

# Digestibilité des espèces et communautés prairiales en fonction de la masse surfaccique des limbes

M. Duru

La digestibilité des graminées fourragères est prédite par espèce. Pour les prairies permanentes, les estimations de valeur pastorale sont basées sur des indices spécifiques fixés empiriquement. La masse surfaccique des feuilles, corrélée négativement à la digestibilité, permet de classer les espèces et de prendre en compte leurs caractéristiques morphologiques et leurs conditions de croissance, selon leurs caractéristiques morphologiques ou leur milieu.

## RÉSUMÉ

*Au cours d'une pousse de printemps, pour 3 graminées (dactyle, fétuque élevée et fétuque rouge) et 4 communautés prairiales de végétations très différentes, la digestibilité des limbes et leur masse surfaccique varient en sens inverse. Les limbes de dactyle ont une digestibilité moyenne plus élevée mais une masse surfaccique moyenne plus faible que ceux de la fétuque élevée et surtout de la fétuque rouge ; de même pour les communautés composées d'espèces caractéristiques d'habitats fertiles et peu fertiles. Ces résultats concordent avec des travaux sur les relations entre la masse surfaccique, l'anatomie et la composition chimique des limbes. Ils pourraient fournir un fondement à la classification empirique des espèces fourragères et pastorales (indices spécifiques).*

## MOTS CLÉS

Dactyle, digestibilité, fertilité du sol, fétuque élevée, fétuque rouge, fourrage, graminée, nutrition de la plante, structure de la végétation, valeur pastorale, végétation.

## KEY-WORDS

Cocksfoot, digestibility, forage, grass, pastoral value, plant nutrition, red fescue, soil fertility, sward structure, tall fescue, vegetation.

## AUTEUR

I.N.R.A. Station d'Agronomie, BP 27, F-31326 Castanet-Tolosan (fax : 05 61 73 55 37).

**D**e longue date, les espèces prairiales ont été classées de façon à calculer la charge animale potentielle des pâturages. Les espèces ont été notées à partir d'indices prenant en compte empiriquement la production de biomasse aérienne attendue et sa valeur présumée (digestibilité) pour l'alimentation des animaux (de VRIES et de BOER, 1959 ; DELPECH, 1960). Connaissant ces indices spécifiques, il est ainsi possible de calculer une valeur pastorale à partir de l'abondance des différentes espèces d'une prairie (DAGET et POISSONNET, 1971). Toutefois, les bases de cette classification, qui est empirique, restent à établir pour s'assurer qu'un usage généralisé de cette méthode soit possible. Cette note n'a comme objectif que de proposer quelques pistes d'études.

Généralement, les indices spécifiques attribués aux espèces fréquemment observées dans les milieux les plus fertiles sont plus élevés que ceux donnés aux espèces présentes dans les milieux peu fertiles. Du point de vue de la production de biomasse, cette classification est cohérente avec les études comparatives de croissance qui montrent que les espèces originaires d'habitat fertile (*Dactylis glomerata*, par exemple) ont une vitesse de croissance plus rapide que celles d'habitat pauvre (*Festuca rubra*, par exemple), que les disponibilités en éléments minéraux, azote en particulier, soient faibles ou élevées (BERENDSE *et al.*, 1992 ; VAN DER WERF *et al.*, 1993 ; GRANIER et LAURENT, 1994). Ces différences de comportement sont généralement associées à des différences de structure (surface de feuille relativement à la biomasse aérienne, masse surfacique des feuilles ; POORTER et REMKES, 1990). Les communautés prairiales caractéristiques d'habitat fertile ont alors une plus grande production de biomasse du fait d'une disponibilité en éléments minéraux plus élevée dans ces milieux, mais aussi parce que les espèces dominantes dans ce type d'habitat ont intrinsèquement une plus grande vitesse de croissance, au moins au cours de la phase reproductrice au printemps (DURU et CALVIÈRE, 1996). Cette classification des espèces est aussi cohérente avec les mesures de digestibilité de la végétation au stade végétatif de prairies très différentes quant à leur composition botanique. Les communautés prairiales correspondant aux milieux les plus pauvres ont une digestibilité plus faible (DURU, 1994). Pour des graminées prairiales issues d'habitats très différents mais cultivées en conditions de nutrition optimales pour leur croissance, il a été montré qu'au stade juvénile les différences de masse surfacique des limbes entre espèces sont corrélées à leur composition chimique et à leur anatomie (VAN ARENDONK et POORTER, 1994). Les espèces issues d'habitats fertiles ont les teneurs les plus élevées en azote organique et en minéraux, alors que les espèces provenant d'habitats peu fertiles ont les teneurs en lignine, en cellulose et en hémicellulose les plus élevées. En outre, les espèces provenant des habitats les moins fertiles ont une proportion plus élevée de sclérenchyme non veineux. Ces deux caractéristiques des limbes, teneur en lignine et en cellulose ainsi que proportion de sclérenchyme, concourent à diminuer la digestibilité (WILSON, 1993).

