

La diversité spécifique dans le fourrage : conséquences sur la valeur alimentaire

R. Baumont¹, J. Aufrère¹, V. Niderkorn¹, D. Andueza¹,
F. Surault², J.-R. Peccatte³, L. Delaby⁴, P. Pelletier⁵

1 : INRA Unité de Recherches sur les Herbivores, 63122 Saint-Genès Champanelle ; baumont@clermont.inra.fr

2 : INRA, Unité de Recherches Pluridisciplinaire Prairies et Plantes Fourragères, 86600 Lusignan ;

3 : INRA, Domaine expérimental du Pin au Haras, 61310 Exmes ;

4 : INRA, UMR Production du Lait, 35590 Saint-Gilles ;

5 : ARVALIS – Institut du Végétal, Ferme expérimentales des Bordes, 36120 Jeu-les-Bois.

Résumé

Les fourrages issus des prairies diversifiées (prairies temporaire multispécifiques, prairies naturelles et autres surfaces toujours en herbe) représentent les deux tiers des fourrages utilisés dans l'alimentation des herbivores. Optimiser la gestion de ces surfaces auxquelles on reconnaît de nombreux intérêts agronomiques et écologiques nécessite de bien connaître leur valeur alimentaire.

La valeur alimentaire d'une prairie diversifiée va dépendre en premier lieu de la composition du mélange d'espèces et de la valeur de ces espèces. Pour les associations semées qui utilisent généralement des graminées de bonne valeur alimentaire, la part de légumineuses, en faisant varier les teneurs en parois végétales et en matières azotées, va être souvent déterminante pour l'ingestibilité et la valeur azotée du fourrage. La digestibilité dépendra dans une moindre mesure de la composition du mélange.

Pour les prairies permanentes, les conditions de milieu et le mode de conduite de la prairie déterminent la composition botanique, et dans une large mesure la valeur alimentaire. Celle-ci dépend d'une part du type de graminées - les espèces n'ont pas la même valeur selon qu'elles présentent une stratégie de capture ou de conservation des ressources - et d'autre part de la proportion et du type de dicotylédones.

La valeur des graminées natives est moins bien connue que celle des graminées sélectionnées. Il en est de même de la valeur des dicotylédones non légumineuses, en particulier pour le rôle de certains composés secondaires pouvant améliorer l'utilisation de l'azote et réduire les rejets de méthane. Il est nécessaire de mieux comprendre les interactions entre plantes sur la digestion et l'ingestion des animaux. Dans les prairies diversifiées, cette dernière peut être stimulée dans la mesure où les animaux peuvent, par leurs choix alimentaires, constituer eux-mêmes leur ration.

A l'échelle de la saison de pâturage et du système fourrager, l'intérêt des prairies diversifiées réside dans une plus grande souplesse d'utilisation du fait d'une valeur alimentaire qui peut être plus stable dans le temps.

Introduction

Les prairies diversifiées au sens large comprennent les surfaces toujours en herbe et les prairies temporaires multispécifiques. Avec respectivement 9,9 et 1,9 Millions d'ha, elles représentent 87% des 14,7 M d'ha de la surface fourragère en France. D'après les estimations de Agreste (2006), la production récoltée sur ces surfaces en 2006 s'élevait respectivement à 42 et à 12 M de tonnes de matière sèche soit au total les deux tiers de la production fourragère. Ces chiffres montrent que la majeure partie des fourrages consommés par les troupeaux d'herbivores en France est constituée de mélanges d'espèces plus ou moins complexes : de quelques espèces pour les prairies semées jusqu'à 100 espèces environ pour les prairies permanentes les plus diversifiées.

On reconnaît aujourd'hui de nombreux intérêts agronomiques, écologiques et zootechniques aux prairies diversifiées : par exemple une possible meilleure persistance et résistance aux aléas (ALARD et BALENT, 2007), un rôle dans la conservation de la biodiversité végétale et animale associée (DUMONT *et al.*, 2007), des effets bénéfiques pour les qualités sensorielles et nutritionnelles des produits animaux ainsi que pour la santé animale (revue de FARRUGGIA *et al.*, 2008). Pour optimiser la gestion des surfaces de prairies diversifiées, il apparaît donc important de bien caractériser leur intérêt pour la nutrition des herbivores. En particulier, au plan de la valeur alimentaire, les références disponibles aussi bien pour les prairies permanentes que pour les prairies multispécifiques sont nettement moins nombreuses que pour les fourrages cultivés en espèces pures. Ainsi, par exemple dans les Tables INRA récemment mises à jour (BAUMONT *et al.*, 2007), les prairies permanentes ne sont décrites qu'à travers 28 fourrages verts types, alors que les graminées et les légumineuses fourragères le sont respectivement à travers 147 et 52 fourrages de référence. Il est clair que cela est insuffisant pour décrire la variabilité des prairies permanentes présentes en France.

Analyser le rôle de la diversité spécifique sur la valeur alimentaire des fourrages nécessite d'acquérir une meilleure connaissance i) de la valeur alimentaire des espèces présentes dans les fourrages diversifiés en particulier les graminées natives, certaines légumineuses et dicotylédones (comment se situe-t-elle par rapport aux espèces fourragères bien connues ?, comment évolue-t-elle avec la phénologie ?...), et ii) des interactions et des effets associatifs pouvant intervenir entre ces différentes plantes au niveau de leur digestion et de l'ingestion. Dans ce texte, nous ferons le point sur ces questions, puis nous rapporterons quelques résultats d'études plus globales menées sur des mélanges semés et des prairies permanentes. Au préalable, il nous faut rappeler brièvement les principaux processus déterminant la valeur alimentaire des plantes fourragères qui s'appliquent également aux prairies diversifiées.

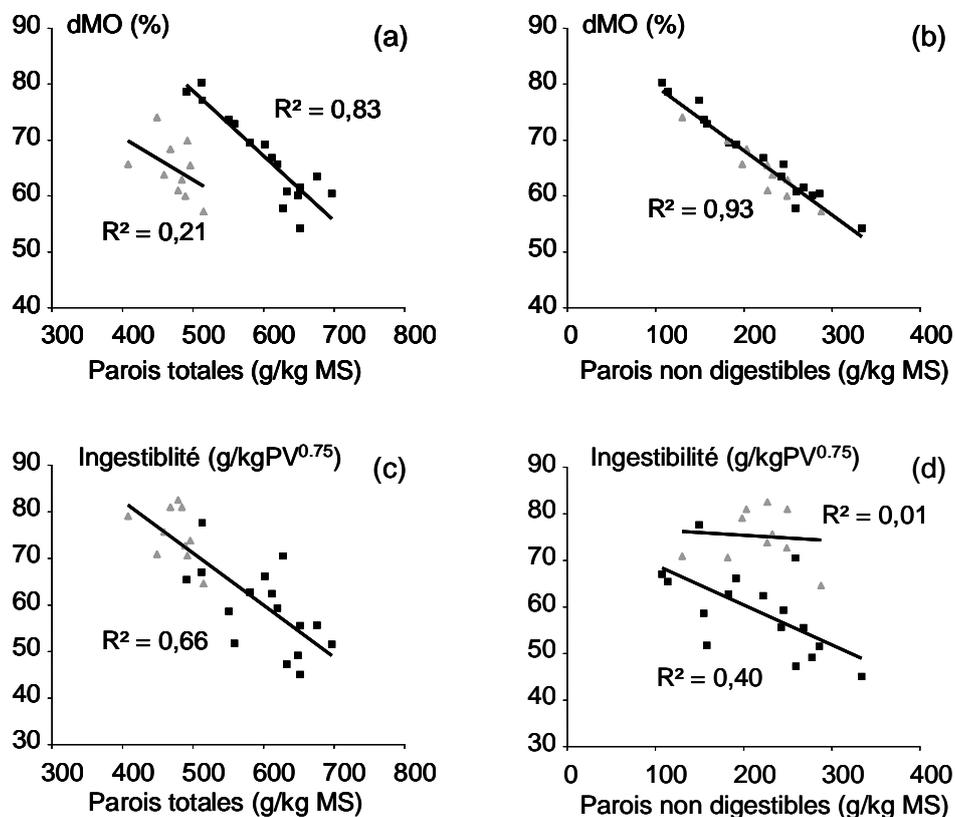
1. Principaux processus déterminant la valeur alimentaire des graminées et des légumineuses

