

Physiologie de la croissance de l'herbe : applications au pâturage

G. Lemaire

Les développements de la recherche agronomique ces dix dernières années ont permis d'établir des modèles de croissance de la biomasse élaborée par un couvert végétal. Il s'agit en général de modèles basés sur l'analyse des phénomènes de bio-conversion de l'énergie solaire interceptée par le couvert végétal (MONTEITH, 1972 ; VARLET-GRANCHER, 1982 ; GOSSE et al., 1984).

Cette approche permet, à partir de la connaissance de paramètres climatiques classiques (rayonnement solaire et température de l'air), de prévoir la quantité de biomasse élaborée par unité de surface pour une période donnée. Moyennant quelques hypothèses, mêmes grossières, sur la répartition des assimilats entre parties aériennes et parties souterraines on peut arriver à prévoir avec une assez bonne approximation la production de biomasse aérienne de prairies fauchées (LEMAIRE et al., 1984) ou pâturées (JOHNSON et PARSONS, 1985 ; LATINGA, 1985).

Cependant, l'application stricte de cette approche ne permet d'estimer que la production primaire. Cette dernière n'est représentative de la production récoltable que dans la mesure où les retours au sol des organes sénescents ne sont pas trop importants. En effet, on peut obtenir des productivités récoltables (en kg de matière sèche (M.S.) élaborée par hectare et par jour) très différentes selon le

MOTS CLÉS

Comportement alimentaire, croissance, Grande-Bretagne, hauteur d'herbe, ingestion, modèle de croissance, morphogénèse, pâturage, sénescence, structure du peuplement, surface foliaire, tallage.

KEY-WORDS

Feeding behaviour, grazing, Great-Britain, growth, growth model, intake, leaf area, morphogenesis, plant population structure, senescence, sward surface height, tillering.

AUTEUR

I.N.R.A., Station d'Ecophysiologie des Plantes Fourragères, F 86600 Lusignan.

mode d'exploitation de l'herbe. Dans le cas du pâturage, la productivité récoltable est mesurée par le taux d'ingestion : kg M.S. ingérée par hectare par jour ; cette variable est déterminée par des paramètres liés à la fois à la végétation (quantité et qualité) et à l'animal (type d'animaux, chargement, comportement alimentaire). Ces deux ensembles de paramètres sont en interaction l'un avec l'autre : il est essentiel de remarquer que le sens des interactions est modifié par la conduite du pâturage.

Les travaux récents réalisés en Grande-Bretagne (HODGSON, 1981 ; GRANT et al., 1983) ont permis de comprendre ces interactions grâce à des études détaillées des composantes de la croissance de l'herbe au pâturage d'une part et des composantes de la quantité ingérée d'autre part.

Une représentation schématique des relations herbe-animal au pâturage

Nous avons repris et adapté le schéma de HODGSON (1985a) représentant les relations herbe-animal au pâturage. Dans ce schéma très global (figure 1) on peut distinguer des *variables de flux* et des *variables d'état*. Les variables de flux représentent les transferts d'énergie et d'éléments minéraux à travers le système. L'énergie lumineuse d'origine solaire est transformée en matière organique par la photosynthèse du couvert végétal. Des modèles d'interception du rayonnement et d'efficacité de conversion peuvent permettre de rendre compte du flux d'entrée. Les variables d'état sont celles qui conditionnent l'intensité des divers flux.

Certaines de ces variables d'état sont caractéristiques :

— *du milieu* : la température et l'état hydrique conditionnent l'efficacité de conversion de l'énergie solaire en énergie biochimique ;

— *du couvert végétal* : le développement de l'appareil foliaire ainsi que sa structure déterminent l'efficacité d'interception de l'énergie solaire incidente ; ces mêmes variables conditionnent également les quantités ingérables par animal ;

— *du troupeau* : le chargement et le mode de conduite déterminent directement les quantités ingérées par hectare.

Ces variables peuvent être considérées comme des données de base du système. Les interactions entre les *variables d'état* des différents compartiments du système engendrent un deuxième type de variables dites *variables d'interaction* : la composition morphologique et botanique ainsi que la qualité du bol alimentaire (matière sèche ingérée) dépendent à la fois de la structure du couvert végétal (quantités offertes, hauteur et densité de végétation, etc.), du niveau de charge-

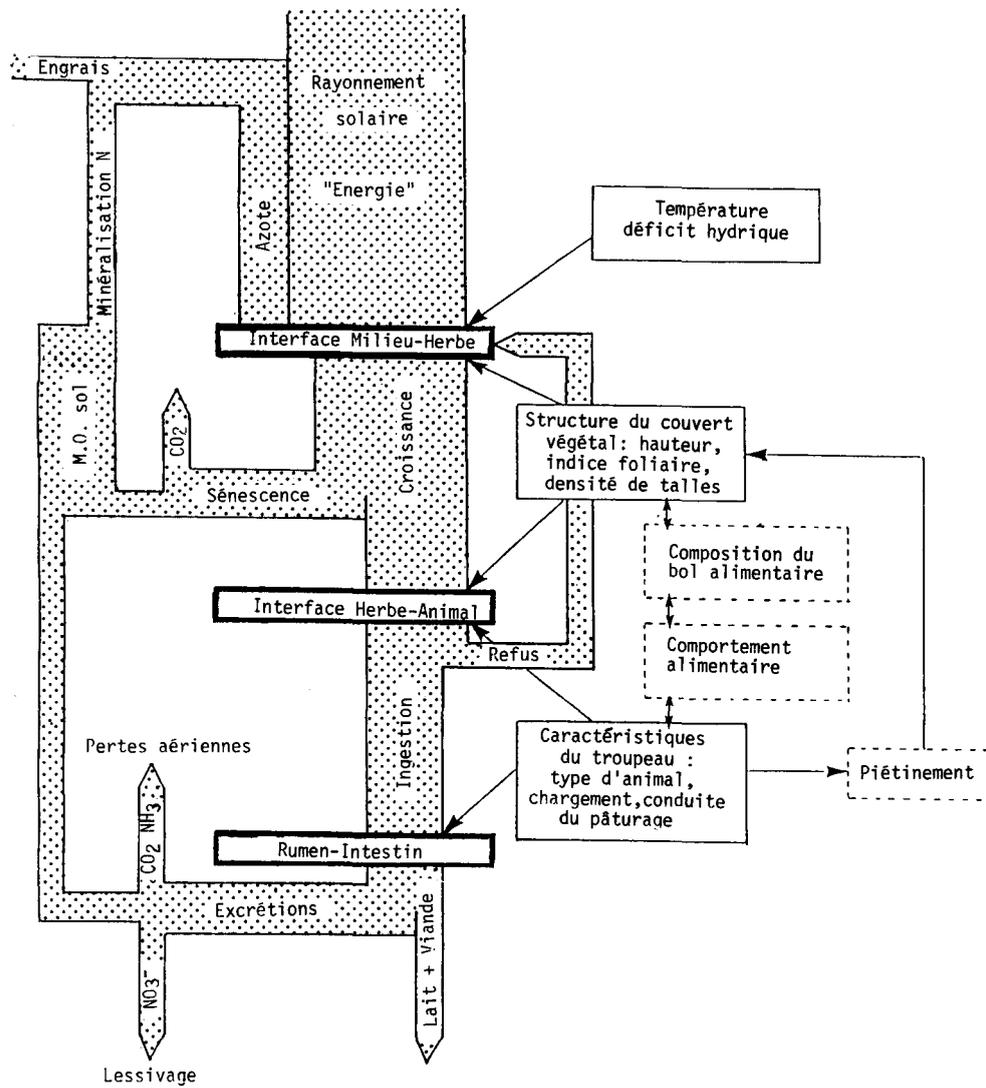


FIGURE 1 : Schéma des relations herbe x animal au pâturage

FIGURE 1 : Diagram of sward x animal interactions in grazing

-  Variables de flux, flux variables
-  Variables d'état, static variables
-  Interactions, interactions

