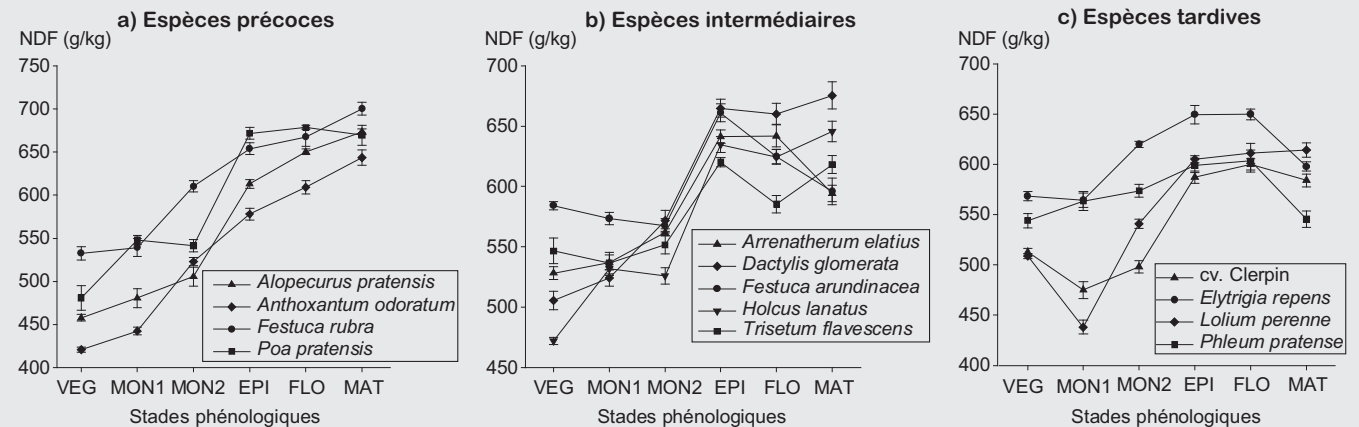


FIGURE 4 : Teneurs en constituants pariétaux (NDF) des espèces par groupe de précocité selon le stade phénologique.

FIGURE 4 : Neutral detergent fibre (NDF) in plant dry matter for each development stage for each species and each group of earliness.

Stade	Stade végétatif	Début montaison	Fin montaison	Epiaison	Floraison	Maturation	Ecart type
Végétatif vert (VV)							
- Moyenne	96	95	63	29	23	11	0,73
- Extrêmes	[90 (Dg) - 99 (Tf)]	[91 (Pp) - 98 (Lp)]	[45 (Php) - 79 (Ap)]	[19 (Lp) - 39 (Ao)]	[17 (Fr) - 31 (Ao)]	[0 (Pp) - 18 (Ao)]	
Reproductif vert (RV)							
- Moyenne	-	1,5	32	65	71	46	0,94
- Extrêmes	-	[0 (Er, Cl) - 5,6 (Pp)]	[15 (Ap) - 45 (Php)]	[54 (Ao) - 73 (Lp)]	[65 (Ao) - 80 (Fr)]	[0 (Pp) - 61 (Ao)]	
Végétatif sec (VS)							
- Moyenne	4	3,5	5	6	6	13	0,57
- Extrêmes	-	-	-	-	-	[5,3 (Ae) - 22 (Cl)]	
Reproductif sec (RS)							
- Moyenne	-	-	-	-	-	30	1,51
- Extrêmes	-	-	-	-	-	[13 (Ae) - 83 (Pp)]	

TABLEAU 2 : **Composition morphologique moyenne** (et écart type) **exprimée en pourcentage de la biomasse totale à chaque stade phénologique**. Les initiales des noms des espèces sur lesquelles les valeurs minimales et maximales ont été mesurées sont mentionnées entre parenthèses.

TABLE 2 : **Average morphological composition** (and standard error) **expressed as a percentage of the total above-ground plant biomass for each development stage**. The initial of the names of the species on which were measured the minimal and maximal value are given in brackets.

au cours du premier cycle sont cependant moins prononcées que les réductions en digestibilité (figure 3).