La valeur alimentaire des plantes fourragères de type graminées et légumineuses dépend en premier lieu de leur composition en organes (feuilles/tiges) en tissus (parenchyme/sclérenchyme) et *in fine* en constituants biochimiques. Schématiquement, on peut distinguer les constituants intracellulaires, dont la digestibilité vraie est totale (sucres, fructosanes) ou très élevée (lipides, matières azotées), et les parois cellulaires dont les deux constituants essentiels, la cellulose et les hémicelluloses, ont une digestibilité qui varie entre 90% et 40% selon qu'elles sont plus ou moins incrustées de lignine (DEMARQUILLY et ANDRIEU, 1988). Celle-ci est non seulement indigestible, mais elle constitue une barrière à la digestion des parois du fourrage par les microbes du rumen. La **digestibilité d'une plante fourragère**, et par conséquent sa valeur énergétique, dépend donc essentiellement de la **teneur en parois végétales et de leur digestibilité**. Ainsi, la digestibilité de la matière organique est étroitement liée à la teneur en parois indigestibles présente dans la plante (BAUMONT *et al.*, 2007 ; Figure 1b), les graminées et les légumineuses s'inscrivant dans la même relation. En effet, à stade de développement comparable, les légumineuses sont moins riches en parois végétales que les graminées, mais la digestibilité de leurs parois végétales est plus faible. En définitive, leurs digestibilités sont proches (Figure 1a).

Teneur en parois et digestibilité des parois évoluent dans la plante selon des processus dépendant du temps. Au cours d'un cycle de pousse, la teneur en parois végétales augmente avec la croissance de la plante, et la digestibilité des parois diminue avec le vieillissement des tissus (DURU *et al.*, 2008). On comprend donc aisément la diminution de digestibilité avec l'âge de la plante, ou le stade de

végétation au cours des cycles reproducteurs. Lente tant que la plante est végétative, la diminution de digestibilité s'accélère pour les graminées à partir de la montaison. Elle est plus linéaire pour les légumineuses.

FIGURE 1 – Relations entre la digestibilité de la matière organique (dMO) ou l'ingestibilité des fourrages verts et leurs teneurs en parois végétale totales (a, c) ou en parois végétales non digestibles (b, d). (carrés noirs = graminées ; triangles gris = légumineuses. Données issues de BAUMONT *et al.*, 2007).



L'ingestibilité d'une plante dépend en large partie de son **effet d'encombrement** (BAUMONT *et al.*, 2000). Celui-ci est proportionnel au temps de séjour du fourrage dans le rumen, qui dépend du temps nécessaire à sa digestion par les micro-organismes et à sa réduction en petites particules pouvant être évacuées dans la suite du tube digestif. Ce temps de séjour, qui peut être mesuré directement *in vivo* ou estimé à partir de la cinétique de dégradation du fourrage mesurée *in situ*, (BAUMONT *et al.*, 2002, 2005) est étroitement lié à la **teneur en parois végétales** du fourrage. Il s'en suit que l'ingestibilité est significativement liée à ce critère, graminées et légumineuses s'inscrivant dans une même relation (Figure 1c). Ainsi, à même digestibilité ou teneur en parois indigestibles, les légumineuses sont plus ingestibles que les graminées du fait de leur teneur en parois végétales plus faible (Figure 1d). Il faut noter que les relations sont moins précises pour l'ingestibilité que pour la digestibilité. En effet, les déterminants de l'ingestibilité sont plus complexes que ceux de la digestibilité, les variations entre animaux étant plus importantes et d'autres facteurs comme par exemple la teneur en matière sèche du fourrage ou des facteurs environnementaux pouvant jouer un rôle important.

La **valeur azotée** des plantes fourragères dépend de la **teneur en matières azotées totales** qui affecte surtout la **valeur PDIN**, de la **digestibilité** qui affecte directement la **valeur PDIE** et de la **dégradabilité dans le rumen des matières azotées** qui affecte la **valeur PDIA**. Ainsi, la valeur azotée diminue avec l'âge de la plante au fur et à mesure que la teneur et la dégradabilité des matières azotées, et que la digestibilité diminuent. Cette diminution est généralement plus lente pour les légumineuses que pour les graminées. Pour ces dernières, la fertilisation influence leur valeur azotée à travers ses effets sur la teneur en matières azotées. Récemment, les effets de la famille botanique, du cycle et du stade de végétation sur la dégradabilité des matières azotées ont été quantifiés à partir de l'analyse d'une base de données (NOZIÈRES *et al.*, 2007). La dégradabilité des matières azotées augmente de façon curvilinéaire avec la teneur en matières azotées du fourrage. A

même teneur en matières azotées, la dégradabilité des graminées au premier cycle est plus élevée de 4 points par rapport à celle des repousses, celle des légumineuses étant intermédiaire. En conséquence pour une même teneur en matières azotées, la valeur PDIE des légumineuses sera légèrement supérieure à celle de graminées exploitées au premier cycle.

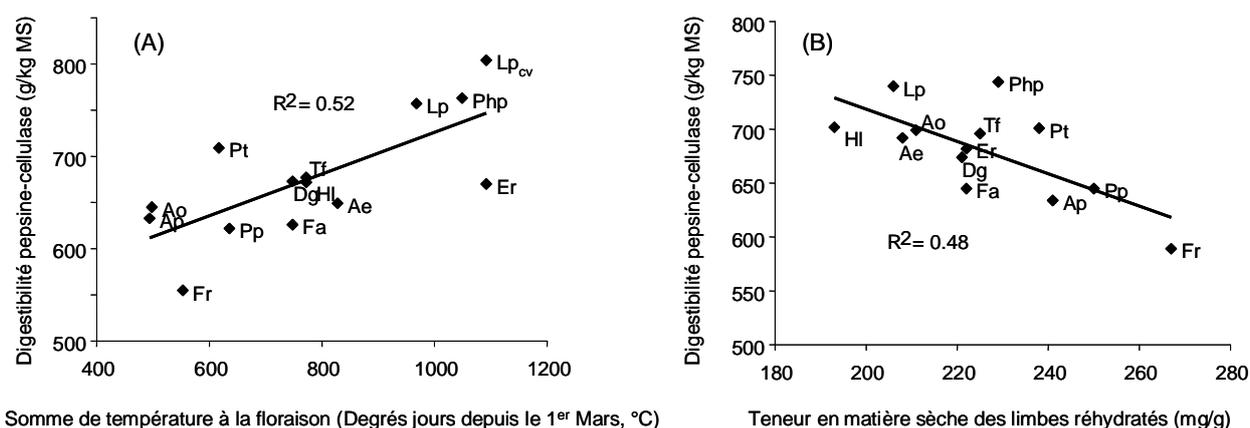
2. Les processus spécifiques aux fourrages diversifiés

La diversité spécifique dans le fourrage va influencer sa valeur alimentaire, en raison des différences de valeur entre espèces à un même stade phénologique et des différences de stade de maturité entre espèces à même date de mesure. Il importe donc de bien caractériser **les valeurs des espèces constituant le mélange**. Ces valeurs et la composition du mélange vont déterminer pour une large part la valeur alimentaire d'une prairie diversifiée. De plus, **des effets associatifs** peuvent moduler des réponses que l'on suppose *a priori* additives, en particulier lorsque des composés secondaires agissant sur les processus digestifs sont présents dans certaines plantes du mélange.