ment et du type d'animal. Cette variable intermédiaire est indispensable à analyser car elle agit à la fois sur les quantités ingérées et sur l'efficacité de transformation de la matière organique en production animale. Les actions spécifiques de cette variable intermédiaire peuvent être d'un sens opposé à celui des variables caractéristiques d'état de « l'herbe » ou de « l'animal ». Il en est de même pour le groupe des variables « piétinements, souillures et refus ». Cet ensemble résulte des *variables d'état caractéristiques de l'herbe et du troupeau* et agit directement sur l'intensité des *flux de croissance et de sénescence* de l'herbe.

Cette représentation schématique des relations herbe-animal permet de dégager des sous-ensembles cohérents sur lesquels on peut effectuer une analyse plus précise des mécanismes en jeu.

Un premier sous-ensemble à considérer est celui centré autour de l'interaction milieu-couvert végétal. Dans ce sous-ensemble les deux *variables de flux* à mesurer sont la croissance et la sénescence de l'herbe ; les *variables d'état* à analyser sont celles relatives au milieu et au couvert végétal. On doit répondre à la question : « *pour un état du milieu donné, comment les variables d'état relatives au couvert végétal modifient-elles les flux de croissance et de sénescence ?* »

Un deuxième sous-ensemble d'étude peut être centré sur l'interaction herbe-animal. Dans ce second sous-système les *variables de flux* à mesurer sont les quantités ingérées et la production animale ; les *variables d'état* sur lesquelles on peut expérimenter sont soit celles relatives au troupeau, soit celles relatives au couvert végétal. Comme l'a démontré HODGSON (1985a), si l'on choisit la première alternative, c'est à dire si l'on fixe a priori les valeurs des variables d'état du troupeau (chargement), les variables d'état concernant le couvert végétal ne sont plus maîtrisées et il est difficile de relier directement la production animale à la croissance en matière sèche du couvert végétal. En revanche, si l'on choisit la deuxième alternative qui consiste à maintenir les variables d'état du couvert végétal à des niveaux déterminés, les deux sous-ensembles peuvent être étudiés simultanément avec cohérence et possibilité d'interprétation sans risque de confusion entre les effets des différentes variables d'état sur les flux observés. Il s'agit là d'un renversement complet de la démarche classique des « essais pâturage » où le chargement (ou des variables plus complexes qui lui sont liées comme la pression de pâturage) était fixé a priori en début d'expérimentation. Le chargement ainsi que les productions animales qui lui sont liées doivent être considérées comme les produits terminaux de l'expérimentation. Le groupe de variables qui apparaît au centre des mécanismes d'explication de toutes les interactions est celui qui concerne l'état du peuplement végétal ainsi que l'ont montré de nombreux travaux : AROSTEGUY et al., 1983 ; BIRCHAM et HODGSON, 1983 ; GRANT et al., 1983 ; PARSONS et al., 1983.

La démarche consiste donc à se donner les moyens d'obtenir une réponse à ces deux questions :

— dans des conditions données de milieu (température, rayonnement, alimentation hydrique et nutrition azotée) quel est l'état du peuplement végétal qui permet d'optimiser le bilan croissance-sénescence, et par conséquent la quantité d'herbe (M.S.) ingérable ?

— dans ces mêmes conditions, quel est le chargement qui permet à la fois l'ingestion du maximum de matière sèche produite et le maintien de l'état du peuplement végétal à l'optimum ?

La définition de *l'état optimum du couvert végétal* prend ici tout son intérêt. Il s'agit de maintenir un niveau d'indice foliaire (surface de feuille par unité de surface de sol) et une structure du peuplement (angle moyen des feuilles, densité de talle) qui permettent le maximum d'interception de l'énergie lumineuse incidente tout en minimisant les pertes de matière sèche par sénescence des feuilles.

Dans un milieu à grande amplitude de variations (interannuel, intersaison, etc...), le chargement optimum est lui-même très variable alors que l'état optimum du peuplement végétal reste relativement identique. La détermination de cet état optimum est donc nécessaire pour l'interprétation des résultats d'essais conduits à différents niveaux de chargement.

Enfin, hors du cadre de cette note, un troisième sous-ensemble pourrait être considéré, qui concerne le recyclage des éléments minéraux. Ce point est essentiel à aborder si l'on veut interpréter l'effet de la fertilisation azotée au pâturage, mais pour l'étudier il est nécessaire de prendre en compte des modèles beaucoup plus complexes incluant des variables spécifiques du sol et du climat et qui sortent du cadre de cette première approche.

Modèles de croissance de l'herbe

Production primaire

Selon les travaux de MONTEITH (1972), VARLET-GRANCHER (1982) et GOSSE et al. (1984), le flux d'énergie incorporé dans un couvert végétal sous forme de matière organique est la résultante de deux processus :

- l'interception du rayonnement solaire par les surfaces photosynthétiques ;
- l'efficacité biologique de conversion de l'énergie lumineuse en matière organique (bilan de la photosynthèse et de la respiration).

Si l'on ne s'intéresse qu'aux seules parties aériennes de la plante, il est nécessaire de prendre en compte un coefficient de répartition des assimilats entre parties aériennes et parties souterraines.

Si l'on intègre ces trois types de phénomènes, on peut relier directement l'accumulation de biomasse aérienne d'un couvert végétal à la quantité de rayonnement visible intercepté par ce même couvert végétal (figure 2).

