Modes d'action de la fertilisation organique sur la végétation des prairies permanentes

Ph. Fleury¹, B. Jeannin²

es prairies permanentes conduites avec des pratiques de fertilisation différentes ne varient pas simplement par leur composition floristique. Elles ont aussi une composition morphologique (taux de tiges, taux de sénescence) et une structure (mode d'agrégation des brins d'herbe) particulières. La végétation est affectée, de façon complexe, à différents niveaux d'organisation : l'individu, la population et la communauté (ALLEN et STARR, 1982; BRISKE, 1989). Ces changements ont un fort impact sur la production de matière sèche, sur la valeur nutritive et sur l'appétibilité des fourrages.

Notre objectif est d'étudier les différents niveaux d'action de la fertilisation organique sur la végétation des prairies permanentes et d'en évaluer les conséquences sur la valeur nutritive des fourrages. Pour cela, nous nous appuyons sur des résultats obtenus dans les prairies des Alpes du Nord (Jeannin et al., 1991; Fleury, 1994). Nous utilisons ensuite ces résultats pour proposer une représentation

MOTS CLÉS

Alpes, digestibilité, évolution, fertilisation organique, physionomie prairiale, prairie de montagne, prairie permanente, végétation.

KEY-WORDS

Alps, digestibility, evolution, mountain pasture, organic fertilization, pasture physiognomy, permanent pasture, vegetation.

AUTEURS

- 1: S.U.A.C.I. Montagne G.I.S. Alpes du Nord, 11 rue Métropole, F-73000 Chambéry.
- 2: I.N.R.A.-S.A.D., route de Saint-Cyr, F-78026 Versailles cedex.

Fertilisation des stations	Faible	Moyenne	Elevée	
Fertilisation organique (fumier, en t/ha/an)	0	20	40	20*
Fertilisation minérale	0	0	0	240N-100P-200K
Indice de nutrition azotée (DURU, 1992)	0,62	0,72	0,90	0,95
*: cas des figures 1, 2 et 3				

Tableau 1 : Pratiques de fertilisation sur les parcelles observées.

Table 1: Manuring practiced on the plots under observation.

du mode d'action sur la végétation, de la fertilisation organique, mais également des autres facteurs de l'environnement des prairies relevant, soit des conditions de milieu physique, soit des pratiques agricoles.

Matériel et méthodes

1. Parcelles

Les observations ont été réalisées dans des prairies de fauche des Alpes du Nord subissant des pratiques de fertilisation organiques différentes (tableau 1) : fertilisation nulle, fertilisation annuelle moyenne (20 t/ha de fumier) et élevée (40 t/ha de fumier).

Les données des figures 1, 2 et 3 concernent une parcelle dont la fertilisation annuelle élevée est de 20 tonnes de fumier associées à une fertilisation minérale de 240 unités d'azote, 100 unités de phosphore et 200 unités de potasse. Les pratiques de fertilisation organique sont stabilisées depuis 5 ans et plus, sauf pour cette dernière parcelle où l'ancienneté de la fertilisation minérale est de 3 ans. Ces différences de fertilisation ont des conséquences sur le niveau de nutrition, en particulier azoté, des prairies.

2. Mesures

• Observations de la végétation

Dans chaque station, nous avons effectué différentes mesures tout au long du 1er cycle de végétation :

– suivi morphogénétique hebdomadaire de 40 talles baguées de dactyle (hauteurs des talles végétatives et reproductrices, longueurs de limbes vertes et sénescentes, nombre de feuilles vertes et sénescentes...; Blanchemain et Quadrio, 1992; Leboeuf et Menahem, 1993);

- tri morphologique (limbes, tiges, sénescence, organes floraux,...) des populations de dactyle et de l'ensemble de la communauté à 4 stades ;
- analyse floristique et observation de la structure de la végétation (mode d'agrégation des brins d'herbe; Fleury, 1994).

• Mesures de valeur nutritive

Durant le 1^{er} cycle de végétation, nous avons réalisé une mesure hebdomadaire de la Digestibilité de la Matière Organique (DMO %, méthode pepsine-cellulase, Aufrère, 1982) sur différentes fractions de la végétation :

- plante entière de dactyle et de fétuque des prés,
- à l'échelle de la communauté, toutes espèces confondues (coupe sur 3 répétitions de 0,5 m²).