2.1. La variabilité de la digestibilité entre espèces et le rôle de la phénologie

A même stade phénologique la digestibilité peut varier de façon importante entre espèces de graminées sélectionnées. Ainsi, au stade début épiaison, la digestibilité *in vivo* peut varier de 10 points, entre 77% pour le ray-grass anglais et 67% pour la fléole (Tables INRA, BAUMONT *et al.*, 2007). A même date, il peut exister une différence de digestibilité entre espèces de 18 points comme par exemple entre le nard raide et le ray-grass anglais dans les études *in vitro* synthétisées par BRUINENBERG *et al.* (2002). La diminution de la digestibilité des graminées au cours du premier cycle de végétation avec l'avancée du stade phénologique va être d'autant plus rapide que l'espèce est précoce. Ainsi, alors que la digestibilité du vulpin et du dactyle sont équivalentes lorsqu'on les compare à un stade végétatif, la digestibilité du vulpin, graminée très précoce, sera de 10 points inférieure à celle du dactyle lorsqu'on les compare 4 semaines après l'épiaison du dactyle (SCHUBIGER *et al.*, 2001). Récemment, la valeur nutritive de 13 espèces natives de graminées retrouvées communément dans les prairies permanentes a été étudiée selon 2 niveaux de fertilisation azotée et 2 rythmes de coupe (PONTES *et al.*, 2007a). La digestibilité, mesurée par la méthode pepsine-cellulase, variait en premier lieu avec l'espèce végétale, alors que la teneur en azote total dépendait d'abord de la conduite (fertilisation et rythme de coupe). Les plus fortes valeurs moyenne de digestibilité au cours de la saison ont été mesurées pour les espèces à phénologie tardive comme le ray-grass et la fléole (*Phleum pratense*) et les plus faibles pour les espèces de phénologie précoce comme la féтуque rouge (*Festuca rubra*) et le pâturin des prés (*Poa pratensis*) (Figure 2a).

FIGURE 2 – Relations entre la digestibilité mesurée avec la méthode pepsine-cellulase et (A) la somme de température à la floraison, (B) le taux de matière sèche des feuilles pour 13 espèces de graminées natives des prairies permanents : *Alopecurus pratensis* (Ap), *Anthoxanthum odoratum* (Ao), *Arrhenatherum elatius* (Ae), *Dactylis glomerata* (Dg), *Elytrigia repens* (Er), *Festuca arundinacea* (Fa), *Festuca rubra* (Fr), *Holcus lanatus* (Hl), *Lolium perenne* (Lp), *Lolium perenne cultivar* (Lpcv), *Phleum pratense* (Php), *Poa pratensis* (Pp), *Poa trivialis* (Pt) et *Trisetum flavescens* (Tf) (d'après Pontes *et al.* (2007a) et Pontes *et al.* (2007b)).



Les différences de valeur nutritive observées entre graminées peuvent s'interpréter à la lumière des stratégies d'espèces vis-à-vis des ressources en réponse aux conditions de milieu et d'exploitation. Deux grandes stratégies peuvent être distinguées (revue de DURU *et al.*, 2007) : l'une correspond à un investissement fort dans la capture des ressources minérales et caractérise les espèces adaptées aux milieux riches et à des fréquences de défoliation élevées (*Lolium perenne*, *Dactylis glomerata*, *Poa trivialis*), l'autre correspond à la conservation des ressources et caractérise les espèces adaptées à des milieux plus pauvres et à une fréquence de défoliation plus faible (*Agrostis capillaris*, *Festuca rubra*, *Brachypodium pinnatum*). Les espèces orientées vers la capture des ressources sont caractérisées par une croissance rapide, une surface d'échange avec le milieu élevée et un recyclage rapide de organes. Elles développent moins de parois végétales et plus d'éléments cytoplasmiques comme les protéines. A même biomasse, leur teneur en parois végétales sera plus faible (ANSQUER *et al.*, 2004) et la digestibilité de ces parois plus élevée (AL HAJ KHALED *et al.*, 2006) que celle des espèces à stratégie de capture des ressources. Avant la floraison, leur valeur alimentaire sera généralement plus élevée que celle des espèces à stratégie de conservation de la ressource, l'évolution du rapport feuilles/tiges pouvant réduire fortement ces différences à partir de la floraison. Les stratégies d'espèces vis-à-vis des ressources peuvent être décrites à l'aide de « traits » foliaires, en particulier la surface spécifique foliaire, la teneur en matière sèche des limbes réhydratés ou la durée de vie des feuilles. Ainsi, CRUZ *et al.* (2002) puis ANSQUER *et al.* (2004) ont proposé une typologie des graminées qui distinguent quatre classes basées sur la teneur en matière sèche des limbes. Les travaux de LOUAULT *et al.* (2005) à l'échelle de la communauté et de PONTES *et al.* (2007b) pour les espèces confirment les liaisons entre les traits foliaires et la digestibilité (Figure 2b).

La digestibilité des dicotylédones est également très variable selon les espèces. La baisse de digestibilité des légumineuses au cours de la saison est plus faible que celle des graminées, en particulier pour le trèfle blanc qui développe très peu de tiges. La digestibilité de certaines espèces diverses (dicotylédones hors légumineuses), comme par exemple la renouée rampante, peut être élevée et équivalente à celle du ray-grass (revue de BRUINENBERG *et al.*, 2002). De même, la digestibilité du pissenlit est similaire à celle des graminées au stade végétatif et ne diminue pas avec l'avancée du stade de végétation (SCHUBIGER *et al.*, 2001). *A contrario*, certaines dicotylédones de la famille des ombellifères, caractérisées par des grosses tiges fibreuses, et d'autres espèces spécifiques de montagne en zones humides comme la renouée bistorte présentent des diminutions rapides de digestibilité avec l'avancée du stade (DACCORD *et al.*, 2006). Au sein d'une même communauté, une convergence de comportement est observée entre les graminées et les dicotylédones avec une forte corrélation entre la digestibilité des feuilles de dicotylédones et de graminées (DURU *et al.*, 2007). Pour ces plantes diverses, la classification fonctionnelle se base actuellement sur la présence ou non d'une tige au stade végétatif (ANSQUER *et al.*, 2004).

2.2. Les effets associatifs entre plantes et le rôle des composés secondaires

Des interactions entre les constituants des différents fourrages d'une ration peuvent modifier les processus métaboliques dans le tractus gastro-intestinal des ruminants et, en premier lieu, dans le rumen. En conséquence, la digestibilité et l'ingestibilité d'une combinaison de fourrages peuvent être plus élevées (effets associatifs positifs) ou moins élevées (effets associatifs négatifs) que les valeurs moyennes pondérées calculées à partir des fourrages pris séparément. D'une manière générale, ces effets associatifs peuvent être observés lorsque les teneurs en énergie ou en azote sont déficitaires dans l'une des plantes et adéquates dans l'autre (BROWN *et al.*, 1991), ou encore lorsque des composés secondaires bioactifs sur les processus ingestifs et/ou digestifs sont présents dans les plantes.

En faisant varier les proportions fixées dans la ration, **des effets associatifs positifs entre graminées et légumineuses sont régulièrement observés sur l'ingestion** de MS ou de parois végétales, tandis qu'ils sont moins marqués et plus variables sur la digestibilité de la MS et de la fraction pariétale (Tableau 1). L'effet positif sur l'ingestion observé par MOSELEY et JONES (1979) est associé à une diminution du temps séjour des aliments dans le rumen. Il est néanmoins difficile de déterminer dans quelle mesure cette diminution du temps de séjour est liée à une digestion plus rapide et peut alors être la cause de l'augmentation d'ingestion, ou bien être la conséquence d'une augmentation de l'ingestion provoquée par une stimulation de la motivation à ingérer.

L'augmentation d'ingestion avec des associations de fourrages par rapport aux mêmes fourrages distribués seuls a été retrouvée dans différentes situations lorsque la diversité permet aux animaux d'exprimer **leurs choix alimentaires** : à l'auge avec des foins de natures différentes

(GINANE *et al.*, 2002), avec une association de fourrages humides et secs (BAUMONT *et al.*, 2004), au pâturage avec une association ray-grass - trèfle blanc (CHAMPION *et al.*, 2004) et avec une association ray-grass - fétuque (CORTES *et al.*, 2006). Ces derniers observent une augmentation du temps de pâturage et attribuent l'augmentation de l'ingestion à une stimulation de la motivation à ingérer. Lorsque les animaux peuvent déterminer eux-mêmes leur régime alimentaire, leurs choix ne sont pas absolus et ils choisissent généralement un régime mixte (DUNCAN *et al.*, 2003). Les déterminants nutritionnels et comportementaux de ces choix sont complexes et encore imparfaitement connus. Ils sont liés à l'apprentissage par les animaux des conséquences digestives des plantes ingérées, qui leur permet dans une certaine mesure de maximiser le bénéfice nutritionnel du régime sélectionné, et à des contraintes de discrimination et de sélection des items alimentaires.