Nous nous proposons dans cette note de n'étudier que les relations entre les caractéristiques des limbes et leur digestibilité. Les résultats de la littérature présentés ci-dessus suggèrent en effet que, si l'on compare des espèces, la digestibilité est corrélée négativement à

la masse surfacique des limbes. Nous testerons cette hypothèse pour des communautés prairiales et des populations de graminées provenant d'habitats bien différenciés quant aux disponibilités en éléments minéraux, ou bien connues pour avoir des digestibilités différentes. A partir des valeurs moyennes observées au cours d'une pousse, nous analyserons dans quelle mesure ces résultats sont conformes à la classification des espèces à partir des indices spécifiques. Une difficulté de comparaison entre espèces tient au fait que les valeurs instantanées de la masse surfacique et de la digestibilité sont très dépendantes des conditions de croissance. Ainsi, la masse surfacique augmente quand le niveau de nutrition azotée du couvert végétal (SINCLAIR et HORIE, 1989 ; DURU *et al.*, 1995a) et la température diminuent (BUXTON et FALES, 1994). En revanche, si la digestibilité des organes varie peu en fonction du niveau de nutrition azotée (BUXTON et FALES, 1994), elle diminue lorsque la température augmente (NELSON et MOSER, 1994). Par conséquent, il importe de ne comparer que des couples de couverts végétaux dont les conditions de croissance (nutrition azotée, température) sont aussi voisines que possible.

## Matériel et méthodes

### ■ Les dispositifs expérimentaux

Afin de tester l'hypothèse émise pour des espèces ou groupes d'espèces correspondant à des habitats différents, nous avons réuni les données de trois dispositifs :

- Le premier dispositif de plein champ, situé près de Toulouse, concerne des populations de dactyle (cv. Lude), espèce fréquemment observée dans les milieux fertiles, et de fétuque élevée (cv. Clarine), espèce peu présente dans les prairies permanentes mais observée en bordure de rivière (HUBBARD cité par VAN ARENDONK et POORTER, 1994). Les semis ont été effectués sur deux parcelles contiguës à l'automne 1990 sur un sol limono-argileux. Un apport d'azote de 120 kg/ha a été effectué mi-février sur des placettes de 32 m<sup>2</sup> par culture.

- Un deuxième dispositif, en container, concerne des populations de dactyle et de fétuque rouge (espèces observées respectivement dans des milieux fertiles et déficients en éléments minéraux) prélevées dans la prairie de montagne D du troisième dispositif. Des talles de chacune des espèces ont été repiquées à la fin du mois d'octobre 1990 près de Toulouse. Les cultures ont été installées dans des containers de 1 836 cm<sup>2</sup> de surface et de 28 cm de profondeur (environ 3 000 talles/m<sup>2</sup> pour le dactyle et 3 500 talles/m<sup>2</sup> pour la fétuque rouge). Les containers, trois par espèce, ont été remplis d'une terre provenant de l'horizon 5-15 cm de la prairie C enrichie par un apport d'engrais mélangé à toute la terre. Un apport d'azote de 120 kg/ha a été effectué début février.

- Un troisième concerne quatre prairies permanentes, situées à 1 250 m d'altitude dans les Pyrénées centrales, sur un sol de dépôts

glaciaires. Elles ont été échantillonnées d'après leur histoire culturale, facteur dont nous avons montré précédemment l'incidence sur la composition botanique et la productivité des prairies (BALENT et DURU, 1984). Pour chacune de ces prairies A, B, C et D (par ordre de fertilité du sol décroissante), des placettes de 32 m<sup>2</sup> ont reçu annuellement au mois de mars un apport de P (60 kg/ha) et K (200 kg/ha) de 1985 à 1988. En outre, au mois de mars 1988, chacune des placettes a reçu un apport de 120 kg/ha d'azote. Cette procédure permet d'améliorer le niveau nutritionnel de la prairie sans beaucoup changer sa composition botanique à court terme (BALENT *et al.*, 1993).