La teneur en parois (NDF) augmente assez fortement avec le développement des états reproducteurs (figure 4). L'augmentation de la teneur en NDF est particulièrement marquée entre le stade fin de montaison (MON2) et le stade épiaison pour la plupart des espèces (+ 76 g/kg en moyenne). Le même comportement a été constaté pour les teneurs en ADF (données non présentées), particulièrement chez les espèces inter-médiaires.

■ Composition morphologique

L'évolution de la composition morphologique de la biomasse au cours du premier cycle de développement est présentée au tableau 2. Au stade végétatif et au début de la montaison, la biomasse est très majoritairement composée de tissus végétatifs verts avec un rapport limbe/gaine variant de 1,3 (*E. repens*, *D. glomerata*, *F. arundinacea*) jusqu'à des valeurs supérieures à 2,0 (*A. pratensis*, cv. Clerpin, *P. pratensis*, *F. rubra*, *L. perenne*). La proportion de tissus végétatifs verts diminue progressivement au cours du premier cycle pour atteindre 11% au stade maturation. A l'inverse, la proportion de "reproductif vert" (tableau 2) augmente au cours du premier cycle de façon comparable pour toutes les graminées. Les tissus reproductifs verts représentent 1/3 de la biomasse aérienne à la fin de la montaison, pour culminer à plus de 70% à la floraison (avec une valeur maximale de 80% enregistrée pour *F. rubra*).

3. Discussion

■ Les conséquences de l'évolution phénologique

Le développement phénologique des graminées au cours du premier cycle de végétation s'accompagne de modifications morphologiques et physiologiques importantes au niveau de la plante. Au stade végétatif, les graminées sont essentiellement composées de feuilles, ont une forte teneur en azote, une proportion assez faible de composés pariétaux et présentent une

forte digestibilité. Au stade montaison, l'élongation progressive des entre-nœuds résulte de la production de tissus pariétaux qui agissent comme des tissus de soutien (hémicellulose, cellulose et lignine) et assure l'élongation de la gaine et de la tige de l'inflorescence. Cette modification chimique apparaît clairement dans les résultats des analyses de la teneur NDF et ADF des plantes (figure 1). En termes de composition morphologique, la part du reproducteur vert est également modifiée, passant de 1/3 de la biomasse en fin de montaison à 2/3 de la biomasse au stade épiaison (tableau 2). Cette augmentation de biomasse à forte teneur en carbone entraîne une dilution de l'azote, qui se traduit par une baisse du pourcentage d'azote dans la plante entière. Cette double modification de la proportion entre types de tissus (limbe - gaine) mais également du fait de différences de composition chimique de ces tissus (DURU *et al.*, 2000) se traduit au niveau de la plante entière par une baisse de la digestibilité. L'évolution de ces paramètres morphologiques et chimiques explique très largement **la baisse de la valeur nutritive enregistrée au cours de la montaison** (DEMARQUILLY et JARRIGE, 1981). Cette tendance s'accroît encore **avec l'apparition de l'épi** (stade épiaison) et le développement de la tige (tableau 2). **L'amplitude de ces évolutions est d'autant plus importante que le développement phénologique est concomitant d'une accumulation de biomasse.** DURU *et al.* (2008) ont clairement montré que la croissance elle-même entraîne une baisse de digestibilité. On ne peut donc pas écarter l'hypothèse que les différences entre groupes de précocité mesurées dans cette étude intègrent, en partie, les différences de croissance entre les espèces précoces et les espèces tardives. Quoi qu'il en soit, les résultats présentés sont en accord avec ceux reportés par SCHUBIGER *et al.* (2001) dans une étude sur la digestibilité de la matière organique de 10 espèces prairiales appartenant à différentes familles végétales.