Résultats

1. La fertilisation agit à différents niveaux sur la végétation

A l'échelle de l'individu

Les variations de niveau de nutrition entraînées par la fertilisation ont des conséquences sur la croissance des individus de dactyle. Les dactyles des stations non fertilisées ont une croissance et une sénescence (figure 1) plus faibles que les individus des stations fertilisées.

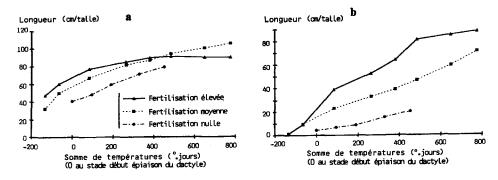
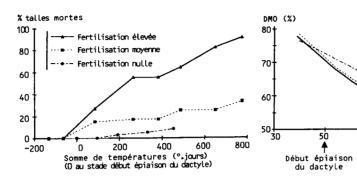


Figure 1 : Evolution, durant le 1er cycle, a) de la longueur totale des limbes, b) de la longueur de la partie sénescente des limbes des talles végétatives du dactyle.

FIGURE 1: Evolution during first growth cycle of a) total length of laminae, b) length of senescent part of laminae on vegetative tillers of cocksfoot.



 $F_{\text{IGURE}} \ 2 : \textbf{Evolution, durant le 1}^{\text{er}} \ \textbf{cycle, de la} \\ \textbf{mortalité des talles végétatives du dactyle.}$

FIGURE 3: Evolution, durant le 1er cycle, de la digestibilité des populations de dactyle.

Fertilisation

(Valeurs ajustées en fonction de l'âge)

FIGURE 2: Evolution during first growth cycle of the mortality of vegetative tillers of cocksfoot.

FIGURE 3: Evolution during first growth cycle of the digestibility of cocks foot populations.

• A l'échelle de la population

La démographie des talles de dactyle est également influencée par le niveau de fertilisation. Pour les populations de dactyle, un accroissement du niveau de nutrition se traduit par :

- une augmentation de la mortalité des talles durant le 1^{er} cycle de végétation (figure 2) ;
 - une augmentation du taux de talles reproductrices (tableau 2) ;
- une tendance à l'agrégation des talles en touffes monospécifiques de diamètre de plus en plus important (tableau 2).

Fertilisation des stations	Faible	Moyenne	Elevée
Talles à tiges / talles totales (% MS à la floraison du dactyle)	67	83	90
Mode d'agrégation des talles	isolées	petites touffes, diamètre : 5-10 cm	touffes, diamètre : 15-35 cm
Nombre de talles par plante	1 à 10	20 à 50	>50
Taux de mortalité des talles végétatives 500 °. jours après l'épiaison (%)	8	25	64

Tableau 2: Morphologie et structure des populations de dactyle.

Table 2: Morphology and structure of cocksfoot populations.

Fertilisation des stations	Faible	Moyenne	Elevée
Structure de la végétation	graminées en tapis à feuilles fines et larges chétives	graminées en petites touffes dans un tapis composite	touffes de graminées et de dicotylédones
Espèces dominantes	fétuque rouge, dactyle, géranium, alchémille	dactyle, fétuque des prés, pissenlit, géranium	dactyle, fétuque des prés, pâturin commun, pissenlit, géranium
Taux de sénescence 500 °. jours après l'épiaison (%MS)	6	5	13
Taux de tiges 500 °. jours après l'épiaison (%MS)	33	57	61

 ${\it Tableau} \ 3: Structure, \ composition \ floristique \ et \ composition \ morphologique \ des \ communautés \ végétales.$

Table 3: Structure, floristic composition and morphological composition of plant communities.

• A l'échelle de la communauté

L'influence de la fertilisation sur la végétation, à l'échelle de la communauté, toutes espèces confondues est complexe. La composition floristique, la structure, mais aussi la composition morphologique de la végétation sont affectées (tableau 3):

- La station non fertilisée se caractérise par une dominante de fétuque rouge, de dactyle et de géranium des bois. Ces espèces présentent une structure en tapis dans lequel les individus de chaque espèce sont chétifs et isolés les uns des autres. La sénescence et le taux de tiges sont faibles.
- La station moyennement fertilisée est constituée de dactyle, de fétuque des prés et de pissenlit organisés en un tapis composite. Les graminées sont, soit en petites touffes, soit en talles isolées. La sénescence reste faible mais le taux de tiges est élevé.
- La station très fertilisée est composée de dactyle, de fétuque des prés et de géranium des bois en grosses touffes. Elle présente à la fois une forte sénescence et un taux élevé de tiges.