## ■ Les mesures effectuées

Pour les études de populations, l'expérimentation a été initialisée par une coupe effectuée à la date de l'apport d'engrais (tableau 1). Pour les communautés, on peut considérer que mi-mars correspond au démarrage de la végétation à l'altitude considérée (DURU, 1987). A chaque date de mesure, quatre points quadrats de 0,25m<sup>2</sup> (dispositifs 1 et 3) ou de 96 cm<sup>2</sup> (dispositif 2) ont été coupés à environ 1 cm au dessus de la surface du sol une à deux fois par quinzaine, à des emplacements différents à chaque date. Les limbes verts ont été séparés des autres organes. Afin de calculer la masse surfacique, la surface foliaire a été mesurée par planimétrie (Li-Cor area meter LI 3000) sur des échantillons d'environ 500 cm<sup>2</sup> de limbes (et de folioles) pour les dispositifs 1 et 2, 200 pour le deuxième ; puis ces échantillons, ainsi qu'une partie de l'échantillon pour lequel les organes n'ont pas été séparés, ont été séchés durant 48 h à 80°C. A chaque date, une analyse de digestibilité par méthode enzymatique (AUFRÈRE, 1982) a été faite sur le mélange des 4 échantillons de limbes, ainsi qu'une analyse d'azote et de phosphore (troisième dispositif) sur les échantillons complets. La composition botanique des prairies permanentes a été contrôlée à la mi-juin 1988 par la méthode de la baïonnette (DAGET et POISSONNET, 1971) à partir de 50 points d'observations.

Les températures moyennes journalières pour chacun des dispositifs sont indiquées dans le tableau 1. Compte tenu de la pluviométrie, ainsi que de l'irrigation effectuée sur le deuxième dispositif, on peut considérer que l'alimentation hydrique n'a pas été limitante.

TABLEAU 1 : Présentation des dispositifs expérimentaux.

TABLE 1 : *Experimental lay-outs.*

Dispositif	Année	Date de semis ou repiquage	Date de fertilisation	Période de mesure		Température moyenne journalière (°C)
				Date	$\Sigma T^*$	
1	1991	octobre 1990	15 février 1991	11 mars- 29 avril	108-599	10,0
2	1992	octobre 1990	2 février 1992	20 mars- 28 avril	441-916	12,4
3	1988		10 mars 1988	7 avril- 16 mai	116-442	6,6

\* sommes de températures en degrés.jours depuis la date de fertilisation

## ■ Caractérisation des niveaux de nutrition minérale à partir des teneurs en éléments minéraux et de la biomasse

Les niveaux de nutrition du couvert végétal en azote et en phosphore sont calculés à partir des teneurs en éléments minéraux. La teneur critique en azote ( $N_c$ , en g N/100 g de biomasse) en fonction de la biomasse aérienne (MS en t/ha) est définie par la teneur au delà de laquelle tout apport d'azote supplémentaire se traduit par une augmentation de teneur sans augmentation de biomasse (LEMAIRE et SALETTE, 1984). Les paramètres de cette courbe sont similaires pour la plupart des espèces en C3 (LEMAIRE et SALETTE, 1984) :

$$N_c = 4,8 MS^{-0,32}$$

Le niveau de nutrition azotée ( $I_N$ ) est défini comme le rapport entre les teneurs observée ( $N_{obs}$ ) et optimale, soit :

$$I_N = 100 N_{obs} / (4,8 MS^{-0,32})$$

La même procédure est effectuée pour le phosphore en exprimant la teneur critique en P en fonction de la teneur en azote (SALETTE, 1990). On a alors le niveau de nutrition en phosphore ( $I_P$ ) :

$$I_P = 100 \times P_{obs} / (0,15 + 0,065 N_{obs}), \text{ P et N en g/100 g de biomasse (DURU et THÉLIER, 1996).}$$

Par définition, les niveaux de nutrition P et N sont non limitants pour des indices de 100.

## Résultats

TABLEAU 2 : Indices d'état nutritionnel du couvert végétal en azote ( $I_N$ ) et en phosphore ( $I_P$ ) pour les 2 groupes de populations et les 4 communautés prairiales (l'indice 100 indique un niveau de nutrition non limitant pour l'élément considéré).

TABLE 2 : *Nutritional indices of the sward for nitrogen ( $I_N$ ) and phosphorus ( $I_P$ ) for the 2 groups of populations and the 4 grassland communities (the value 100 of an index means that the nutritional level of the element concerned is non-limiting).*

### ■ Des niveaux de nutrition minérale comparables

Pour chacun des trois dispositifs, les niveaux de nutrition azotée des espèces ou groupes d'espèces sont similaires (tableau 2). Ils peuvent en outre être considérés comme non limitants pour la production de biomasse aérienne ( $94 < I_N < 99$ ). Il en est de même pour les niveaux de nutrition en phosphore des communautés prairiales du troisième

Dispositif	Année	n	Indice	Moyenne et (écart type) pour les populations ou communautés			
				A	B	C	D
1	1991	7	$I_N$	dactyle : 98 (2)	fétuque élevée : 99 (1)		
2	1992	5	$I_N$	dactyle : 94 (12)		fétuque rouge : 96 (3)	
3	1988	4	$I_N$	99 (1)	97 (3)	98 (3)	97 (3)
			$I_P$	122 (1,2)	116 (5)	102 (5)	107 (7,5)