A l'échelle de la communauté végétale, ce type de résultats est assez bien connu. Du stade végétatif au stade montaison, la digestibilité diminue mais assez faiblement car cette succession de stades n'implique que de relativement faibles modifications de composition morphologique (part de limbes et de gaines dans la biomasse) et très peu de modifications de la composition chimique. Alors que par la suite, à partir de la fin de la phase de montaison, l'effet cumulé des modifications de compositions morphologiques et

chimiques entraîne une variation rapide de la valeur nutritive. En effet, en fin de montaison, les tiges et les épis vont rapidement devenir le compartiment morphologique dominant (tableau 2). Ces organes contenant une proportion de tissus de soutien importante sont de moindre digestibilité que les limbes et voient surtout leur valeur nutritive diminuer plus rapidement que les gaines et les limbes (DEMARQUILLY et JARRIGUE, 1981 ; BRUINENBERG *et al.*, 2002). La digestibilité et donc la valeur nutritive totale de la plante diminuent assez fortement à mesure que le compartiment reproducteur se développe, du fait d'une accumulation de biomasse (DURU *et al.*, 2008), associée à un développement reproducteur et à un vieillissement des tissus.

■ Les variations interspécifiques

PONTES *et al.* (2007a) ont montré que le facteur "espèce" reste la principale source de variabilité de la digestibilité et de la teneur en matières azotées totales de la biomasse produite. La différence de précocité d'épiaison des espèces est un facteur bien connu de la variation de la valeur nutritive des fourrages (BRUINENBERG *et al.*, 2002). Les résultats présentés dans cet article montrent **de fortes différences de précocité entre espèces de graminées natives** (tableau 1). La gamme de variation mesurée est telle qu'au moment où certaines espèces épient, d'autres se trouvent encore au stade végétatif ou en début de montaison. Ainsi, au 10 mai 2005, *A. pratensis* a été notée au stade épiaison alors que *E. repens* et *L. perenne* étaient observées comme amorçant leur phase montaison. A l'échelle de la communauté végétale, le fait que la communauté soit composée d'espèces de précocités différentes peut se traduire par une plus grande stabilité de la valeur nutritive du couvert au cours du printemps. En effet, nos résultats soutiennent l'hypothèse d'une diminution de la valeur nutritive du fourrage au cours du temps moins rapide lorsque la composition botanique est diversifiée et la phénologie entre les espèces étalée sur une grande plage de temps. **Le décalage de phénologie des espèces dans les prairies permanentes doit être vu comme une propriété positive** de ces communautés **qui autorise une plus grande souplesse d'utilisation** de ces couverts.

Toutefois, ces décalages de précocité entre espèces peuvent entraîner **des confusions sur l'appréciation de la valeur intrinsèque des espèces fourragères** en prairie permanente. A titre d'exemple, *A. odoratum* présente une très bonne valeur nutritive au stade végétatif (figure 2a). Cette espèce est également donnée comme ayant une très forte digestibilité des limbes (AL HAJ KHALED *et al.*, 2006). Elle est cependant classiquement considérée dans le conseil agricole comme une "médiocre" fourragère (GNIS, 2008). Ce décalage peut s'interpréter comme une conséquence de sa précocité. En effet, à la date classique de mise à l'herbe (début mai) ou d'exploitation des prairies dans lesquelles cette espèce est présente, sa phénologie est déjà avancée : entre le stade fin montaison et le stade épiaison (date épiaison 10 mai). Sa valeur nutritive a déjà beaucoup baissé (DMS = 645 g/kg, PONTES *et al.*, 2007a) alors que la plupart des espèces compagnes sont encore au stade végétatif avec une digestibilité supérieure d'environ 100 g/kg. A cette date de mise à l'herbe, *A. odoratum* sera peu consommée par les animaux, d'où sa classification de "médiocre" fourragère.