TABLEAU 1 – Effets associatifs entre graminées et légumineuses distribuées en différentes proportions dans la ration sur l'ingestion et la digestibilité de la matière sèche et des parois végétales.

Association	Animal	Proportions (% gr./% lég.)	Ingestion		Digestibilité		Référence
			MS	NDF	MS ou MO*	NDF	
Ray-grass anglais Trèfle violet	Mouton	67/33	+/+	nd	=/=*	nd	MOSELEY et JONES (1979)
Fétuque élevée Luzerne	Agneau	75/25	+/-	+/+	+/+	+/+	HUNT <i>et al.</i> (1985)
		50/50	+/-	+/+	+/+	-/+	
		25/75	+/-	+/+	+/+	-/+	
Dactyle Luzerne	Agneau	75/25	+/-	+/+	-/-	-/+	REID <i>et al.</i> (1987)
		50/50	+/-	+/+	-/-	-/+	
		25/75	+/=	+/+	-/-	-/+	
Dactyle Trèfle violet	Agneau	75/25	+/-	+/+	-/-	-/+	REID <i>et al.</i> (1987)
		50/50	+/-	+/+	-/-	-/+	
		25/75	+/-	-/+	=/-	-/+	
Ray-grass anglais Luzerne	Agneau	75/25	+/-	=/-	-/-	-/+	REID <i>et al.</i> (1987)
		50/50	+/-	+/+	-/-	-/+	
		25/75	+/+	+/+	-/-	-/+	
Ray-grass anglais Trèfle violet	Agneau	75/25	+/-	+/+	-/-	-/+	REID <i>et al.</i> (1987)
		50/50	+/-	+/+	=/=	-/+	
		25/75	+/=	+/+	=/=	-/+	
Bermudagrass Trèfle violet	Vache	75/25	=/=	-/+	-/*	-/-	JONES <i>et al.</i> (1987)
		50/50	=/=	-/+	-/*	-/-	
		25/75	=/=	-/+	-/*	-/-	

nd : non déterminé, MS: matière sèche, MO: matière organique, NDF: neutral detergent fibre = parois végétales.

Les signes indiquent que la valeur d'ingestion ou de digestibilité mesurée sur le mélange est supérieure (+), égale (=) ou inférieure (-) aux valeurs obtenues avec la graminée seule (signe de gauche) ou la légumineuse seule (signe de droite). Les signes +/- et -/- indiquent des effets associatifs respectivement positifs ou négatifs.

Certaines plantes, principalement des légumineuses et des diverses, contiennent des **composés secondaires** qui, selon leur nature et leur concentration, peuvent apporter des bénéfices ou des désavantages nutritionnels et environnementaux (RAMIREZ-RESTREPO et BARRY, 2005 ; Tableau 2).

TABLEAU 2 – Propriétés des principaux composés secondaires présents dans les fourrages.

Composés	Tanins	Saponines	Polyphénol oxydase
Espèces principales	Sainfoin, Lotier corniculé	Luzerne	Trèfle violet (Dactyle)
Activité anti-protéolytique	X	X	X
Activité anti-lipolytique			X
Activité anti-protozoaire		X	
Activité anti-méthanogène	X	X	
Activité anti-parasitaire	X		

Relativement abondants dans des légumineuses fourragères comme le sainfoin et le lotier corniculé, les tanins sont souvent considérés comme des facteurs antinutritionnels. En effet, à forte concentration, ils peuvent entraîner une diminution de la digestibilité, de l'ingestion et des

performances. Cependant, en se **complexant aux protéines, les tanins diminuent la dégradation et la solubilité de ces dernières**, permettant ainsi un flux d'azote non ammoniacal plus important au niveau de l'intestin grêle et une meilleure efficacité de l'azote alimentaire (MIN *et al.*, 2000). A titre d'exemple, dans des mélanges composés de luzerne et de lotier ou de sainfoin (respectivement pauvre et riche en tannins), la présence de lotier ou de sainfoin a réduit *in vitro* la solubilité des protéines de la luzerne (JULIER *et al.*, 2002 ; AUFRÈRE *et al.*, 2005). Par ailleurs, SELJE *et al.* (2007) ont testé l'aptitude de 500 plantes prairiales ou non (fractions de plantes et huiles essentielles) à inhiber la protéolyse ruminale. Cinq plantes ont été particulièrement prometteuses dont quatre riches en tanins. La cinquième, une dicotylédone relativement commune en prairies permanentes (scabieuse des champs) présentait une teneur en tanins inférieure au seuil de détection. Son mécanisme d'action est donc différent des autres plantes actives et reste largement à élucider. D'autres travaux ont montré que la polyphénol oxydase, abondante par exemple dans le trèfle violet, réduisait également, mais de façon indirecte, la protéolyse dans le rumen (MERRY *et al.*, 2006). Une teneur non négligeable en polyphénol oxydase a été identifiée dans le dactyle (LEE *et al.*, 2006). Cela pourrait expliquer la plus faible dégradabilité des matières azotées dans le rumen mesurée sur un dactyle 'natif' par rapport à d'autres graminées de la prairie (AUFRÈRE *et al.*, 2008).

Les **saponines** contenues dans différentes plantes comme la **luzerne** ont pour effet de diminuer la proportion de protozoaires dans le rumen. Compte tenu de l'effet de ces micro-organismes sur la méthanogenèse, les saponines contribueraient ainsi à réduire les émissions de méthane (HESS *et al.*, 2003). Il semble cependant que l'effet des saponines ne soit que transitoire et que l'écosystème microbien du rumen puisse s'adapter en dégradant les saponines (MAKKAR et BECKER, 1997).

3. La valeur des prairies multispécifiques semées

La valeur alimentaire d'associations simples, comme ray-grass - trèfle blanc, est relativement bien connue. Elle a déjà fait l'objet de synthèses (GIOVANNI, 1988) et l'équation de prévision de la digestibilité à partir de la méthode pepsine-cellulase a récemment été mise à jour (AUFRÈRE *et al.*, 2007). Dans cette partie, nous abordons des mélanges plus complexes en nous appuyant principalement sur les données acquises dans deux essais implantés à l'INRA de Lusignan (SURAULT *et al.*, 2008) et au Pin au Haras (DELABY *et al.*, 2007) et dans un essai implanté par ARVALIS à Jeu-les-Bois.

3.1. La composition chimique et la solubilité enzymatique de mélanges de graminées et d'associations graminées - légumineuses

Cet essai permet de comparer la valeur de cinq graminées pures (ray-grass anglais, dactyle, fétuque élevée, fétuque des prés, fétuque rouge) avec six mélanges contenant ces mêmes graminées et 11 associations graminées - légumineuses dans lesquelles la diversité spécifique variait entre 2 et 8 espèces. La légumineuse majeure de ces associations était le trèfle blanc et en proportion plus faible le trèfle violet, la minette et le lotier corniculé. Les fourrages ont été exploités à deux rythmes : rapide avec une coupe tous les 25-30 jours pour simuler le pâturage, lent avec un coupe tous les 45 à 50 jours pour simuler la fauche. Les résultats rapportés ici ont été obtenus avec des niveaux de fertilisation élevés, 180 kg N/ha/an pour les graminées pures et les mélanges de graminées, 30 à 50 kg N/ha/an pour les associations graminées légumineuses.