Prairies	A	B	C	D		A	B	C	D
<b>Composition botanique :</b>					<b>Composition botanique :</b>				
- <i>Anthoxanthum odoratum</i>		48			- <i>Chaerophyllum aureum</i>	90			
- <i>Cynosurus cristatus</i>		50			- <i>Cerastium vulgatum</i>	42			
- <i>Dactylis glomerata</i>	70	66	66		- <i>Gallium mollugo</i>	48			
- <i>Festuca rubra</i>			52	37	- <i>Gallium verum</i>				42
- <i>Holcus lanatus</i>		54			- <i>Plantago lanceolata</i>				42
- <i>Lolium perenne</i>	78				- <i>Plantago major</i>	58	46		
- <i>Poa trivialis</i>	58				- <i>Ranunculus acris</i>	40			
- <i>Trisetum flavescens</i>		50	46	62	- <i>Rhinanthus minor</i>			56	54
- <i>Medicago lupulina</i>		40			- <i>Sanguisorba minor</i>			56	
- <i>Trifolium pratense</i>			38		- <i>Taraxacum officinalis</i>	62			
- <i>Trifolium repens</i>	84	34			<b>Nombre total d'espèces</b>	<b>29</b>	<b>34</b>	<b>37</b>	<b>42</b>
<b>Corrélations</b>	<b>A</b>	<b>B</b>	<b>C</b>	<b>D</b>					
<b>A</b>		0,54	0,22	0,03					
<b>B</b>			0,31	0,21					
<b>C</b>				0,65					

dispositif. Les compositions botaniques des 4 communautés sont très différentes. Peu d'espèces dominantes sont communes aux 4 communautés (tableau 3), ce qui est corroboré par les corrélations effectuées à partir des relevés complets de végétation. Les différences les plus importantes sont observées entre les communautés A et B d'une part, C et D d'autre part. On considérera par la suite deux groupes de communautés.

### ■ Les masses surfaciques des limbes et leurs digestibilités sont bien différenciées entre les espèces ou communautés végétales d'un même dispositif

Pour les populations, les masses surfaciques moyennes sont plus élevées pour la fétuque rouge et pour la fétuque élevée que pour le dactyle, respectivement d'un facteur de 1,4 et 1,9. Pour chaque population, les variations sont non significatives entre les différentes dates de mesure ( $P > 0,05$ , voir écarts types sur la figure 2). Si l'on considère que la fétuque rouge est située dans des milieux écologiques similaires à ceux de la fétuque ovine (ELBERSE et BERENDSE, 1993), le classement des 3 populations étudiées pour la masse surfacique de leurs limbes est identique à celui observé dans d'autres études (VAN ARENDONK et POORTER, 1994). Quant aux masses surfaciques moyennes des communautés, calculées pour les 4 dates de mesure, elles sont plus faibles pour les communautés A et B que pour les communautés C et D (tableau 4). Pour les 4 communautés, elles diminuent significativement en fonction du temps de repousse, de - 0,7 à - 1,4 g/m<sup>2</sup>.jour ( $P < 0,05$ ).

TABLEAU 3 : Principales espèces des 4 prairies (ne sont mentionnées que les espèces pour lesquelles la proportion de contacts est supérieure à 30%) et coefficients de corrélation entre le nombre de contacts de chaque espèce pour les prairies prises 2 à 2.

TABLE 3 : Main species of the 4 grassland communities (only those species are mentioned where the proportion of contacts exceeded 30%) and correlation coefficients between the number of contacts of each species in grassland taken 2 by 2.

TABLEAU 4 : Masse surfacique pour les 2 groupes de populations et les 4 communautés prairiales.