Inversement, *F. arundinacea* présente une digestibilité relativement moyenne (figure 2b), alors qu'elle est classée comme une "bonne" fourragère (GNIS, 2008). *F. arundinacea*

est une graminée à grandes feuilles, avec des durées de vie longues, sa faible valeur nutritive étant imputable à sa forte teneur en composés pariétaux (NDF, figure 4b) et ce dès le stade végétatif. Cependant, si *F. arundinacea* est conduite à un bon niveau de fertilité avec un rythme d'exploitation adapté, elle est alors très productive d'où son classement en "bonne" fourragère. A noter également que dans notre étude, *F. arundinacea* a présenté une relative stabilité de sa digestibilité tout au long de son premier cycle de développement, car c'est l'espèce dont la digestibilité baisse le moins entre le stade végétatif et le stade maturation (figure 2b).

Les espèces précoces accusent une plus forte baisse de leur valeur de digestibilité entre les stades végétatifs et maturation (figure 1) **que les espèces plus tardives**. La forte proportion de tissus secs à la fin du premier cycle de végétation (42%, en moyenne) peut expliquer ces résultats, notamment pour *F. rubra* et *P. pratensis* (voir tableau 2). Un autre argument tient d'un moindre effet négatif de la température, qui favorise la transformation des glucides solubles en tissus pariétaux (DEMARQUILLY, 1982), pendant le cycle de développement. Ces espèces sont aussi considérées comme peu productives (PONTES *et al.*, 2007a) et, en conséquence, en accord avec le modèle de DURU *et al.* (2008), elles subissent un effet limité de réduction de la digestibilité induite par l'accroissement de biomasse. Cet élément peut être avancé comme un des éléments explicatifs de la plus grande stabilité enregistrée pour ce groupe. Toutefois, comme la teneur en azote varie en sens inverse de la production de matière sèche, **ces espèces présentent de fortes valeurs en MAT, notamment au stade végétatif** (266 g/kg, en moyenne), à l'inverse de ce qui a été mesuré sur le groupe des espèces tardives (205 g/kg, en moyenne, figure 3).

■ Effets de la fertilisation azotée

Nos résultats tendent à montrer qu'un fort niveau de fertilisation azotée (N+) entraîne **une légère augmentation de la digestibilité de la matière sèche** (+ 3%), qui peut être attribuée en partie à une réduction de la teneur en constituants pariétaux dans ce traitement. Inversement, nous n'avons pas montré d'effet de l'augmentation du niveau des apports d'azote sur la composition morphologique. Des effets significatifs ($p < 0,001$) sont observés **pour la teneur en matière azotée totale** qui augmente de + 21% dans le traitement recevant le plus d'azote.

Ces résultats permettent donc de soutenir l'hypothèse que des effets positifs de la fertilisation azotée sont imputables à une augmentation de la production (biomasse offerte) et à une plus forte teneur en matières azotées totales des fourrages ingérés par les animaux (DEMARQUILLY, 1970 ; SALETTE, 1982 ; BOVAL *et al.*, 2002). Cependant, même lorsqu'elles sont significatives, les interactions avec le niveau de fertilisation azotée sont très peu explicatives de la variance totale. Cela semble indiquer que **le niveau de l'apport d'azote a un effet similaire sur la valeur nutritive quel que soit le stade de développement ou les espèces considérées**.

■ Comparaison des résultats avec les tables de référence de l'INRA

Les données obtenues dans cette étude ont été comparées, pour quatre espèces natives, *D. glomerata*, *F. arundinacea*, *L. perenne*, *Ph. Pratense* et pour le cultivar de ray-grass (cv. Clerpin), avec celles fournies par les tables INRA (BAUMONT *et al.*, 2007) pour des variétés sélectionnées des