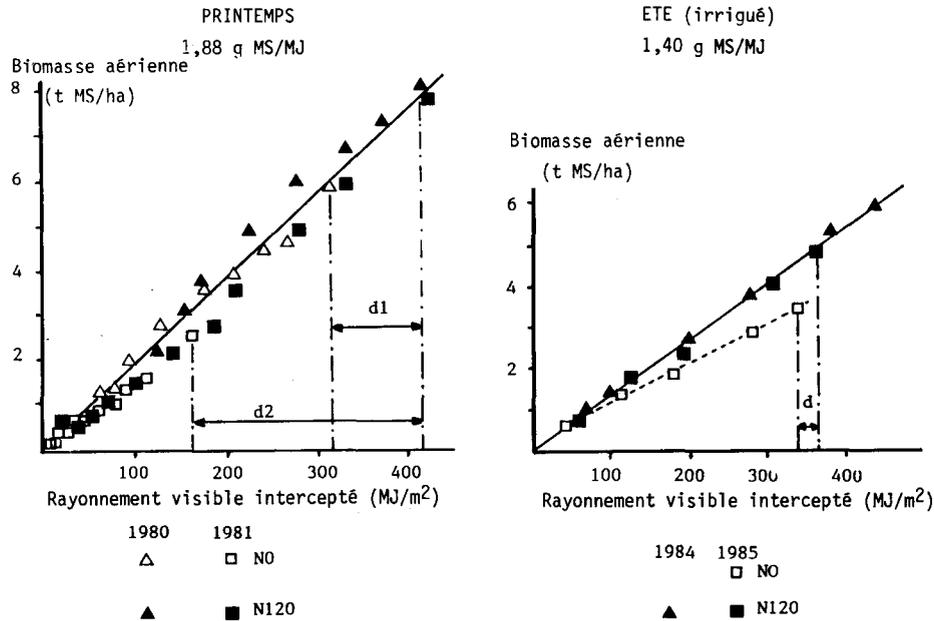


FIGURE 2 : Relation entre l'accroissement de biomasse aérienne et la quantité de rayonnement intercepté par un peuplement de fétuque élevée

FIGURE 2 : Relationship between aerial biomass accumulation and quantity of intercepted active radiation by a tall fescue sward

L'élément déterminant la quantité de rayonnement intercepté par la prairie est son *indice foliaire* (figure 3). Les variations d'interception pour un même indice foliaire peuvent être dues à la saison (hauteur moyenne du soleil) et à la structure du peuplement, notamment l'angle moyen des feuilles. Dans un couvert pâturé où le port de la plante peut devenir plus prostré, l'efficacité d'interception du rayonnement incident devrait être légèrement plus élevée pour les faibles indices foliaires. A partir d'un indice foliaire de 3 le couvert végétal intercepte déjà environ 80 % du rayonnement visible incident.

Il est intéressant de noter que l'effet de l'azote au printemps s'explique en totalité par une différence d'interception du rayonnement du fait d'une différence de cinétique de développement de l'indice foliaire. En été, les différences observées entre doses d'azote sont en partie attribuables à des différences d'efficacité photo-

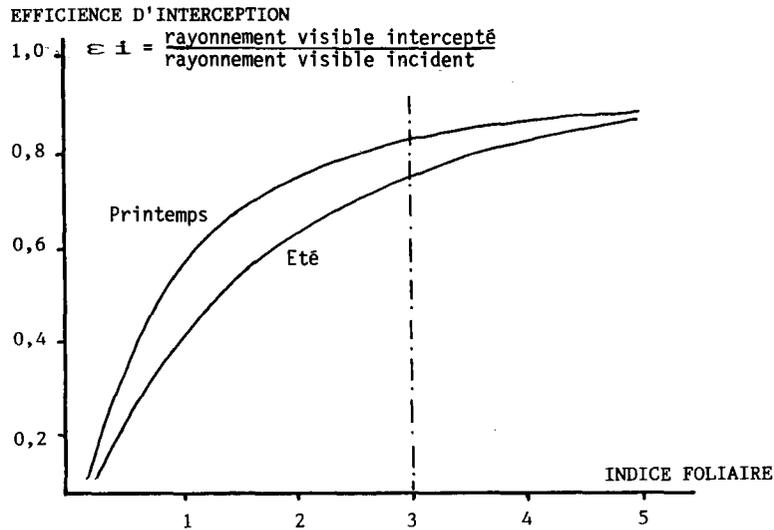


FIGURE 3 : Evolution de l'efficacité d'interception du rayonnement visible par un peuplement de graminées en fonction de l'indice foliaire (LEMAIRE et al., 1984).

FIGURE 3 : Evolution of interception efficiency by a grass sward in relation to L.A.I. (LEMAIRE, et al., 1984).

synthétique et à des différences de répartition des assimilats entre parties aérienne et souterraine (LEMAIRE et al., 1986).

Il apparaît donc que la variable d'état déterminante du couvert végétal est l'indice foliaire et que, en mesurant cette variable, il est possible d'estimer assez globalement le flux de transformation de l'énergie solaire incidente en biomasse aérienne.

Production récoltable

Les travaux de HODGSON et al., 1981, ont permis de préciser les liaisons entre l'indice foliaire d'un couvert végétal pâturé et les variables de flux : « croissance et sénescence ». Le flux de croissance est directement lié à la photosynthèse du couvert végétal qui dépend de la quantité de lumière interceptée. La figure 4 montre la liaison entre la photosynthèse nette du couvert végétal et l'indice foliaire (GRANT et KING, 1983) pour une prairie pâturée en continu et pour une prairie pâturée en système de rotation. Les auteurs constatent :

— qu'en présence des animaux il y a un écart systématique en faveur du pâturage continu quel que soit l'indice foliaire ; ceci a été interprété comme un effet négatif dû au piétinement et aux souillures de l'herbe occasionnés par les forts chargements instantanés en pâturage rationné ;

— qu'après la sortie des animaux l'activité photosynthétique de la prairie conduite en rotation rejoint progressivement celle du pâturage continu à indice foliaire équivalent. Les différences entre les deux systèmes à faible indice foliaire sont attribuables selon les auteurs au port plus horizontal des feuilles et à la densité de talle plus importante dans le cas du pâturage continu, ce qui conduit à une meilleure efficacité de l'interception du rayonnement.

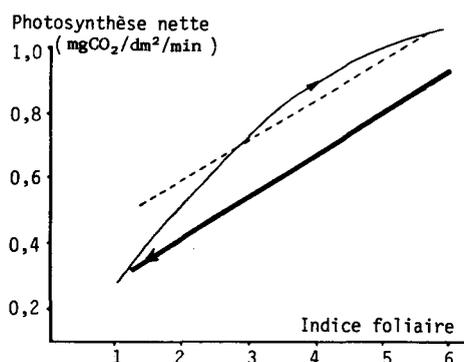


Figure 4

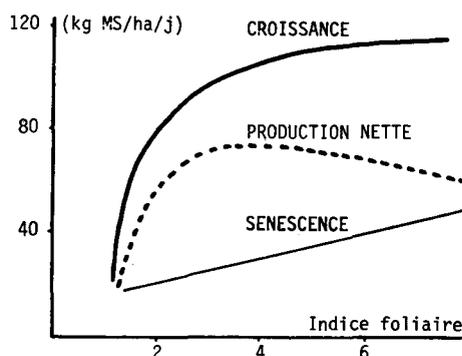


Figure 5

FIGURE 4 : Evolution de la photosynthèse nette du couvert végétal en fonction de l'indice foliaire (GRANT et KING, 1983).