La qualité des mélanges de graminées est proche de la moyenne des valeurs mesurées pour les espèces pures. De façon logique, la plage de variation des paramètres de qualité des fourrages entre les différents mélanges de graminées est nettement plus faible que celle mesurée entre les espèces pures (Tableau 3). L'écart maximal de solubilité enzymatique (pepsine-cellulase) observé entre la fétuque rouge et le ray-grass est de 10 points, soit un écart plus faible que celui observé avec les mêmes graminées natives dans l'essai de PONTES *et al.* (2007a). Contrairement à la quantité de biomasse récoltée qui est plus faible pour les associations graminées - légumineuses que pour les mélanges de graminées (SURAULT *et al.*, 2008), la qualité de cette biomasse est meilleure dans les associations : les valeurs de solubilité enzymatique et de teneurs en MAT sont supérieures et les teneurs en parois (NDF) inférieures. Il convient toutefois d'être prudent sur l'augmentation de digestibilité *in vivo* qui peut être prévue pour les associations graminées - légumineuses à partir des écarts de solubilité enzymatique. Celle-ci peut être estimée à 1 point environ à partir de équations de prévision de AUFRÈRE *et al.* (2007). A partir de l'ensemble des données obtenues sur les mélanges

de graminées et sur les associations, il se dégage une relation négative entre la production de biomasse annuelle et sa digestibilité. Cette relation n'est pas affectée par le type de plantes constituant le mélange ni par sa diversité. Les deux régimes de coupe suivent la même tendance. Ainsi, plus un couvert est productif, plus la qualité de la biomasse récoltée diminue (HUYGHE *et al.*, 2008). Toutefois, la nature des légumineuses de l'association pourrait influencer cette relation. Avec des légumineuses comme le sainfoin, AUFRÈRE *et al.* (2006) ont observé dans les associations au 1^{er} cycle de végétation une augmentation à la fois de la biomasse produite et de sa qualité (diminution de la teneur en parois et augmentation de la teneur en MAT).

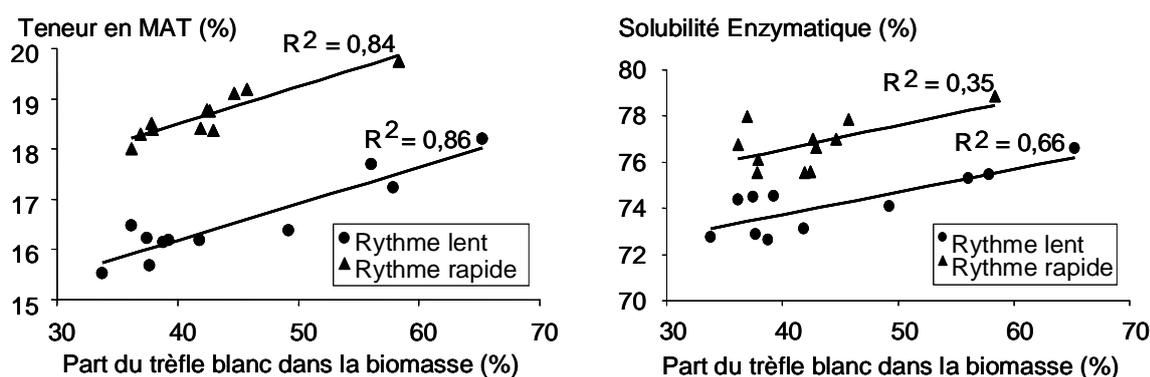
TABEAU 3 – Qualité moyenne (2004, 2005 et 2006) du fourrage récolté sur les couverts composés de graminées pures, de mélanges de graminées ou d'associations graminées - légumineuses, conduits en rythme rapide et lent à Lusignan (GS = glucides solubles).

	Rythme lent				Rythme rapide			
	Sol. enz.	NDF	MAT	GS	Sol. enz.	NDF	MAT	GS
Graminées pures								
Moyenne	70,2	48,3	11,6	16,2	71,5	44,6	13,7	15,5
Min	65,9	45,2	11,0	11,1	67,6	39,4	13,1	11,9
Max	75,5	51,3	12,3	20,9	77,3	47,1	14,3	19,3
Mélanges de graminées								
Moyenne	70,7	49,1	12,0	15,1	72,7	44,3	13,7	15,7
Min	69,6	47,9	11,7	11,8	71,0	43,0	13,1	13,8
Max	72,5	50,0	12,9	17,5	75,9	46,7	14,2	17,9
Associations graminées - légumineuses								
Moyenne	74,2	38,3	16,5	9,9	76,8	34,9	18,7	10,3
Min	72,6	33,1	15,5	9,1	75,5	31,7	18,0	9,7
Max	76,6	41,4	18,2	10,4	78,9	36,5	19,0	11,5

Dans l'essai de Lusignan, on n'observe pas de relation entre le nombre d'espèces qui composent les mélanges et la qualité de la biomasse récoltée. En accord avec DEAK *et al.* (2007), l'augmentation du nombre d'espèces n'a pas d'effet sur la qualité de la biomasse récoltée.

Si le nombre d'espèces n'a pas d'incidence sur la qualité du fourrage récolté, en revanche, comme pour la production de MS, les espèces qui composent les couverts et leur part dans la biomasse récoltée a un impact sur la qualité du fourrage produit. Ainsi, la part de trèfle blanc présent dans les associations graminées - légumineuses explique une bonne part des variations de la teneur en MAT moyenne dans la biomasse produite et dans une moindre mesure les variations de solubilité enzymatique (Figure 3). Lorsqu'on regroupe les données des mélanges de graminées et des associations graminées - légumineuses, la part des « grandes graminées » (dactyle et fétuque élevée) dans la biomasse contribue à expliquer les variations de la teneur en parois végétale de la biomasse récoltée.

FIGURE 3 – Relations entre la part du trèfle blanc dans la biomasse récoltée et la teneur en MAT, ou la solubilité enzymatique des associations de graminées et légumineuses exploitées avec un rythme lent ou rapide à Lusignan.



Il est intéressant de comparer les données de Lusignan avec celles obtenues pour mélanges cultivés pour la pâture en agriculture biologique par ARVALIS, Institut du végétal, à **Jeu-les Bois**. Dans cet essai, 6 types de prairie ont été comparés : 2 associations simples de graminées et légumineuses et 4 mélanges plus complexes contenant jusqu'à 3 à 4 graminées et 2 à 4 légumineuses. Les espèces utilisées dans cet essai sont comparables à celle de l'essai précédent, ray-grass anglais, dactyle, fétuque élevée pour les graminées, et trèfle blanc, trèfle violet, minette, lotier pour les légumineuses. Les productions obtenues avec ces mélanges ont été très élevées, entre 8 et 11 t MS/ha entre 2000 et 2002 et encore entre 4 et 6 t MS/ha en 2003. Comme dans l'essai de Lusignan, les écarts de digestibilité qui peuvent être prévus à partir de la solubilité enzymatique sont relativement faibles, de 3 points au maximum, et ne semblent pas être liés à la diversité des mélanges en tant que tels, mais plutôt à leur composition. On retrouve également une liaison positive entre la proportion de légumineuses dans le mélange et la teneur en MAT et une liaison négative avec la teneur en parois totales. En revanche, la proportion de légumineuses n'est pas liée avec la digestibilité dans cet essai.

3.2. La digestibilité *in vivo* et l'ingestibilité d'associations graminées-légumineuses

Dans cet essai, la valeur alimentaire de deux associations graminées - légumineuses conduites sans fertilisation azotée est étudiée *in vivo* au cours de l'ensemble de la saison de végétation depuis 2005. Le premier mélange dit 'Suisse' est composé de vulpin des prés, fétuque rouge, pâturin des prés, ray-grass anglais, fétuque des prés et de trèfle blanc, et le second mélange dit 'Pays-de-Loire' est composé de fétuque élevée, fléole, ray-grass anglais, trèfle violet, blanc et hybride, lotier corniculé. Au total, 102 mesures de digestibilité et d'ingestibilité sur moutons ont été réalisées entre 2005 et 2007. La composition chimique et botanique du fourrage offert aux animaux a été systématiquement analysée.