mêmes espèces. Une analyse de rang (Spearman Rank Correlation) montre que le rang des espèces à chaque stade est maintenu ($p < 0,001$). Une analyse en régression linéaire intégrant les valeurs par stade de développement, pour ces mêmes espèces, montre **une très bonne relation aussi bien pour la digestibilité** ($r^2 = 0,74$) **que pour la matière azotée totale** ($r^2 = 0,83$). Nos valeurs de digestibilité ont été quelquefois inférieures à celles indiquées par les mesures directes (*in vivo* ou enzymatique (chimique) pour la digestibilité), avec une différence maximale de 85 g/kg pour *L. perenne* au stade floraison. A l'inverse, nous avons estimé des valeurs de digestibilité légèrement supérieures pour l'espèce *Ph. pratense* (+ 12 g/kg, en moyenne), particulièrement à la fin du cycle de développement (+ 87 g/kg). La matière azotée totale mesurée a été généralement plus élevée que celle citée dans les tables INRA, surtout pour *L. perenne*. Ces différences peuvent en partie venir du fait que les valeurs de *L. perenne* natif ont été comparées avec celles de variétés plus précoces sélectionnées pour leur productivité. Pour la variété Clerpin, utilisée comme référence dans cette étude, les différences sont plutôt moindres que celles notées pour l'espèce native.

L'évolution des teneurs en constituants pariétaux, selon le stade de développement observé dans cette étude, concorde de façon satisfaisante avec celle des tables INRA (Spearman Rank Correlation ; $p < 0,001$, $r^2 = 0,83$ pour NDF et $p < 0,001$, $r^2 = 0,81$ pour ADF). Les écarts les plus importants ont été notés pour *L. perenne* (natif), *D. glomerata* et *F. arundinacea*, pour lesquels nous avons plutôt surestimé les valeurs de NDF (+ 14 g/kg). En revanche, pour *Ph. pratense* et cv. Clerpin, une sous estimation a été enregistrée à tous les stades (- 26 g/kg, en moyenne). Les valeurs d'ADF des tables de référence ont été supérieures (+ 32 g/kg, en moyenne) pour les quatre espèces comparées.

■ Pertinence de l'approche utilisée et conséquences agronomiques de ce type d'étude

Le cycle de développement des graminées prairiales que nous souhaitons étudier s'étale de début avril (départ en végétation) à fin juillet (maturation). L'analyse bibliographique nous a permis d'identifier les différents stades de développement sur la base du critère de la hauteur d'élongation de l'ébauche florale et de l'épi (GILLET, 1980 ; MOORE et al., 1991). Ces stades ont été retenus car leur caractérisation pouvait se baser sur la mesure objective d'un paramètre morphologique qui est la hauteur de l'ébauche florale ou de l'épi. Ainsi, les critères de passage du stade début montaison au stade fin montaison ont été déterminés sur un critère agronomique : le stade épi à 10 cm. Nos résultats montrent clairement que la température moyenne journalière est le facteur moteur du développement phénologique de ces espèces. Les conséquences pratiques qui en découlent confirment qu'**il est plus précis de caler les stades en fonction de la somme cumulée des degrés jours** plutôt qu'avec des dates calendaires. Une des priorités de notre étude était donc la précision de la détermination des stades phénologiques.

L'étude analytique menée repose sur un schéma expérimental composé de 12 espèces (+ 1 cultivar), 2 niveaux d'azote, 6 stades et 3 répétitions pour chaque modalité. Nous avons récolté 468 échantillons, qu'il n'aurait pas été possible d'analyser de façon exhaustive *via* des approches classiques d'analyse chimique (mesure de la digestibilité par pepsine cellulase, dosage de la teneur en paroi *via* NDF et ADF, dosage de la teneur en azote *via* la méthode Kjeldahl). Le

développement d'équations de calibrations pour les paramètres d'estimation de la valeur nutritive (Digestibilité MS, NDF, ADF, MAT) en utilisant la spectrophotométrie dans le proche infrarouge (SPIR) a permis d'obtenir des résultats fiables rapidement. De plus, la comparaison des données estimées avec celles citées dans les tables INRA réalisée dans cette étude **confirme la pertinence de l'approche SPIR**, en la validant sur des espèces nouvelles et peu décrites.