FIGURE 4 : Evolution of net canopy photosynthesis in relation to L.A.I. (GRANT and KING, 1983).

— — — en pâturage continu, under continuous grazing

— en pâturage tournant, en présence des animaux, under rotational grazing with animals

— en pâturage tournant après la sortie des animaux, under rotational grazing without animals

FIGURE 5 : Vitesses de croissance et de sénescence d'une prairie maintenue à des niveaux d'indice foliaire différents (pâturage continu par des ovins, BIRCHAM, 1981).

FIGURE 5 : Growth rate and senescence rate of a sward maintained at a given L.A.I. (continuous stocking management by sheep, BIRCHAM, 1981).

Cet exemple permet de montrer comment des paramètres caractéristiques de la structure du peuplement végétal (angle moyen des feuilles, densité de talles, hauteur de végétation, etc...), induits par des modes de conduite différents du pâturage, peuvent modifier les relations entre l'indice foliaire et le taux de croissance.

Les travaux de BIRCHAM (1981) ont montré que le taux de sénescence est également lié aux variables d'état du couvert végétal (figure 5). Le taux de sénescence augmente linéairement au-delà des valeurs d'indice foliaire pour lesquelles on observe une stabilisation du taux de croissance. Il s'en suit que la croissance nette, représentant le flux de matière sèche susceptible d'être ingérée, passe par un optimum pour un indice foliaire compris entre 2 et 3 dans le cas d'une prairie à base de ray-grass anglais en pâturage continu. Là encore, les autres variables d'état du couvert végétal (densité de talles, hauteur de végétation) peuvent avoir un effet secondaire sur l'équilibre entre flux de croissance et flux de sénescence.

La liaison qui existe entre ces deux flux doit être analysée de manière plus déterministe. En effet, seule une véritable analyse démographique de la population de feuilles et de talles peut permettre de rendre compte de ces phénomènes. Les travaux de GRANT et al., 1983, ont permis de préciser l'ampleur des flux sur des prairies pâturées à base de ray-grass anglais. Les travaux de LEMAIRE (1985) ont permis d'étudier la relation entre croissance et sénescence des feuilles sur la fétuque élevée pendant la période hivernale. Cette dernière étude, bien que menée en situation non pâturée, permet d'analyser les mécanismes en jeu et de proposer une base de modélisation du phénomène.

On peut établir un modèle de morphogénèse tel que celui représenté à la figure 6 pour l'ensemble des espèces de graminées : la vitesse d'apparition des feuilles peut être considérée comme une caractéristique génotypique, elle peut être légèrement ralentie par des défoliations sévères (DAVIES, 1974) et par un déficit de nutrition azotée (LEMAIRE, 1985 ; DURU, 1987). Il est plus commode d'exprimer l'apparition des feuilles par l'inverse de la vitesse, c'est à dire par la durée entre l'apparition de deux feuilles successives (phyllochrone). Exprimée en somme de températures, cette grandeur est relativement stable pour un génotype donné : environ 110 degrés x jours pour le ray-grass anglais (DAVIES, 1971), 125 degrés x jours pour le dactyle (REBISCHUNG, 1962) et 240 degrés x jours pour la fétuque élevée (LEMAIRE, 1985).

Un autre paramètre essentiel à considérer est le nombre maximum de feuilles vivantes adultes par talle. En l'absence de défoliation ce nombre maximum est d'environ 3 pour le ray-grass anglais (DAVIES, 1977) alors qu'il n'est que de 2 pour la fétuque élevée (LEMAIRE, 1985) et 3 pour le dactyle (DURU, 1987). Pour la fléole ce nombre peut être plus élevé : 4 à 5 (LECONTE, com. pers.).

On peut ainsi estimer la durée moyenne de vie d'une feuille pour une espèce donnée. Pour le ray-grass anglais, on obtient $3 \times 110 = 330$ degrés x jours soit 22 jours à 15 °C, et $2 \times 240 = 480$ degrés x jours soit 32 jours à 15 °C pour la fétuque élevée.

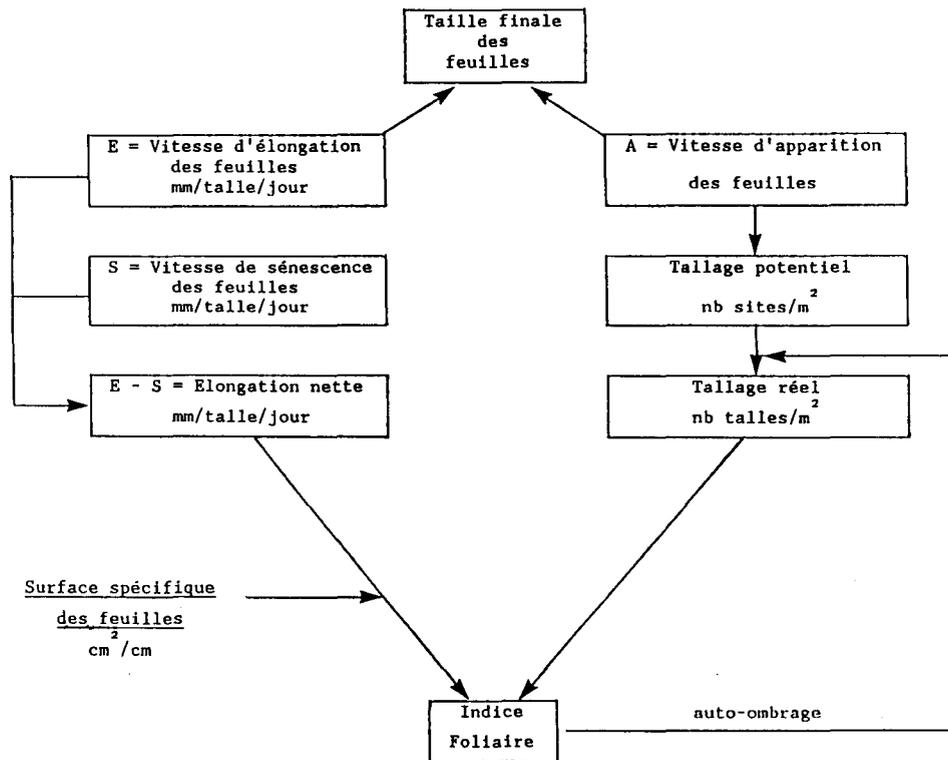


FIGURE 6 : Composantes de la morphogénèse d'une graminée qui déterminent l'indice foliaire

FIGURE 6 : Components of grass morphogenesis determining sward L.A.I.