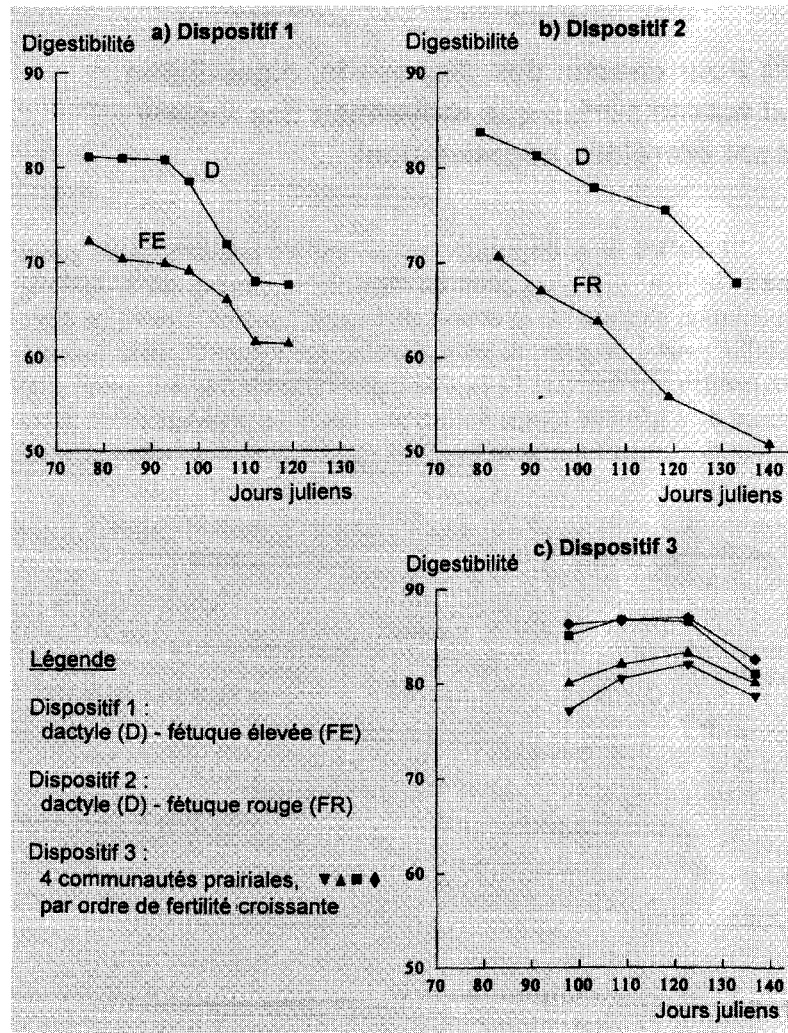
TABLE 4 : Specific leaf area weights in the 2 population groups and the 4 grassland communities.

Dispositif	Année	n	Moyenne (g/m <sup>2</sup> ) et (écart type) pour les populations ou communautés			
			A	B	C	D
1	1991	7	dactyle : 26,2 (0,9)		fétuque élevée : 38,4 (2,3)	
2	1992	5	dactyle : 31,5 (2,0)		fétuque rouge : 60,1 (9,2)	
3	1988	4	51,5 (11,3)	50,5 (13,0)	58,7 (11,4)	70,0 (12,0)

Un modèle linéaire étant établi en fonction du temps de pousse, la comparaison des paramètres de ce modèle pour les 4 communautés à ceux des sous-modèles concernant chacun des 2 groupes montre une différence significative de la pente et de l'ordonnée à l'origine ( $P < 0,05$ ).

FIGURE 1 : Digestibilité in vitro des limbes (g/100 g MS) selon la date de mesure pour a) des populations de dactyle et de fétuque élevée, b) des populations de dactyle et de fétuque rouge, c) 4 communautés prairiales de fertilités du sol différentes.

FIGURE 1 : In vitro digestibility of blades (g/100 g DM) according to date of measurement ; a) populations of cocksfoot and of tall fescue, b) populations of cocksfoot and red fescue, c) 4 grassland communities (different soil fertilities).



Conformément à la littérature, la digestibilité des limbes des populations de graminées diminue beaucoup entre chaque date de mesure. Elle baisse de 0,2 à 0,3 points par jour au cours de la période d'étude, mais les courbes d'un même dispositif ont même allure. La comparaison de deux populations pourrait alors se limiter à la différence d'ordonnée à l'origine dans le cas d'un ajustement linéaire entre la digestibilité et le temps de pousse. Dans la mesure où les courbes ne sont pas toujours assimilables à des droites, nous avons, pour simplifier, retenu la digestibilité moyenne observée au cours de la pousse. La digestibilité des limbes du dactyle est supérieure à celle des limbes de la fétuque élevée (+ 8,4 ± 2,0 points, figure 1a) et de la fétuque rouge (+ 15,7 ± 2,4 points, figure 1b), quelles que soient les dates de mesure. Pour chaque communauté, la digestibilité des limbes varie peu au cours de la période d'étude. Elle est significativement plus élevée en A et B qu'en C et D ( $P < 0,05$ , figure 1c).

### ■ Pour chacun des dispositifs, digestibilité et masse surfacique moyennes des limbes sont corrélées négativement

Pour les deux dispositifs concernant les populations de graminées, la réduction d'un point de digestibilité correspond à une augmentation similaire de la masse surfacique (environ 1 point de digestibilité pour 1,66 g/m<sup>2</sup> de masse surfacique (figure 2)). Pour les communautés, un écart de 1 point de digestibilité correspond à une différence de 4 g/m<sup>2</sup> de masse surfacique. Les deux populations de dactyle ont des masses surfaciques et des digestibilités des limbes proches.