Une des limites de notre démarche vient du fait que les espèces étudiées ont été cultivées "en pur". Il est probable que les mêmes espèces poussant en communauté plurispécifique, c'est-à-dire dans des conditions plus proches de leur milieu d'origine, présenteraient des valeurs nutritives différentes. En effet, il a été montré (AL HAJ KHALED et al., 2006 ; PONTES et al., 2007b) que la valeur nutritive des graminées est liée à la valeur de caractères morphologiques et chimiques (traits), ces caractères étant eux-mêmes modifiés par les adaptations liées aux interactions entre les espèces, comme la compétition et/ou la facilitation. Les résultats issus de notre étude constituent donc une référence, avec l'objectif de fournir des éléments d'évaluation objectifs de la valeur nutritive intrinsèque des espèces natives. En montrant que **les espèces natives peuvent avoir une valeur nutritive forte lorsqu'elles sont exploitées au bon stade**, nous espérons contribuer à promouvoir l'utilisation des prairies permanentes dans les systèmes d'élevage.

Conclusions

Cette étude permet de compléter les références actuelles, en les enrichissant pour des espèces natives encore peu décrites. Les résultats présentés dans cette étude concordent bien avec les valeurs de référence données par les tables INRA. Nous confirmons que chez les graminées, le stade de développement est le principal facteur de variation de la composition morphologique, de la composition chimique et *in fine* de la valeur nutritive, les deux dernières variables étant très largement affectées par la variabilité interspécifique.

Les espèces de graminées natives étudiées peuvent être classées en trois groupes de précocité en se basant sur leur date de début d'épiaison. Des écarts importants entre ces groupes ont été révélés, notamment pour la digestibilité et la teneur en constituants pariétaux. Ces décalages temporels de phénologie des espèces peuvent s'avérer être un élément de souplesse de la gestion et constituent en ce sens un important avantage dans les prairies permanentes.

Notre étude montre également que des espèces de graminées natives, couramment classées comme "moyennes" ou même "médiocres" fourragères, peuvent être très riches en protéines (*A. pratensis*) et peuvent être très digestibles à des stades précoces (*A. odoratum*). En effet, la plupart des espèces natives étudiées ont présenté une valeur nutritive similaire ou même supérieure, notamment pour la matière azotée totale, à celle estimée pour le cultivar de *Lolium perenne*. Pour affiner l'intérêt agronomique de telles espèces, des travaux complémentaires doivent être entrepris pour estimer leur valeur alimentaire en caractérisant leur ingestibilité, leur valeur azotée ou la teneur en composés spécifiques. De plus, dans une volonté d'intégration à la prairie permanente, des références sur légumineuses et espèces compagnes majeures devront être acquises.

Accepté pour publication,
le 30 juillet 2009.

Remerciements

Nous tenons à remercier l'équipe RAPA (M. JESTIN, J. JAMOT, M. DUDILIEU et J. AUFRÈRE) pour leur aide dans les analyses chimiques et l'analyse SPIR. Merci à J.M. BLOOR et A. FARRUGGIA pour leur relecture amicale et constructive. Ce travail est extrait de la thèse de Laise da SILVEIRA PONTES et a bénéficié du financement des Départements EA et EFPA de l'INRA.