Globalement, la valeur alimentaire des 2 prairies a peu différée (Tableau 4) et au sein d'un cycle de végétation leurs variations ont suivi les lois classiquement décrites pour les prairies. Ainsi, lors des 3 premiers cycles, la dMO a diminué linéairement de 0,34 point par jour de repousse puis, aux 4^e et 5^e cycles, la digestibilité demeure plus stable avec l'âge de repousse (DELABY *et al.*, 2007).

La composition botanique des prairies évolue de façon notable au cours de la saison entre cycles de végétation. Pour la prairie 'Suisse', la proportion de trèfle blanc est faible au 1^{er} cycle et augmente pour les cycles 2, 3 et 4. Le pourcentage de vulpin, élevé au premier cycle a tendance à diminuer un peu pour les autres cycles. Dans la prairie 'Pays-de-Loire', la proportion de graminées reste élevée aux 1^{er} et 2^{ème} cycles, puis diminue aux cycles suivants au profit du trèfle violet. La proportion de trèfle violet reste assez stable au cours des cycles ainsi que celle de la fétuque et de la fléole. Globalement, l'augmentation de la part des légumineuses dans ces mélanges au cours de la saison (Tableau 4) entraîne une augmentation de la teneur en MAT, et par conséquent de la valeur PDIN (et dans une moindre mesure de la valeur PDIE). L'augmentation de la part des légumineuses pourrait aussi expliquer l'augmentation nette de l'ingestibilité entre le 1^{er} et le 2^e cycle, celle-ci demeurant élevée ou augmentant encore à l'automne. En revanche, la digestibilité est moins sensible aux variations de composition botanique. Elevée au printemps, elle diminue à la fin de l'été et remonte en automne.

TABLEAU 4 – Biomasse produite, pourcentage de légumineuses, composition chimique et valeur alimentaire de l'herbe selon la nature de la prairie, la saison et le numéro du cycle au Pin-au-Haras.

Saison – cycle – âge (jours)	Biomasse (kg MS/ha)	Lég. (%)	MAT (g/kg MS)	CB	dMO (%)	Ingestibilité (g/kgP ^{0,75})	UFL (/kg MS)	UEL	PDIN (g/kg MS)	PDIE
Prairie multi-espèces « Suisse »										
Printemps – 1 - 33 à 61 j - 9	4624	18,0	135	279	72,2	58,0	0,84	1,11	93	92
Debut été - 2 -36 à 61 j - 11	3034	30,3	135	271	72,2	72,0	0,84	1,03	93	91
Fin été - 3 - 30 à 65 j - 13 séquences	2794	45,5	158	271	69,4	76,5	0,80	1,00	108	93
Automne - 4 -41 à 69 j - 12	2146	37,4	173	260	71,9	75,0	0,84	1,01	117	96
Automne -5 – 41 à 69j -4 séquences	1795	21,1	176	231	75,7	73,0	0,86	1,00	119	99
Prairie multi-espèces « Pays de Loire »										
Printemps – 1 - 33 à 61 j - 12	4248	39,2	141	280	73,7	66,4	0,87	1,06	97	94
Debut été - 2 -36 à 61 j - 11	3927	37,7	137	277	72,2	74,7	0,85	1,01	94	92
Fin été - 3 - 30 à 65 j - 13 séquences	3888	60,1	148	284	69,0	76,8	0,80	0,99	101	92
Automne - 4 -41 à 69 j - 13	2703	64,3	191	236	73,0	82,5	0,86	0,96	129	100
Automne -5 – 41 à 69j -4 séquences	2028	45,5	210	207	79,1	82,2	0,83	0,96	142	105

Il faut souligner la qualité très élevée du fourrage produit par ces mélanges conduits sans fertilisation dans un milieu riche, en particulier en fin de saison de pâturage à l'automne.

L'analyse de l'ensemble des données obtenues respectivement pour les deux associations (49 mesures pour la prairie 'Suisse' et 53 pour la prairie 'Pays-de-Loire') permet de préciser les relations entre la production de biomasse, la composition botanique et la valeur alimentaire. On retrouve pour les deux mélanges des liaisons négatives entre d'une part la biomasse produite et d'autre part la digestibilité et l'ingestibilité mesurée chez le mouton. Pour le mélange 'Suisse', l'ingestibilité est positivement liée à la part de trèfle blanc et négativement à celle de pâturin et de vulpin. Pour le mélange 'Pays-de-Loire', l'ingestibilité est négativement liée à la part de fléole et positivement à celle de trèfle violet.

Enfin soulignons, comme pour l'essai mené à Lusignan, que la composition botanique de ces prairies évolue fortement entre années et tend à se simplifier. Dans ces mélanges, les petites graminées (pâturin, fléole) et légumineuses (lotier) ont du mal à s'implanter alors que le ray-grass anglais et le vulpin sont présents tout de suite ; le trèfle blanc et la fétuque apparaissent plus tard. La proportion de ray-grass anglais a diminué à partir de la deuxième année et en 2007 il n'en reste que 7 à 10% dans chacune des prairies. Le mélange 'Suisse' tend à devenir une association simple vulpin trèfle blanc.

En conclusion, ces essais montrent que ce n'est pas tant la diversité que la nature des espèces qui les composent qui détermine la valeur alimentaire des prairies multispécifiques. Ceci est en accord avec SODER *et al.* (2006) qui ont observé que l'ingestion et la production de lait étaient similaires quel que soit le niveau de complexité d'associations végétales pâturées par des vaches laitières (mélanges de 3, 6 ou 9 espèces végétales). En particulier, la part de légumineuses dans l'association joue un rôle important en influençant les teneurs en MAT et en parois végétales des mélanges ainsi que leur ingestibilité. Enfin l'intérêt des mélanges riches en légumineuses est aussi de maintenir une valeur alimentaire élevée de la prairie en automne.

4. La valeur des prairies permanentes

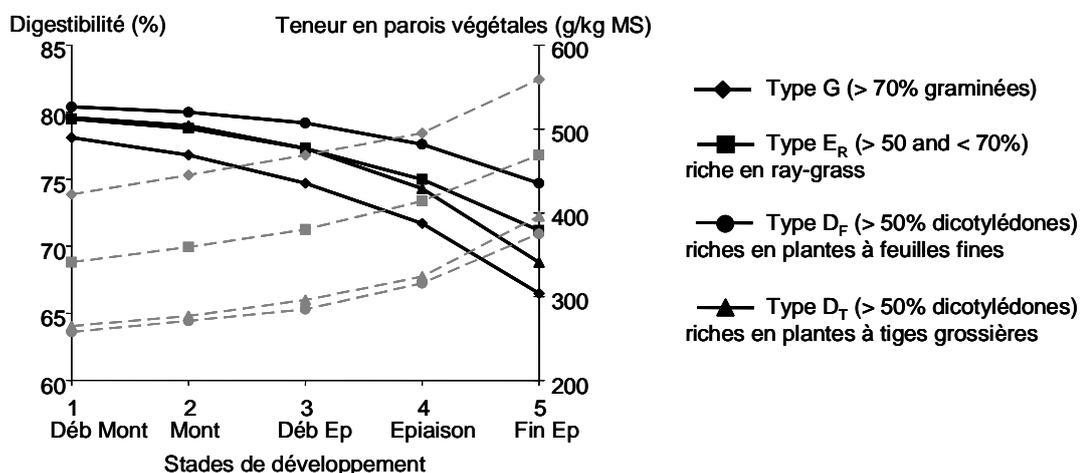
Les prairies permanentes constituent des mélanges d'espèces dont la diversité est très variable et peut aller jusqu'à plusieurs dizaines d'espèces, la composition botanique d'une prairie résultant à la fois des conditions pédoclimatiques et des pratiques de l'agriculteur (intensité d'utilisation et fertilisation principalement) (JEANGROS *et al.*, 1994 ; LECONTE *et al.*, 2004). Du fait de cette complexité et d'une moindre connaissance des espèces natives, les lois de réponse et la prévision de la valeur alimentaire pour ces types de couverts ne sont pas encore complètement établies. Pour comprendre la valeur alimentaire des prairies permanentes, il importe donc de comprendre comment la composition botanique varie avec les facteurs pédoclimatiques et le mode de conduite des parcelles. Des travaux importants ont été réalisés dans le massif alpin, en particulier dans les Alpes du Nord et en Suisse, débouchant sur des typologies de prairies et une caractérisation de leur valeur alimentaire (JEANNIN *et al.*, 1991 ; DACCORD *et al.*, 2006).