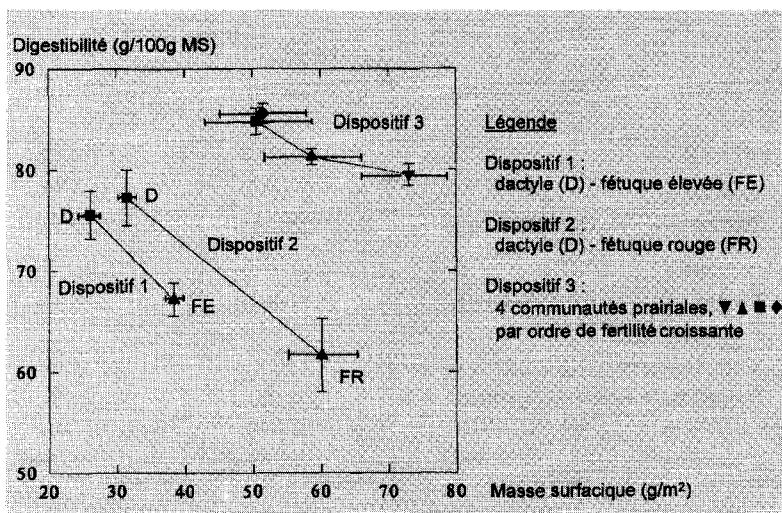


FIGURE 2 : Digestibilité *in vitro* moyenne des limbes en fonction de leur masse surfacique moyenne pour des populations de dactyle et de fétuque élevée, des populations de dactyle et de fétuque rouge, et 4 communautés prairiales (les points d'un même dispositif expérimental sont reliés).

FIGURE 2 : Mean *in vitro* digestibility of blades according to their mean specific area weight for cocksfoot and tall fescue populations, cocksfoot and red fescue populations, and 4 grassland communities (points belonging to the same experimental layout are linked together).



## Discussion

### ■ Les masses surfaciques des limbes permettent de classer les espèces et les communautés végétales

Comme les états nutritionnels entre populations ou communautés d'un même dispositif sont similaires, les différences de masse surfacique correspondantes peuvent être imputées à des caractéristiques ontogéniques des espèces et non à des différences de nutrition minérale. Au sein de chacun des trois dispositifs, on observe que la digestibilité moyenne des limbes est d'autant plus élevée que leur masse surfacique moyenne est faible. Ces résultats sont donc cohérents avec les conclusions de travaux concernant les relations entre la masse surfacique, l'anatomie et la composition chimique des limbes (VAN ARENDONK et POORTER, 1994). Ils vérifient l'hypothèse formulée en introduction. **La masse surfacique constitue donc un critère permettant de différencier les espèces prairiales selon leur digestibilité**, du moins celle des limbes. **Le classement des populations est partiellement cohérent avec les indices spécifiques utilisés** (DELPECH, 1960) : 5 (note maximale) pour le dactyle et la fétuque élevée, 2 pour la fétuque rouge. La plus grande vitesse de croissance de la fétuque élevée relativement au dactyle (DURU *et al.*, 1995a) peut expliquer que la même note ait été retenue bien que la digestibilité de la fétuque soit plus faible. Le classement des 4 communautés, sur la base de la masse surfacique de leur feuille, est en revanche identique à celui effectué à partir des valeurs pastorales : 67, 64, 55 et 51 respectivement pour les communautés A, B, C et D. Dans ce cas, la bonne cohérence provient vraisemblablement du fait que les communautés qui ont les digestibilités les plus élevées sont aussi celles où la vitesse de croissance est la plus rapide (DURU *et al.*, 1994).

### ■ Les conditions de croissance (température, azote) influent sur les valeurs instantanées de masse surfacique et de digestibilité

La comparaison des 3 dispositifs doit être effectuée avec prudence car la durée de l'étude, ainsi que les conditions de croissance, notamment la température, sont très différentes. La supériorité de digestibilité des limbes pour les communautés prairiales relativement aux cultures pures provient vraisemblablement des fortes différences dans les conditions de croissance qui ont prévalu entre les différents dispositifs. En effet, ces différences peuvent largement être imputées à la température qui a pour effet d'augmenter la lignification des tissus (NELSON et MOSER, 1994). Des travaux antérieurs ont estimé à 8 points la diminution de digestibilité lorsque la température moyenne s'élève de 10°C (DEINUM et DIRVEN, 1970). En outre, les observations des communautés prairiales s'arrêtent avant l'élongation des tiges de graminées, alors que celles concernant les populations se poursuivent jus-

qu'au début de l'épiaison. Les valeurs inférieures de digestibilité observées pour la fétuque élevée et la fétuque rouge comparativement au dactyle sont conformes aux observations sur la plante entière au stade feuillu (DEMARQUILLY *et al.*, 1978 ; FRAME, 1989) ou pour les feuilles (DURU *et al.*, 1995b). Les évolutions différentes de digestibilité entre les communautés et les cultures pures peuvent être en partie interprétées par les taux de renouvellement des feuilles. En effet, pour les graminées, il a été montré que la digestibilité des limbes de rangs successifs diminue en relation avec un changement de composition anatomique (WILSON, 1976). Pour le dactyle et la fétuque élevée, nous avons montré qu'il s'écoule respectivement en moyenne 500 et 600 degrés-jours (°j) entre l'apparition d'une feuille et le début de sa sénescence (DURU *et al.*, 1993). Pour la fétuque rouge, les valeurs sont intermédiaires (DURU, non publié). Comme la durée entre le premier et le dernier contrôle pour les cultures pures a été d'environ 500 °j, on peut considérer que, dans ces conditions, le renouvellement des limbes a été important, ce qui explique une diminution rapide de la digestibilité. Au contraire, pour les études de communautés, on peut considérer que le taux de renouvellement est plus faible puisqu'il s'est écoulé environ 300 °j entre la première et la quatrième date.