Il existe donc, a l'échelle de la communauté, toutes espèces confondues, des différences perceptibles de taux de tiges et de sénescence suivant le niveau de nutrition des prairies.

2. Conséquences sur la valeur nutritive

Ces différentes modifications de végétation ont des conséquences remarquables sur sa digestibilité.

Variabilité intraspécifique de la digestibilité du dactyle

A l'échelle de l'individu, les variations de croissance et de morphologie du dactyle se traduisent par des changements importants dans l'évolution de sa digestibilité durant le 1^{er} cycle de végétation (figure 3). La différence moyenne, tout au long du 1^{er} cycle, est de 3,7% de DMO entre station très fertilisée et station non fertilisée. Si on se réfère aux tables de la valeur nutritive des aliments (Andrieu et al., 1988), le dactyle isolé et chétif des stations non fertilisées évolue comme un raygrass anglais, alors que la forme en touffes ressemble à une fétuque élevée.

A l'aide d'analyses de digestibilité sur des échantillons séparés de talles herbacées et de talles reproductrices (FLEURY, 1994), nous avons vérifié que les différences de valeur nutritive entre formes de dactyle s'expliquent essentiellement par des variations dans les taux de talles reproductrices et de sénescence.

Convergence entre dactyle et fétuque des prés

Pour le dactyle et la fétuque des prés, les variations de DMO sont plus liées aux conditions de nutrition et à leurs conséquences morphologiques qu'à l'espèce (figure 4a). Les évolutions, durant le 1^{er} cycle, de la DMO de dactyle et de fétuque des prés en touffes («Fertilisation élevée») sont très similaires et nettement différentes de celles du dactyle et de la fétuque des prés en petites touffes («Fertilisation moyenne»).

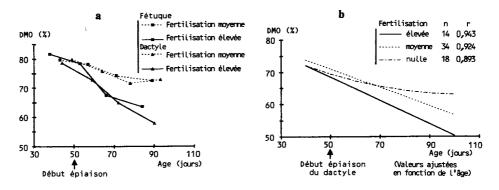


FIGURE 4 : Evolution, durant le 1er cycle, de la digestibilité a) du dactyle et de la fétuque des prés, b) des communautés, toutes espèces confondues.

FIGURE 4: Evolution during first growth cycle of the digestibility of a) cocksfoot and meadow fescue, and b) plant communities (all species considered together).

Ainsi, la variabilité intraspécifique s'accompagne de convergences entre espèces : à mêmes conditions de milieu physique et de pratiques agricoles, des espèces différentes ont un mode d'agrégation des talles et une morphologie comparables. Pour le dactyle et la fétuque des prés, par exemple, de fortes doses de fertilisation, en régime de fauche, se traduisent de façon comparable par un port en touffe, une augmentation du taux de tiges et de la sénescence, et une chute plus rapide de la valeur nutritive durant le 1^{er} cycle. Il ne s'agit pas d'un cas unique et nous avons observé les mêmes modifications morphologiques chez d'autres espèces, graminées ou dicotylédones : brome dressé, avoine élevée, géranium des bois, renoncule âcre, etc. (Fleury, 1994).

Différences entre communautés

A l'échelle de la communauté, toutes espèces confondues, le fait qu'il existe des corrélations entre taux de tiges, taux de sénescence et niveau de nutrition de la prairie explique que nous observions des variations dans les vitesses de chute de la valeur nutritive(figure 4b):

- les prairies non fertilisées, plus pauvres en tiges et ayant une moins forte sénescence ont la chute de digestibilité la plus lente;
- les prairies très fertilisées, riches en tiges et marquées par une forte sénescence accusent une chute très rapide de digestibilité.

Ces différences sont associées à des variations de production des prairies. Au 1^{er} cycle, à la floraison du dactyle, la production est de 3 t MS/ha pour la station non fertilisée, alors qu'elle est de 6 t MS/ha pour la station très fertilisée. Une augmentation de la fertilisation permet donc une production plus importante mais, du fait des modifications complexes de végétation qu'elle entraîne, impose une utilisation différente de la prairie : fauche plus précoce pour récolter un fourrage de qualité avant l'apparition d'une forte sénescence et le vieillissement des tiges.