Ceci revient à dire qu'après une coupe ou un pâturage rationné ayant réalisé une défoliation quasi totale, les pertes par sénescence interviendront plus tardivement sur la fétuque élevée que sur le ray-grass anglais, et qu'ainsi l'accumulation de matière sèche peut se poursuivre plus longtemps. On voit ainsi la raison essentielle qui fait considérer la première espèce comme « plus productive » que la seconde, car c'est exclusivement sur la base d'essais conduits en fauche avec des intervalles de 4 à 6 semaines qu'ont été comparées les productions des deux espèces. Indépendamment de toute adaptation spécifique à des contraintes particulières du milieu (excès ou manque d'eau, températures trop fortes ou trop faibles) nous avons tendance à penser que la productivité primaire de ces deux espèces n'est en réalité pas très différente. Ainsi, avec un mode de pâturage qui optimise le rapport entre flux de croissance et flux d'ingestion, on devrait aboutir sensiblement aux mêmes productions ingérées.

Cette approche des différences interspécifiques peut être étendue à d'autres espèces assez abondantes en prairies permanentes et qui ont pu être considérées comme peu productives. Il est donc indispensable, pour pouvoir juger de la productivité d'un génotype au pâturage, de connaître le taux de renouvellement de ses feuilles soit la durée de vie d'une feuille. C'est sur la base du flux de croissance que doivent être effectuées les comparaisons d'espèces et de variétés et non sur leur aptitude à stocker de la matière sèche sur pied. La figure 7 résume les composantes de la morphogénèse qui influent sur les aptitudes des génotypes aux divers modes de récolte.

Dans un système pâturé, la connaissance du rythme de renouvellement des feuilles sur les talles est déterminante car on peut le comparer au rythme moyen et à l'intensité de la défoliation par talle. Or ces deux grandeurs dépendent du chargement, du comportement alimentaire des animaux, du mode de conduite du pâturage.

Déterminismes de l'ingestion au pâturage

Nous ne considérerons ici que les déterminismes liés à l'état du couvert végétal, laissant aux zootechniciens le soin d'analyser les déterminismes essentiellement liés à l'animal lui-même.

Selon HODGSON (1985 b), la quantité ingérée par un animal au pâturage peut être décomposée en temps de pâturage (heure/jour), nombre de « bouchées » par minute, et quantité ingérée par bouchée (mg matière organique).

JAMIESON et HODGSON (1979) ont déterminé que la variation de la quantité ingérée par bouchée était la première réponse de l'animal à une variation des variables d'état du couvert végétal. Une relation linéaire très stricte a pu être observée avec la hauteur moyenne de l'herbe offerte. Des études plus fines ont montré que cette quantité ingérée par bouchée dépendait surtout de l'épaisseur de la couche de limbes verts et de la densité de feuilles vertes à l'intérieur du volume défini par la projection verticale de l'ouverture de la bouche de l'animal. Ceci a été davantage étudié sur les ovins que sur les bovins pour lesquels la préhension de l'herbe par la langue complique un peu le phénomène (HODGSON, 1985 b). Quoi qu'il en soit, on voit tout de suite apparaître des variables d'état de la structure du peuplement végétal : hauteur moyenne de l'herbe, rapport entre longueur des gaines et longueur des limbes et densité de talles.

La figure 8 représente globalement l'effet de la hauteur moyenne de l'herbe en pâturage continu sur les différentes composantes de l'ingestion par mouton. La quantité ingérée par animal augmente très fortement avec la hauteur de l'herbe

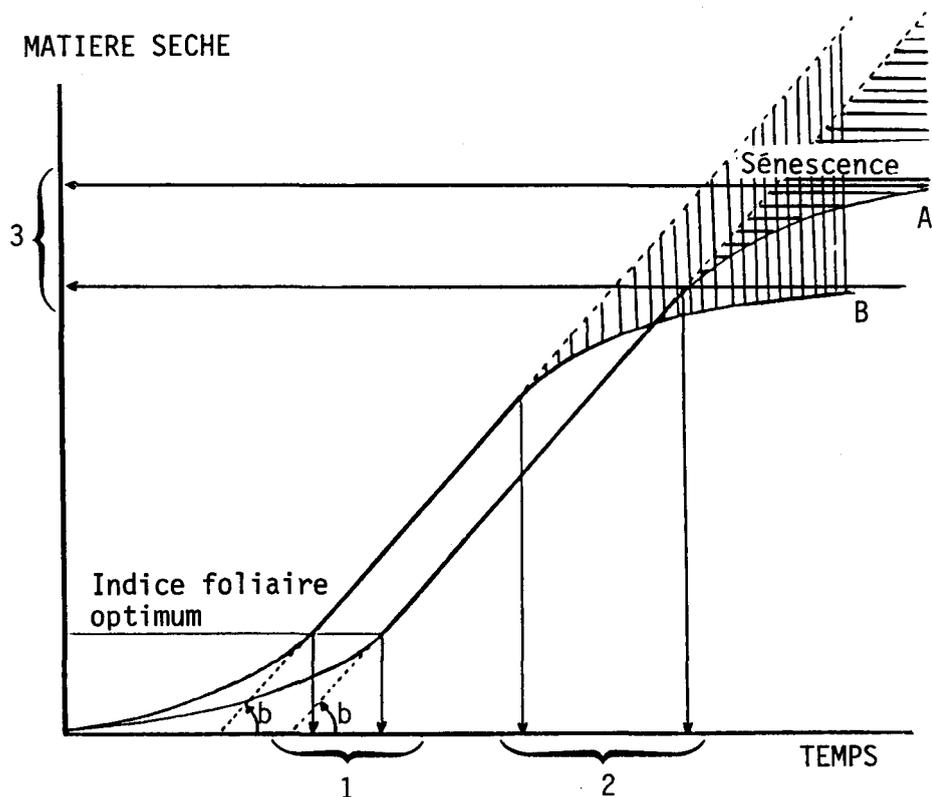


FIGURE 7 : Variabilité de croissance entre génotypes. Critères de sélection pour une adaptation au mode d'utilisation

1. Variabilité de la vitesse de restauration de l'indice foliaire optimum (B : adaptation au pâturage) : fonction du nombre de talles, de la vitesse d'apparition des feuilles (rapide), de la vitesse d'élongation des feuilles (rapide).
- 2 et 3. Variabilité du début de sénescence des premières feuilles formées au début de la repousse et variabilité du maximum de M.S. sur pied (A : adaptation aux fauches tardives d'ensilage et de foin) ; fonction de la vitesse d'apparition des feuilles (lente), du nombre maximum de feuilles par talle (élevé), de la vitesse d'élongation des feuilles (rapide).
- b. Vitesse de croissance en phase linéaire : peu de différences entre les génotypes (à vérifier dans une gamme plus large).

FIGURE 7 : Variability of growth patterns between genotypes. Selection criteria for adaptation to pasture use.

1. Recovery of L.A.I. after defoliation (B : adaptation for grazing) : depends on high tiller density, rapid leaf appearance rate, high leaf expansion rate.
- 2 and 3. Delayed senescence of leaves (A : adaptation for late cuts = high ceiling yields) ; depends on low leaf appearance rate, high number of living leaves per tiller, high leaf expansion rate.
- b. Maximum growth rate (linear phase) : low variability between genotypes (to be confirmed over a larger array).

jusqu'à un plateau de 2,7 kg de matière organique par jour atteint pour une herbe de 6 à 8 cm environ. Bien entendu ces chiffres sont susceptibles de varier en fonction des autres variables déterminant la structure du peuplement végétal et notamment la densité de talles par m².