La typologie des Alpes du Nord distingue les prairies selon la physionomie de graminées et le type de dicotylédones. Pour les différents types décrits de prairies de fauche et de pâture, des valeurs alimentaires ont été caractérisées. Pour les prairies suisses, DACCORD *et al.* (2006) ont proposé une typologie simple, permettant de relier la valeur nutritive de la prairie à ses caractéristiques botaniques (Figure 4).

Quatre types principaux de prairies ont ainsi été identifiés en fonction de la proportion de graminées, de légumineuses et de dicotylédones autres que légumineuses (« diverses »). Pour les deux groupes dominés par les graminées, des sous-groupes distinguent les prairies dans lesquelles le ray-grass est la graminée dominante pour prendre en compte l'effet positif de cette espèce sur la valeur nutritive. De même, pour les groupes dominés par les diverses, des sous-groupes distinguent le type de « diverses », feuillues ou à tiges fibreuses. L'évolution de la composition chimique et de la valeur nutritive en fonction du stade de développement a ensuite été calculée à partir de la valeur individuelle de chaque plante pour des mélanges virtuels représentatifs des différents types de prairies ainsi définis (Figure 4) Les stades de développement sont définis par les stades phénologiques atteints par quelques espèces de référence comme le dactyle et le pissenlit. Sur cette base, le groupe présentant plus de 50% de dicotylédones feuillues montre la digestibilité la plus

élevée dans le temps suivi par le groupe riche en graminées avec le ray-grass dominant. Cela pose cependant la question de l'additivité des valeurs quand on sait que les espèces peuvent présenter des différences de teneur en parois végétales et donc de digestibilité selon qu'elles sont cultivées en monoculture ou en mélange (CARRÈRE *et al.*, 2006).

FIGURE 4 – Evolution de la digestibilité (symboles en noirs reliés par des lignes pleines) et des teneurs en parois végétales (symboles en gris reliés par des tirets) pour 4 types de prairies définis par leur composition botanique en fonction des stades de développement (DACCORD *et al.*, 2006).



La typologie fonctionnelle des graminées qui les classe selon leurs stratégies d'acquisition des ressources et de résistance à la défoliation (CRUZ *et al.*, 2002, cf. partie 2.1) permet aussi de mieux comprendre la variabilité de la valeur alimentaires des prairies permanentes. Ainsi, LOUAULT *et al.* (2005) ont montré à partir d'un essai mené sur le long terme (plus de 10 ans) qu'une réduction de la fréquence d'utilisation de la prairie et de sa fertilisation sélectionnait les espèces présentant un faible niveau de surface foliaire, un taux de matière sèche des feuilles élevée et par conséquent une digestibilité faible.

RODRIGUES *et al.* (2007) ont analysé la **variabilité de la valeur alimentaire** des prairies du Massif central et classé 180 parcelles en six groupes qui se distinguent par un gradient de digestibilité qui s'explique en partie par **les niveaux de fertilisation et par la composition botanique** (Tableau 5). Au stade d'exploitation en ensilage, les prairies présentant une digestibilité élevée sont caractérisées par la présence de graminées de valeur alimentaire élevée (ray-grass, dactyle, pâturin appartenant aux types A et B de la typologie fonctionnelle) associées à des dicotylédones feuillues comme le pissenlit et le céraiste (*Cerastium sp.*) alors que les prairies de faible digestibilité sont caractérisées par la présence de graminées de valeur plus faible (fétuque rouge, agrostis appartenant au type C de la typologie fonctionnelle) associées à des dicotylédones à tige fibreuse comme la renouée bistorte. Par ailleurs, la diminution de digestibilité observée entre le stade ensilage et le stade foin est plus élevée sur le groupe de prairies les plus fertilisées que sur le groupe de prairies les moins fertilisées. Ceci confirme les résultats de DURU (1997) dans lesquels les prairies de milieux pauvres présentent une digestibilité plus faible au stade précoce, mais qui diminue plus lentement que celles des milieux riches, en raison de la présence d'espèces à développement plus tardif.

TABLEAU 5 – Rendement et valeur alimentaire à un stade d'exploitation en ensilage pour six groupes de prairies permanentes identifiées dans le Puy-de-Dôme (F⁺ : fertilisation > 80 kg N/ha, F⁻ : 40-80 kg N/ha, F⁻ : < 40 kg N/ha ; P⁺ : pluviométrie > 1 000 mm/an, P⁻ : < 1000 mm/an ; RODRIGUES *et al.*, 2007).

	Groupes de prairies					
	G1/F ⁺ P ⁺	G2/F ⁻ P ⁺	G3/F ⁺ P ⁻	G4/F ⁻ P ⁺	G5/F ⁻ P ⁻	G6/F ⁺ P ⁻
Rendement (t MS/ha)	5,01 a	3,41 b	5,14 a	5,40 a	3,85 ab	2,74 b
dMO (%)	77 a	71 b	72 b	69 bc	70 b	62 c
Ingestibilité (g MS/P ^{0.75})	72,2 a	68,2 ab	71,7 a	71,1 ab	67,2 b	60,6 c
MAT (g/kg MS)	124 a	122 a	115 ab	138 a	100 b	129 a
NDF (g/kg MS)	512 c	551 bc	562 b	554 bc	568 b	628 a

Identifier le rôle de la diversité des prairies permanentes sur leur valeur alimentaire est difficile dans la mesure où les niveaux de diversité élevés correspondent généralement à des prairies de milieux plus pauvres conduites de façon plus extensive que les prairies peu diversifiées. Elles n'auront donc pas la même composition botanique. Ces prairies apporteront généralement des fourrages de valeur nutritive plus faible que des prairies conduites de façon plus intensive comme le montrent la plupart des études conduites sur animaux en productions (TALLOWIN et JEFFERSON, 1999 ; BRUINENBERG *et al.*, 2003, 2004 ; FIEMS *et al.*, 2004). En revanche, les prairies diversifiées peuvent présenter une plus grande stabilité de la valeur alimentaire au cours de la saison, dans la mesure où elles sont caractérisées par la présence importante d'espèces à phénologie tardive et/ou par la présence de dicotylédones feuillues dont la valeur nutritive reste relativement stable au cours du temps. Cela leur confère un intérêt en termes de souplesse d'exploitation.

Conclusion

De cette synthèse il ressort que la valeur alimentaire d'une prairie diversifiée va dépendre en premier lieu de la composition du mélange d'espèces et de la valeur de ces espèces. Ainsi, pour les mélanges composés de plantes fourragères dont la valeur est connue, les grandes lois de variation de la valeur alimentaire vont s'appliquer. Graminées et légumineuses peuvent s'inscrire dans une loi commune qui relie la digestibilité à la teneur en parois végétales non digestibles des plantes et l'ingestibilité à la teneur en parois totales. La valeur azotée dépend quant à elle avant tout de la teneur en matières azotées totales.

Pour les associations semées qui utilisent généralement des graminées de bonne valeur alimentaire, la part de légumineuses, en faisant varier les teneurs en parois végétales et en matières azotées, va être souvent déterminante pour l'ingestibilité et la valeur azotée du fourrage. La digestibilité dépendra dans une moindre mesure de la composition du mélange.

Pour les prairies permanentes, les conditions de milieu et le mode de conduite de la prairie en déterminent la composition botanique, et par conséquent dans une large mesure la valeur alimentaire. Celle-ci va dépendre d'une part du type de graminées – les espèces n'ont pas la même valeur selon qu'elles présentent une stratégie de capture ou de conservation des ressources – et d'autre part de la proportion et du type de dicotylédones. La classification de graminées en types fonctionnels constitue une piste intéressante pour construire des typologies de prairies permanentes suffisamment génériques pour pouvoir s'appliquer à une large zone géographique, et qui permettent de décrire la variabilité de la valeur alimentaire.