Les différences de digestibilité et de masses surfaciques entre les communautés A-B et C-D sont plus faibles que celles observées entre les populations de dactyle et de fétuque rouge, alors que ces deux espèces sont bien représentées dans l'une ou l'autre des communautés. Sachant que les dicotylédones sont généralement plus digestibles que les graminées (HACKER et MINSON, 1981), ces faibles différences peuvent provenir du fait que les communautés sont constituées d'une proportion variable de graminées et de dicotylédones. En outre, comme les deux espèces étudiées représentent les extrêmes d'un gradient de masse surfacique (POORTER et REMKES, 1990) et que certaines graminées sont communes aux différentes communautés, les différences entre communautés sont nécessairement plus faibles qu'entre les deux espèces considérées.

## Conclusion

Pour trois graminées, nous avons montré qu'au cours d'une pousse, les moyennes de la digestibilité et de la masse surfacique des limbes sont corrélées négativement. Cette relation a aussi été observée pour des prairies composées de graminées et de dicotylédones très différentes. Sous réserve de confirmation pour un plus grand nombre d'espèces, **ces résultats pourraient alors fournir un fondement à la classification empirique des différentes espèces fourragères et pastorales utilisée pour calculer des valeurs pastorales** (DAGET et POISSONNET, 1971). En effet, un même critère, la masse surfacique, permet de différencier les espèces prairiales à la fois selon leur digestibilité comme nous l'avons vu, mais aussi selon leur potentiel de croissance (LAMBERS et POORTER, 1992 ; VAN DER WERF *et al.*, 1993).

Accepté pour publication, le 10 janvier 1997.

## Remerciements

Nous remercions I. CALVIÈRE et L. SOS pour leur participation à ce travail.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AUFRÈRE J. (1982) : "Etude de la prévision de la digestibilité des fourrages par une méthode enzymatique", *Annales Zootechniques*, 31, 111-130.
- BALENT G., DURU M. (1984) : "Influence des modes d'exploitation sur les caractéristiques et l'évolution des surfaces pastorales", *Agronomie*, 4, 113-124.
- BALENT G., DURU M., MAGDA D. (1993) : "Pratiques de gestion et dynamique de la végétation des prairies permanentes. Une méthode de diagnostic agroécologique, une application aux prairies de l'Aubrac et de la vallée de l'aveyron", *Etudes et recherches sur les systèmes agraires et le développement*, 27, 283-302.
- BERENDSE F., ELBERSE W.T., GEERTS R.H. (1992) : "Competition and nitrogen loss from plants in grassland ecosystems", *Ecology*, 73, 46-53.
- BUXTON D.R., FALES S.L. (1994) : "Plant environment and quality", *Forage quality, evaluation and utilization*, Ed. G.C. Fahey *et al.*, 155-199.
- DAGET P., POISSONNET P. (1971) : "Une méthode d'analyse phytosociologique des prairies. Critères d'application", *Annales agronomiques*, 22, 5-41.
- DEINUM B., DIRVEN J. G. (1970) : "The effect of temperature on the digestibility of grasses. An analysis", *Forage Res.*, 3, 1-17.
- DELPECH R. (1960) : "Critères de jugement de la valeur agronomique des prairies", *Fourrages*, 4, 83-96.
- DEMARQUILLY C., ANDRIEU J., SAUVANT D. (1978) : "Tableaux de la valeur nutritive des aliments", *Alimentation des ruminants*, Versailles, INRA Publications, Route de Saint Cyr, 78000 Versailles, 519-562.
- DURU M. (1987) : "Croissance hivernale et printanière de prairies permanentes pâturées en montagne. I- Ecophysologie du dactyle", *Agronomie*, 7 (1), 41-50.
- DURU M. (1994) : "Mineral nutrition status botanical composition of pastures. II - Effect on herbage nitrogen content and digestibility", *European Journal of Agronomy*, 3, 125-133.
- DURU M., CALVIÈRE I. (1996) : "Effet des niveaux de nutrition en phosphore et en azote et de la composition botanique de communautés prairiales sur l'accumulation de biomasse au printemps", *Agronomie* (accepté).
- DURU M., THÉLIER L. (1996) : "N and P-K status of herbage : use for diagnosis of grasslands", *Diagnostic procedures for crop N management and decision making*, "Sciences Update", ed. INRA (sous presse).
- DURU M., JUSTES E., LANGLET A., TIRILLY V. (1993) : "Comparaison des dynamiques d'apparition et de mortalité des organes de féruque élevée, dactyle et luzerne (feuilles, talles et tiges)", *Agronomie*, 13, 237-252.
- DURU M., BALENT G., LANGLET A. (1994) : "Mineral nutrition status and botanical composition of pastures. I - Effect on herbage accumulation", *European Journal of Agronomy*, 3, 43-51.