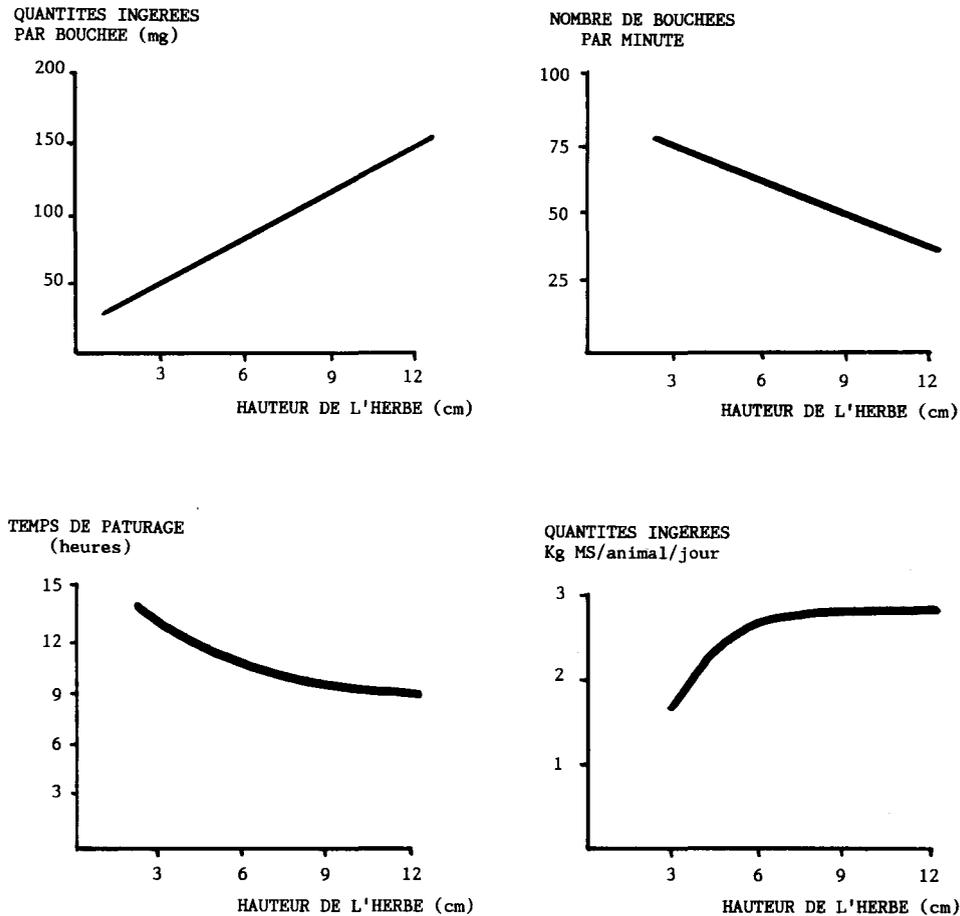


FIGURE 8 : Evolution des composantes de l'ingestion au pâturage par des ovins en fonction de la hauteur d'herbe (PENNING, 1985).

FIGURE 8 : Evolution of parameters of intake by sheep in relation to sward surface height (PENNING, 1985).

Des études plus fines ont montré qu'en pâturage continu l'animal ingérait en très large proportion des limbes verts et que les gaines n'étaient pratiquement pas

ingérées (ARNOLD, 1981). Ceci est dû à l'adaptation morphologique des graminées dont le rapport limbe/gaine augmente lorsqu'elles sont soumises à ce type de pâturage, la hauteur maximum des gaines se maintenant au-dessous du niveau de pâturage. En pâturage en rotation, la hauteur des gaines augmente au fur et à mesure de la repousse en absence des animaux et une partie non négligeable est consommée lors du pâturage. Dans des couverts complexes avec du trèfle blanc, celui-ci est ingéré en plus grande quantité (BARTHRAM et GRANT, 1984) ; ceci s'explique plus par la position des folioles de trèfle au sommet de la strate herbacée que par un choix délibéré de l'animal, du moins tant que le couvert est relativement homogène.

De même ce sont les feuilles les plus jeunes et donc les plus digestibles qui sont préférentiellement ingérées du seul fait de leur position dans le couvert. Là encore les variables vont avoir une influence sur la proportion de tissus jeunes ingérés et donc sur la qualité du bol alimentaire (HODGSON, 1985 b).

Essai de synthèse

Nous avons vu comment les variables d'état de la structure du couvert végétal déterminaient à la fois les flux de croissance et de sénescence et le flux d'ingestion avec en plus un effet secondaire sur la qualité de la matière sèche ingérée. Il est cependant évident que le flux d'ingestion à l'hectare est avant tout déterminé par le chargement.

Dans la pratique c'est cette variable, ainsi que le mode de pâturage qui lui est associé, qui déterminent l'équilibre entre le flux de croissance et le flux d'ingestion de l'herbe. Tant que les animaux n'interviennent qu'épisodiquement comme prédateurs d'herbe pendant des durées limitées, l'adaptation du couvert végétal en pâturage est relativement limitée. En revanche, dans le cas du pâturage continu, la présence constante des animaux et les fréquences plus élevées de défoliation qui en résultent provoquent une adaptation importante de la morphologie des plantes ; cela se traduit par un tallage plus important, un raccourcissement des gaines et un port plus prostré des feuilles.

Il est donc nécessaire de considérer les variables d'état du couvert végétal non pas seulement en termes statiques, c'est à dire à l'équilibre des flux, mais également en termes dynamiques, c'est à dire en période d'augmentation de la biomasse ou en période de diminution de la biomasse. GRANT et KING (1983) ont fait d'intéressantes expériences qui montrent qu'à même état de la végétation l'efficacité du pâturage est meilleure dans le cas d'une dynamique d'augmentation de la biomasse que dans le cas d'une dynamique de diminution de la biomasse.

Or dans la pratique, il n'existe pas de situation d'équilibre entre les flux du fait des variations importantes des facteurs climatiques influençant la croissance et la sénescence. Ainsi, une augmentation de la température au printemps se traduit par une accélération de la croissance qui, à même chargement, se traduit par une augmentation de la biomasse vivante. L'acquisition d'un nouvel état d'équilibre de la végétation est atteint lorsque la sénescence aura augmenté avec un décalage dans le temps correspondant au rythme de renouvellement des feuilles. Ainsi, toute augmentation de la croissance, par la température ou par l'azote, va créer un décalage entre flux de croissance et de sénescence. En revanche en automne on observera l'effet inverse : la baisse des températures diminue le flux de croissance avant que le flux de sénescence ne soit lui-même diminué.