Discussion

1. Différents niveaux d'action de la fertilisation organique

La fertilisation modifie les conditions de nutrition en augmentant les ressources disponibles en nutriments. Pour l'individu, cette modification a des conséquences sur son activité et sa morphogenèse. Elle se traduit par une augmentation de son taux de croissance. Ces réactions immédiates chez les individus vont, au niveau de la population, induire des variations démographiques liées à la natalité ou à la mortalité d'individus. Ce différentiel dans le solde démographique peut aussi avoir des conséquences sélectives. Certains génotypes, capables de produire des feuilles plus longues par exemple, peuvent être favorisés. A l'échelle de la communauté, l'apport de fertilisation modifie les conditions de la compétition pour les nutriments, mais également pour la lumière. Une disponibilité accrue en nutriments permet aux espèces à croissance potentielle forte de coloniser l'espace. Ces changements, plus lents que ceux affectant les individus, se traduisent par des modifications de la composition floristique, mais aussi de la structure de la communauté.

Il existe également des rétroactions, les variations d'état de la communauté ayant une influence sur les populations et les individus en modifiant leur environnement immédiat et les rapports de compétition.

2. Modes d'action des facteurs de l'environnement sur la végétation

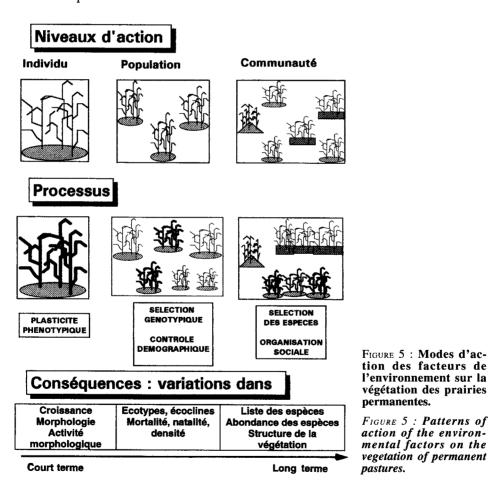
Les résultats présentés concernent la fertilisation organique et ses différents niveaux d'action sur la végétation. Ce n'est pas le seul facteur de l'environnement des prairies, qu'il relève des conditions de milieu physique ou des pratiques agricoles, à agir selon de telles modalités. En nous appuyant sur ces résultats et sur une analyse bibliographique nous proposons un schéma général illustrant les différents niveaux d'action des facteurs de l'environnement sur la végétation des prairies permanentes : l'individu, la population et la communauté (Allen et Starr, 1982; Briske, 1989; figure 5).

A l'échelle de l'individu, les facteurs de l'environnement modifient l'activité physiologique, la croissance et la morphologie. Ce sont des réponses immédiates (BARBAULT, 1992). De nombreuses espèces de la prairie réagissent rapidement aux modifications de leur environnement par des ajustements morphogénétiques rendant compte de fortes capacités de plasticité des phénotypes (GRIME, 1979). Cette plasticité est soumise à sélection et est donc génétiquement déterminée (SCHLICHTING, 1986). La phase ultime de la réponse plastique d'un individu est sa mort (ROUSVOAL et GALLAIS, 1973).

A l'échelle des populations, les facteurs exercent une sélection génotypique et un contrôle démographique. L'influence de l'environnement se traduit à terme par des modifications d'ordre génotypique : sélection de populations adaptées (écotypes ou écoclines) qui s'identifient parfois à l'aide de distinctions morphologiques mais qui, plus souvent, ne peuvent être repérées qu'après transplantation et culture en pépinières (Detling et al., 1986). Les facteurs écologiques affectent la dynamique des populations en modifiant les taux de mortalité et de natalité. A l'extrême, il y a

absence de l'espèce ou d'un écotype quand les conditions leur sont très défavorables. Lorsque leur présence est possible, leur abondance relative est en relation avec les caractéristiques de leur environnement.

A l'échelle des communautés, les facteurs règlent leur composition spécifique et leur structure spatiale. La liste des espèces présentes, les abondances relatives ou les degrés de recouvrement de chacune sont expliqués par le mode de fonctionnement d'une communauté, pour un niveau donné des facteurs de l'environnement (Van der Maarel, 1988). Les organismes d'une communauté ne sont pas disposés au hasard dans l'espace. Leur mode d'agrégation, leurs relations de voisinage sont également sous la dépendance des conditions écologiques et traduisent une organisation sociale des plantes.