- DURU M., DUCROCQ H., TIRILLY V. (1995a) : "Modeling growth of cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.) and tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.) at the end of spring in relation to herbage nitrogen status", *Journal of plant nutrition*, 18, 2033-2047.
- DURU M., CALVIÈRE I., TIRILLY V. (1995b) : "Evolution de la digestibilité in vitro du dactyle et de la féruque élevée au printemps", *Fourrages*, 141, 63-74.
- ELBERSE W.T., BERENDSE F. (1993) : "A comparative study of the growth and morphology of height grass species from habitats with different nutrient availabilities", *Functional Ecology*, 7, 223-229.
- FRAME J. (1989) : "Herbage productivity of a range of grass species under a silage cutting regime with high fertilizer nitrogen application", *Grass Forage Sci.*, 44, 267-276.
- GRANIER E., LAURENT G. (1994) : "Leaf anatomy, specific leaf mass and water content in congeneric annual and perennial grass species", *New phytol.*, 128, 725-736.
- HACKER J.B., MINSON D.J. (1981) : "The digestibility of plant parts", *Herb. Abstr.*, 51, 459-482.
- LAMBERS H., POORTER H. (1992) : "Inherent variation in growth rate between higher plants : a search for physiological causes and ecological consequences", *Advances in Ecological Research*, 23, 187-261.
- LEMAIRE G., SALETTE J. (1984) : "Relation entre dynamique de croissance et dynamique de prélèvement d'azote pour un peuplement de graminées fourragères. I - Etude de l'effet du milieu", *Agronomie*, 4, 423-430.
- NELSON C.J., MOSER L.E. (1994) : "Plant factors affecting forage quality", *Forage quality, evaluation and utilization*, Ed G.C. Fahey Jr. et al., 115-154.
- POORTER H., REMKES C. (1990) : "Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate", *Oecologia*, 83, 553-559.
- SALETTE J. (1990) : "The effect of level of nitrogen nutrition upon mineral content and removal in grasses and wheat", *Fertilizer Research*, 26, 229-235.
- SINCLAIR T.R., HORIE T. (1989) : "Leaf nitrogen, photosynthesis and radiation use efficiency : a review", *Crop Sci.*, 29, 90-98.
- VAN ARENDONK J.J.C.M., POORTER M. (1994) : "The chemical composition and anatomical structure of leaves of grass species differing in relative growth rate", *Plant, Cell and Environment*, 17, 963-970.
- DE VRIES D.M., DE BOER T. (1959) : "Methods used in botanical grassland research in the Netherlands and their applications", *Herbage Abstracts*, 29, 1-7.
- VAN DER WERF A., VISSER A.J., SCHIEVING F., LAMBERS H. (1993) : "Evidence for optimal partitioning of biomass and nitrogen at a range of nitrogen availabilities for a fast-growing and slow-growing species", *Functional Ecology*, 7, 63-74.
- WILSON J.R. (1976) : "Variation of leaf characteristics with level of insertion on a grass tiller. I -Development rate, chemical composition and dry matter digestibility", *Aust. J. agric. Res.*, 27, 343-354.
- WILSON J.R. (1993) : "Organization of forage plant tissues", *Forage cell wall structure and digestibility*, Eds H.J. Jung, D.R. Buxton, R.D. Hatfield, J. Ralph, 1-3.

## SUMMARY

***Digestibility of grassland species and communities according to specific leaf area weight***

The digestibility of forage grasses is generally determined at the level of the species. In permanent pastures, the pastoral value is often estimated from empirically fixed specific indices. It has been shown that the specific weight of the leaf area is negatively correlated with digestibility ; this makes it possible to classify the species according to their morphological characteristics and to the ecological conditions of their habitats. The relationship between leaf blade digestibility and the specific weight of their area was studied on three grasses (cocksfoot, tall fescue, red fescue) and on four grassland communities with great differences in their botanical composition, during spring growth. In both cases the relationship was negative. Cocksfoot had a mean higher digestibility but a mean lower specific area weight of blades than tall fescue and especially than red fescue. The same applied to grassland communities characteristic of respectively nutrient-rich and nutrient-poor habitats. These results agree with those obtained earlier on the relationship between specific leaf area weight and blade anatomy and chemical composition. They could provide an ecological basis to improve the empirical classification of grassland species (specific indices) used to calculate pastoral values.