JOHNSON et PARSONS (1985) ont développé un modèle mathématique permettant d'analyser l'effet du chargement sur les variables d'état du peuplement et sur le flux d'ingestion. Ce modèle a été utilisé en considérant une végétation en équilibre : $\text{Croissance} = \text{Ingestion} + \text{Sénescence}$, c'est à dire sans changement de la quantité de biomasse aérienne présente. Ceci suppose donc une période pendant laquelle les facteurs du milieu déterminant la croissance, rayonnement et température, sont stables. Les courbes de la figure 9 permettent de schématiser les principales conclusions tirées de cette modélisation :

— Il existe une variation continue à la fois de l'indice foliaire (variable d'état du couvert végétal) et des quantités ingérées lorsque l'on fait varier le chargement de 0 à 35 moutons par hectare.

— Au-delà de 35 moutons à l'hectare, le modèle indique une rupture. Ainsi, malgré la stabilité des paramètres du milieu, une très légère augmentation du chargement se traduit par une chute brutale de l'indice foliaire qui s'accompagne d'une diminution des quantités ingérées. Ceci indique que, lorsque le flux d'ingestion dépasse légèrement le flux de croissance, la diminution résultante de l'indice foliaire provoque une réaction accélérée auto-entretenu du fait d'une diminution de l'interception de la lumière.

— Au-delà de 40 moutons à l'hectare, le couvert végétal retrouve un nouvel équilibre grâce à son adaptation morphologique qui lui permet de localiser un indice foliaire résiduel dans un espace non accessible à l'animal. Ce nouvel équilibre est obtenu au prix d'une diminution très importante des quantités ingérées.

Ainsi, on peut considérer que pour une configuration climatique donnée il est possible de déterminer un chargement optimum se situant juste au-dessous du chargement limite. Comme on peut le voir sur la figure 9, ce chargement limite est différent si les conditions climatiques influant sur la croissance changent. On pourrait aussi exprimer de cette manière l'effet de la fertilisation azotée.

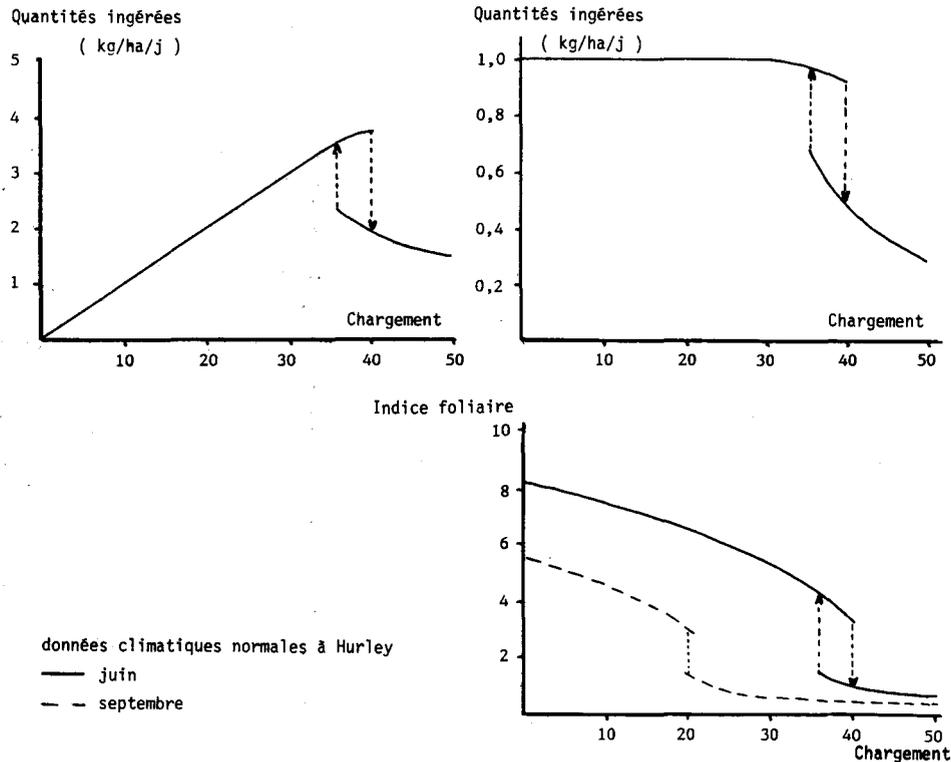


FIGURE 9 : Evolution des quantités ingérées et de l'indice foliaire en fonction du chargement (nombre de brebis) selon le modèle de JOHNSON et PARSONS (1985).

FIGURE 9 : Evolution of intake and L.A.I. in relation to stocking rate (number of ewes) after JOHNSON and PARSONS' model (1985).

Cependant on remarque d'après les résultats de JOHNSON et PARSONS (1985) que l'instabilité se produit systématiquement, quelles que soient les conditions climatiques, pour un indice foliaire de 3 environ. Il s'agit là d'une observation fondamentale puisque pour un type de végétation donné il y a une bonne relation entre l'indice foliaire et la hauteur moyenne du couvert végétal. Il est donc possible d'utiliser cette dernière variable, facile à déterminer, pour ajuster le chargement à des conditions variables du milieu. Ainsi se justifient pleinement sur le plan théorique les méthodes de pilotage du pâturage continu intensif basées sur des mesures grossières mais fréquentes de la hauteur d'herbe au pâturage, telles qu'elles se sont développées en Grande-Bretagne.

Des recherches sont encore à réaliser pour préciser davantage la relation entre hauteur du couvert et indice foliaire dans des gammes de structures de végétation très différentes. Enfin, il faut noter que l'essentiel des résultats analytiques que nous avons trouvés dans la bibliographie concerne le pâturage par des ovins. La transposition aux bovins ne peut pas se faire directement du fait de la nécessaire prise en compte des refus et de l'importance plus grande du piétinement.

Conclusion

En analysant les mécanismes de la croissance de l'herbe au pâturage nous avons voulu dégager un certain nombre de principes fondamentaux qui doivent guider les chercheurs et les expérimentateurs d'une part, les techniciens et les éleveurs d'autre part.

Aux premiers il convient de mettre en place des expérimentations qui apportent des réponses ayant une portée générale. Il s'avère qu'un résultat expérimental est la résultante à la fois de mécanismes fondamentaux et déterminés et de circonstances conjoncturelles caractéristiques du lieu, de l'année, de la saison, etc. Le résultat expérimental n'a donc aucune valeur en lui-même s'il ne peut être expliqué, c'est-à-dire si l'on ne peut séparer, dans les causes qui l'ont provoqué, celles qui relèvent des mécanismes fondamentaux (interception du rayonnement, photosynthèse, élongation et sénescence des feuilles) de celles qui sont spécifiques des conditions expérimentales et qui modulent l'effet des premières. Les travaux anglo-saxons de ces vingt dernières années ont permis une analyse très poussée des mécanismes de la croissance de l'herbe au pâturage en confirmant l'intérêt d'un paramètre essentiel : l'indice foliaire. Pour une structure de peuplement donnée, ce paramètre peut être estimé plus grossièrement par la hauteur d'herbe. Il convient donc par des expérimentations appropriées de déterminer quelle est la hauteur d'herbe (donc l'indice foliaire) permettant le niveau d'ingestion optimum, et ceci pour des types de prairies différentes (prairies naturelles, ray-grass anglais, fétuque élevée, dactyle...), des niveaux de fumure azotée différents, etc.