Conclusion:

conséquences pour l'observation de la végétation

Plusieurs processus biologiques sont affectés par les pratiques de fertilisation :

- la plasticité phénotypique des individus,
- la sélection génotypique et le contrôle démographique des populations,
- la sélection des espèces et l'organisation sociale des communautés.

Toutes ces modifications ont des conséquences agronomiques. Pour la digestibilité de la matière organique, elle se traduisent par :

- une variabilité intraspécifique suivant les conditions de nutrition,
- une convergence entre espèces différentes mais poussant dans des conditions similaires,
- des comportements différenciés des communautés suivant le niveau de nutrition.

Ces différences sont associées à des variations de production quantitative que nous n'avons pas abordées ici.

C'est l'ensemble des modifications de végétation entraîné par une variation du niveau de fertilisation qui a des conséquences agronomiques. Les variations de composition morphologique et de structure de la végétation sont donc tout aussi importantes à considérer que les variations de composition floristique. Un dactyle poussant dans une prairie non fertilisée est bien différent d'un dactyle d'une prairie recevant 40 m³ de lisier par hectare et par an. Une prairie maigre n'est pas qu'une prairie composée d'espèces différentes d'une prairie fertilisée. Elle a aussi une structure permettant une pénétration de la lumière jusqu'au sol, une sénescence plus faible et un rapport feuilles/tiges plus élevé. Ces caractéristiques lui confèrent des propriétés agronomiques spécifiques.

Ces résultats réduisent la pertinence d'un diagnostic floristique qui ne rend que très partiellement compte des variations morphologiques et structurales de la végétation (DORIOZ et al., 1989). En effet, la présence des espèces mais aussi leur abondance sont moins affectées par les pratiques agricoles et évoluent plus lentement que leur structure et leur morphologie (FLEURY, 1994).

A l'avenir, il nous paraît utile de confronter nos résultats, prenant en compte différents niveaux d'analyse de la végétation, au diagnostic pratiqué par les agriculteurs. En effet, ceux-ci ont développé des savoirs techniques sur les prairies et les surfaces pastorales en relation avec les usages qu'ils en font pour l'alimentation des animaux (Meuret, 1993). Pour cela, ils observent différents critères morpholo-

giques, structuraux et phénologiques, et ne se limitent pas à la seule composition floristique de la végétation (Leboeuf et Menahem, 1993). Nous continuons nos travaux dans ce sens, la recherche de complémentarités et de cohérences entre connaissances produites dans l'action et connaissances issues d'une démarche scientifique nous semblant être essentielle dans la construction d'outils pertinents pour le diagnostic en exploitation agricole.

Travail présenté aux Journées d'information de l'A.F.P.F., «Valorisation des engrais de ferme par les prairies», les 29 et 30 mars 1994.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Allen T.F.H., Starr T.B. (1982): Hierarchy: perspectives for ecological complexity, University Chicago Press ed., 310 pages.
- Andrieu J., Demarquilly C., Sauvant D. (1988): «Tableau de la valeur nutritive des aliments», Alimentation des bovins, ovins et caprins, I.N.R.A. ed., Paris, 351-471.
- Aufrère J. (1982): «Etude de la prévision de la digestibilité des fourrages par une méthode enzymatique», Ann. Zootech., I.N.R.A., 31, 111-130.
- Barbault R. (1992): Ecologie des peuplements. Structure, dynamique et évolution, Masson ed, Paris, 273 pages.
- Blanchemain J., Quadrio L. (1992): Approche morphogénétique de l'interaction génotype-facteurs écologiques chez quelques espèces végétales prairiales. Le cas des prairies de fauche de l'étage montagnard des Alpes du Nord, mémoire de fin d'études, I.S.A.R.A., G.I.S. Alpes du Nord, 62 pages + annexes.
- Briske D.D. (1989): "Vegetation dynamics in grazed systems: a hierarchical perspective", XVIth Int. Grassl. Cong., Nice, France, 3, 1829-1833.
- Detling J.K., Painter E.L., Coppock D.L. (1986): «Ecotypic differenciation resulting from grazing pressure: evidence for a likely phenomenon», Rangeland: a ressource under siege, Joss P.J., Lynch P.W., Williams O.B. eds., IInd Int. Rangld. Cong., Adélaïde, Australia, Australian Acad. Sc., Camberra, 431-433.
- Dorioz J.M., Fleury P., Jeannin B. (1989): «Sociabilités, morphologie et valeurs nutritives des végétations prairiales», XVIe Cong. Int. des Herbages, Nice (France), 2, 1373-1374.
- Duru M. (1992): «Diagnostic de la nutrition minérale de prairies permanentes au printemps. I Etablissement de références», *Agronomie*, 12, 219-233.
- FLEURY P. (1994): Le diagnostic agronomique des vegétations 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 Doctorat, Institut National Polytechnique de Lorraine, sciences agronomiques, 139 pages +annexes.
- Grime J.P. (1979): Plant strategies and vegetation processes, John Willey and Sons eds., Chichester (G.B.), 222 pages.
- Jeannin B., Fleury P., Dorioz J.M. (1991): «Typologie régionale des prairies permanentes fondée sur leur aptitude à remplir des fonctions», *Fourrages*, 128, 377-422.