- SALETTE J. (1982) : "The role of fertilizers in improving herbage quality and optimization of its utilization. In Optimizing yields - The role of fertilizers", Proc. 12th Congr. Int. Potash Institute, Bern, 117-144.
- SCHUBIGER F.X., LEHMANN J., DACCORD R., ARRIGO Y., JEANGROS B., SCEHOVIC J. (2001) : "Valeur nutritive des plantes des prairies. 5. Digestibilité de la matière organique", Revue Suisse Agricole, 33, 6, 275-279.
- VAN SOEST P.J., ROBERTSON J.B., LEWIS B.A. (1991) : "Methods for dietary fiber, neutral detergent fiber and non starch polysaccharides in relation to animal nutrition", J. Dairy Sci., 74, 3583-3597.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- 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 Ecology Management, 59, 648-654.
- AUFRÈRE J. (1982) : "Étude de la digestibilité des fourrages par une méthode enzymatique", Annales de Zootechnie, 31, 111-130.
- AUFRÈRE J., DEMARQUILLY C. (1989) : "Predicting organic matter digestibility of forage by two pepsin-cellulase methods", Proc. 16th Int. Grassland Congr., Nice, France, vol. 2, 877-878.
- BAUMONT R., DULPHY J.P., SAUVANT D., TRAN G., MESCH F., AUFRÈRE J., PEYRAUD J.L., CHAMPICIAUX P. (2007) : "Les tables de valeur des aliments", Alimentation des bovins, ovins et caprins. Besoins des animaux - Valeur des aliments, éd. Quae, 181-275.
- BOVAL M., CRUZ P., LEDET J.E., COPPRY O., ARCHIMEDE H. (2002) : "Effect of nitrogen on intake and digestibility of a tropical grass grazed by Creole heifers", J. Agric. Sci., 138, 73-84.
- BRUINENBERG M.H., VALK H., KOREVAAR H., STRUIK P.C. (2002) : "Factors affecting digestibility of temperate forages from semi-natural grasslands: a review", Grass and Forage Sci., 57, 292-301.
- DEMARQUILLY C. (1970) : "Influence de la fertilisation azotée sur la valeur alimentaire des fourrages verts", Annales de Zootechnie, 19, 423-437.
- DEMARQUILLY C. (1982) : Influence des facteurs climatiques sur la composition et la valeur nutritive de l'herbe. Actions du climat sur l'animal au pâturage, éd. INRA Publ., 15 p.
- DEMARQUILLY C., JARRIGE R. (1981) : Prévion de la valeur nutritive des aliments des ruminants, Demarquilly C. éd., 41-60.
- DURU M. (1997) : "Leaf and stem *in vitro* digestibility for grasses and dicotyledons of meadow plant communities in spring", J. Sci. of Food and Agriculture, 74, 175-185.
- DURU M., BALENT G., GIBON A., MAGDA D., THÉAU J.P., CRUZ P., JOUANY C. (1998) : "Fonctionnement et dynamique des prairies permanentes. Exemple des Pyrénées Centrales", Fourrages, 153, 97-113.
- DURU M., DELPRAT V., FABRE C., FEULLERAC 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. Sci. of Food and Agriculture, 80, 33-42.
- DURU M., CRUZ P., THEAU J.P. (2008) : "Un modèle générique de digestibilité des graminées des prairies semées et permanentes pour raisonner les pratiques agricoles", Fourrages, 193, 79-102.
- GILLET M. (1980) : Les graminées fourragères, Bordas, Paris, 306 p.
- GNIS (2008) : Fiches diagnostic et rénovation des prairies : <http://www.gnis-pedagogie.org/pages/prairies.htm>
- LEMAIRE G., SALETTE J. (1981) : "Conséquences du rythme de croissance de l'herbe sur la conduite du pâturage au printemps. Possibilités de prévisions", Fourrages, 85, 23-37.
- LOUAULT F., PILLAR, V. D., AUFRÈRE, J., GARNIER, E., SOUSSANA, J. F. (2005) : "Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland", J. Vegetation Sci., 16, 151-160.
- MOORE K.J., MOSER L.E., VOGEL K.P., WALLER S.S., JOHNSON B.E., PEDERSEN J.F. (1991) : "Describing and quantifying growth stages of perennial forage grasses", Agronomy J., 83, 1073-1077.
- PONTES L. S. (2006) : Diversité fonctionnelle des graminées prairiales : conséquences pour la productivité et pour la valeur nutritive, thèse, Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand, France.
- PONTES L.S., CARRÈRE P., ANDUEZA D., LOUAULT F., SOUSSANA J.F. (2007A) : "Seasonal productivity and nutritive value of native temperate grasses. Responses to cutting frequency and N supply", Grass and Forage Sci., 62, 485-496.
- PONTES L.D.S., SOUSSANA J. F., LOUAULT F., ANDUEZA D., CARRÈRE P. (2007B) : "Leaf traits affect the above-ground productivity and quality of pasture grasses", Functional Ecology, 21, 844-853.