Ainsi les techniciens et les éleveurs pourront guider la conduite de leur prairie au pâturage à partir de ces indicateurs de l'état du peuplement végétal dont on aura préalablement déterminé l'optimum avec précision.

Bien entendu, la gestion d'un système de pâturage comporte bien d'autres contraintes que celles liées strictement à la croissance de l'herbe. Mais c'est justement pour pouvoir analyser les autres contraintes qu'il faut pouvoir estimer la part prise éventuellement par la limitation de la croissance de l'herbe dans le résultat zootechnique global du système.

Dans la plupart des situations, la variabilité climatique entraînerait des ajustements de chargement trop complexes à réaliser au niveau d'un système pâturé pour maintenir un optimum de l'état du peuplement végétal. Mais une meilleure connaissance de cet optimum doit permettre une meilleure gestion du système tout en lui gardant le maximum de simplicité.

Exposé présenté aux
Journées A.F.P.F. 1987

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALCOCK M.B., AL-JUBOURY H.H. (1981) : « The effect of solar radiation and water stress on the growth of grass », *Plant Physiology and Herbage Production*, British Grassland Society, Occasional Symposium, 13, 225-230, Wright C.E. (Ed).
- ARNOLD G.W. (1981) : « Grazing behaviour », *World Animal Science, Grazing Animals*, 79-104, Morley F.H.W. (Ed), Amsterdam Elsevier.
- AROSTEGUY J.C., HODGSON J., SOUTER W.G., BARTHAM G.T. (1983) : « Herbage growth and utilisation on swards grazed by cattle and sheep », *Efficient Grassland Farming, Proc. 9th Gen. Meet. Eur. Grassl. Fed.*, 211-219, Corral A.J. (Ed).
- BARTHAM G.T., GRANT S.A. (1984) : « Defoliation of rye-grass dominated swards by sheep », *Grass and Forage Science*, 39, 211-219.
- BIRCHAM J.S. (1981) : *Herbage growth and utilisation under continuous stocking management*, Ph. D. Thesis University of Edimburgh.
- BIRCHAM J.S., HODGSON J. (1983) : « The influence of sward conditions on rates of herbage growth and senescence in mixed swards under continuous management », *Grass and Forage Science*, 38, 323-331.
- DAVIES A. (1971) : « Growth rates and crop morphology in vernalized and non-vernalized swards of perennial rye-grass in spring », *J. Agric. Sc. Camb.*, 77, 273-282.
- DAVIES A. (1974) : « Leaf tissue remaining after cutting and regrowth in perennial rye-grass », *J. Agric. Sc. Camb.*, 82, 165-172.
- DAVIES A. (1977) : « Structure of the grass sward », *Proc. Intern. Meet. on Anim. Prod. from Temperate Grassl.*, Dublin, 36-44.
- DURU M. (1987) : « Croissance hivernale et printanière de prairies permanentes pâturées en montagne I — Ecophysiologie du dactyle, II — Variations de la croissance et de la composition chimique », *Agronomie*, 7, (1), 41-50 et 51-59.
- GOSSE G., CHARTIER M., LEMAIRE G. (1984) : « Mise au point d'un modèle de prévision de production pour une culture de luzerne », *C.R. Acad. Sci. Paris*, 298, série III, 18, 541-544.
- GRANT S.A., KING J. (1983) : « Grazing management and pasture production : the importance of sward morphological adaptations and canopy photosynthesis », *H.F.R.O. Bienn. Rep.*, 1982-83, 119-129.

- GRANT S.A., BARTHAM G.T., TORVELL L., KING J., SMITH H.K. (1983) : « Sward management, lamina turnover and tiller population density in continuously swarded Lolium perenne dominated sward », *Grass and Forage Science*, 38, 333-384.
- HODGSON J. (1981) : « Variations in the surface characteristics of the sward and the short-term rate of herbage intake by calves and lambs », *Grass and Forage Science*, 36, 49-57.
- HODGSON J., BIRCHAM J.S., GRANT S.A., KING J. (1981) : « The influence of cutting and grazing management on herbage growth and utilisation », *Plant Physiology and Herbage Production*, British Grassland Society, Occasional Symposium, 13, 51-62, Wright C.E. (Ed).
- HODGSON J. (1985a) : « The significance of sward characteristics in the management of temperate sown pastures », *Proc. 16 th Intern. Grassl. Cong.* in Japan, 31-34.
- HODGSON J. (1985b) : « Grazing behaviour and herbage intake », *Grazing*, British Grassland Society, *Occasional Symposium*, 19, 51-64, Frame J. (Ed).
- JAMIESON W.S. et HODGSON J. (1979) : « The effect of variations in sward characteristics upon the ingestive behaviour and herbage intake of calves and lambs under continuous stocking management », *Grass and Forage Science*, 34, 273-282.
- JOHNSON I.R., PARSONS A.J. (1985) : « A theoretical analysis of grass growth under grazing », *Journal of theoretical biology*, 112, 345-367.
- LATINGA E.A. (1985) : « Seasonal pattern of grass assimilation and net herbage production under continuous stocking », *Grazing 19th Occasional Symposium*, British Grassland Society, 32-38.
- LEMAIRE G., GOSSE G., CHARTIER M. (1984) : « Modelling of the dry matter growth of a grass stand in spring. Interaction between climatic factors and nitrogen nutrition », *Proc. 10 th Gen. Meet. Europ. Grassl. Ass.* As Norway, june 1984, Ed. The Norwegian State Agricul. Res. Sta., 515-519.
- LEMAIRE G. (1985) : *Cinétique de croissance d'un peuplement de fétuque élevée (Festuca arundinacea Schreb.) pendant l'hiver et le printemps. Effets des facteurs climatiques*, thèse Doctorat d'Etat, Université de Caen, 99 p.
- LEMAIRE G., GASTAL F., DURAND J.L. (1986) : « Potentiel de production et influence des facteurs limitants eau et azote », *Biomasse Actualité*, 49, 9, 19-25.
- MONTEITH J.L. (1972) : « Solar radiation and productivity in tropical ecosystems », *J. Appl. Ecol.*, 9, 747-766.
- PARSONS A.J., LEAFE E.L., COLLETT B., LEWIS J. (1983) : « The physiology of grass growth under grazing. 2. Photosynthesis, crop growth and animal intake of continuously grazed sward », *J. Appl. Ecol.*, 20, 127-139.
- REBISCHUNG J. (1962) : « Etude sur la croissance et le développement du dactyle », *Ann. Amélior. Plantes*, 12 (3), 175-196.
- VARLET-GRANCHER C. (1982) : *Analyse du rendement de la conversion de l'énergie solaire par un couvert végétal*, Thèse Doctorat d'Etat, Université de Paris-Sud, Orsay, 144 p.