- Leboeuf V., Menahem F. (1993): Trois approches pour appréhender la prairie permanente. Analyse du discours des agriculteurs. Morphogénèse des organes. Analyse de la diversité par S.P.I.R., mémoire de fin d'études, E.S.A. Angers, I.N.R.A.-S.A.D. Versailles, S.U.A.C.I. Montagne Alpes du Nord, I.N.R.A.-S.A.D. Avignon, station de Haute Belgique C.R.A. Gembloux, G.I.S. Alpes du Nord, 105 pages + annexes.
- Meuret M. (1993): «Piloter l'ingestion au pâturage», Etudes et Recherches, INRA-SAD, 27, 161-198.
- Rousvoal D., Gallais A. (1973): «Comportement en association binaire de cinq espèces d'une prairie permanente», *Oecol. Plant.*, 8(3), 279-300.
- Schlichting C.D. (1986): "The evolution of phenotypic plasticity in plants", Annual Review of Ecology and Systematics, 17, 667-693.
- Van Der Maarel E. (1988): «Vegetation dynamics: patterns in time and space», Vegetatio, 77, 7-19.

RÉSUMÉ

Les différents niveaux d'action de la fertilisation organique sur la végétation des prairies permanentes ont été étudiés à l'aide de résultats obtenus dans les prairies de fauche des Alpes du Nord. On relève, à l'échelle des individus de dactyle, des modifications de croissance (longueurs des limbes vertes et sénescentes) et de morphologie (taux de tiges, taux de sénescence) ; à l'échelle de différentes populations de dactyle, des modifications démographiques (mortalité de talles) et de structure (arrangement spatial des talles) ; et enfin, au niveau des communautés prairiales, toutes espèces confondues, des modifications de composition floristique et de structure (répartition spatiale des individus des différentes espèces). Les conséquences de ces modifications sur l'évolution de la digestibilité de la matière organique durant le let cycle de différents éléments de la végétation sont ensuite envisagées : variabilité intraspécifique chez le dactyle, convergence entre espèces différentes poussant dans des conditions similaires (dactyle et fétuque des prés), comportements différents des communautés toutes espèces confondues. Sur la base de ces résultats, une représentation est proposée, permettant d'analyser, à l'échelle de l'individu, de la population ou de la communauté végétale, les modes d'action des facteurs de l'environnement liés aux conditions de milieu physique et aux pratiques agricoles.

SUMMARY

Patterns of action of organic fertilization on the vegetation of permanent pastures

The various levels at which organic fertilization affects the vegetation of permanent pastures was studied thanks to observations made on mown pastures in the Northern Alps. At the level of individual cocksfoot plants, changes were observed in the growth (lengths of green and senescent leaves) and in the morphology (proportion of stems, rate of senescence); at the level of the various cocksfoot populations, changes in demography (tiller mortality) and in structure (spatial arrangement of tillers); lastly, at the level of plant communities (all species considered together), changes in floristic composition and in structure (spatial distribution of individual plants of the various species). The consequences of these changes on the evolution of organic matter digestibility of various elements of the vegetation during the first growth cycle are considered next: intraspecific variability in cocksfoot, convergence of different species growing in similar conditions (cocksfoot and meadow fescue), different behaviour of plant communities (all species considered together). A diagram, based on these results, is proposed for the analysis, at the level of individual plants, of populations, or of plant communities, of the patterns of action of environmental factors linked to the physical conditions and to agricultural practices.