La valeur des graminées natives reste moins bien connue que celle des graminées sélectionnées. Il en est de même de la valeur des dicotylédones non légumineuses, en particulier pour leur contribution en apports de micronutriments d'intérêt pour la santé animale et la qualité des produits, et pour le rôle de certains composés secondaires pouvant améliorer l'utilisation de l'azote et réduire les rejets de méthane. Il est nécessaire de mieux comprendre les effets associatifs entre plantes sur la digestion et l'ingestion des animaux. Dans les prairies diversifiées, cette dernière peut être stimulée dans la mesure où les animaux peuvent, par leurs choix alimentaires, constituer eux-mêmes leur ration.

A l'échelle de la saison de pâturage et du système fourrager, l'intérêt des prairies diversifiées réside dans une plus grande souplesse d'utilisation du fait d'une valeur alimentaire qui peut être plus stable dans le temps. Enfin, rappelons qu'au-delà de son intérêt pour l'alimentation des animaux, l'utilisation de prairies diversifiées s'inscrit dans une démarche d'amélioration de l'impact environnemental de l'élevage et de renforcement de son lien au territoire.

Références bibliographiques

- AGRESTE 2006. Cultures fourragères. Evolution 2005-2006.
<http://agreste.agriculture.gouv.fr/IMG/pdf/saa2007T3a-2.pdf>
- ALARD D., BALENT G., 2007. Sécheresse: quels impacts sur la biodiversité en systèmes prairiaux et pastoraux ? Fourrages, 190, 197-206.
- AL HAJ KHALED R., DURU M., DECRUYENAERE V., JOUANY C., CRUZ P., 2006. Using leaf traits to rank native grasses according to their nutritive value. *Rangeland Ecol. Manag.* 59, 548-654.

- ANSQUER P., THEAU J.P., CRUZ P., VIEGAS J., AL HAJ KALHED R., DURU M., 2004. Caractérisation de la diversité fonctionnelle des prairies naturelles. Une étape vers la construction d'outils pour gérer les milieux à flore complexe. *Fourrages*, 178, 353-368.
- AUFRÈRE J., DUDILIEU M., PONCET C., BAUMONT R. 2005. Effect of condensed tannins in Sainfoin on in vitro protein solubility of lucerne. In: *Proceedings of the 20th International Grassland Congress: Offered papers* (Eds: F.P. O'Mara et al.) Dublin, Irlande, Wageningen Academic Publishers, p. 248
- AUFRÈRE J., PONCET C., GAYRAUD P., DUDILIEU M., LAGET M., BERTHON D., BAUMONT R., 2006. Nutritional interest of growing mixtures of grasses and legumes with and without tannins. *Grassland Science in Europe*, 11, 360-362.
- AUFRÈRE J., BAUMONT R., DELABY L., PECATTE J.-R., ANDRIEU J., ANDRIEU J.-P., DULPHY J.-P. 2007. Prédiction de la digestibilité des fourrages par la méthode pepsine-cellulase. Le point sur les équations proposées. *INRA Productions Animales*, 20, 129-136.
- AUFRÈRE J., CARRÈRE, DUDILIEU, BAUMONT R. (2008). Estimation of nutritive value of grasses from semi-natural grasslands, by biological, chemical and enzymatic methods. *Grassland Science in Europe*, 13, in press.
- BAUMONT R., POMIES D. 2004. Feed preferences and voluntary intake of dairy heifers fed grass silage and hays offered singly or as a matter of choice. *Grassland Science in Europe*, Vol. 9, 1089-1091.
- BAUMONT R., PRACHE S., MEURET M., MORAND-FEHR P., 2000. How forage characteristics influence behaviour and intake in small ruminants: a review. *Livestock Production Science*, 64:15-28.
- BAUMONT R., LE MORVAN A., DULPHY J.P., SAUVANT D. 2002. Development of a simple mechanistic rumen model in order to improve prediction of forage fill effect and voluntary intake. *Grassland Science in Europe*, Vol. 7, pp. 238-239.
- BAUMONT R., DULPHY J.P., DOREAU M., PEYRAUD J.L., NOZIÈRES M.O., ANDUEZA D. MESCHY F. 2005. La valeur des fourrages pour les ruminants : comment synthétiser et diffuser les nouvelles connaissances, comment répondre aux nouvelles questions ? *Rencontres Recherches Ruminants*, 12, 85-92
- BAUMONT R., DULPHY J.P., SAUVANT D., MESCHY F., AUFRÈRE J., PEYRAUD J.L., 2007. Chapitre 8. Valeur alimentaire des fourrages et des matières premières : tables et prévision. In *Alimentation des bovins, ovins et caprins*, Tables INRA 2007, Editions Quae, pp. 149-179.
- BROWN, W.F., LAI, Z.Q., PITMAN, W.D., 1991. *In vitro* fiber digestion - Associative effects in tropical grass-legume mixtures. *Tropical Grasslands* 25, 297-304.
- BRUINENBERG, M.H., VALK, H., KOREVAAR, H., STRUIK, P.C., (2002) Factors affecting digestibility of temperate forages from seminatural grasslands: a review. *Grass and Forage Science* 57, 292-301
- BRUINENBERG M.H., VALK, H., STRUIK, P.C., (2003). Voluntary intake and in vivo digestibility of forages from semi-natural grasslands in dairy cows. *Netherlands Journal of Agricultural Science*, 51, 219-235
- CARRÈRE P., PONTES L., FABRE P., ANDUEZA D. LOUAULT F., SOUSSANA J.F. (2006). The interspecific plant competition affects the production and the nutritive value of grassland species. *Grassland Science in Europe*, Vol. 11, 544-546.
- CHAMPION R.A., ORR R.J., PENNING P.D., RUTTER S.M., 2004. The effect of the spatial scale of heterogeneity of two herbage species on the grazing behaviour of lactating sheep. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 88, 61-76.
- CORTES C., DAMASCENO J.C., JAMOT J., PRACHE S. (2006). Ewes increase their intake when offered a choice of herbage species at pasture. *Animal Science*, 82, 183-191.
- CRUZ, P., DURU, M., THEROND, O., THEAU, J.P., DUCOURTIEUX, C., JOUANY, C., AL HAJ KHALED, R., ANSQUER, P. (2002). Une nouvelle approche pour caractériser les prairies naturelles et leur valeur d'usage. *Fourrages* 172, 335-354.
- DACCORD R., WYSS U., KESSLER J., ARRIGO Y, ROUEL M., LEHMANN J., JEANGROS B. (2006) Apports alimentaires recommandés et tables de la valeur nutritive des aliments pur les ruminants. Chapitre 13. Valeur nutritive des fourrages, 18p. *On line publishing*. Station de recherche Agroscope Liebefeld-Posieux ALP, Posieux.
- DEAK A., HALL M.H., SANDERSON M.A., ARCHIBALD D.D. (2007): "Production and nutritive value of grazed simple and complex forage mixtures", *Agronomy Journal*, 99, 814-821.
- DELABY L., PECCATTE J.R., AUFRÈRE J., BAUMONT R., 2007. Description et prévision de la valeur alimentaire de prairies multi-espèces – Premiers résultats. *Renc. Rech. Ruminants*, 14, 249.
- DEMARQUILLY C., ANDRIEU J., 1998. Les fourrages. In: *Alimentation des bovins, ovins et caprins*. (R. Jarrige ed.) INRA Editions. pp 315-336.
- DUMONT B., FARRUGGIA A., GAREL J.P., 2007. Pâturage et biodiversité des prairies permanentes. *Renc. Rech. Ruminants*, 14, 17-24.
- DUNCAN, A.J., GINANE C., GORDON I.J., ØRSKOV E.R., 2003. Why do herbivores select mixed diets? VIth International Symposium on the Nutrition of Herbivores (. L.'t Mannelje (ed.), Merida, Mexico, 195-209.
- DURU, M. (1997) Leaf and stem in vitro digestibility for grasses and dicotyledons of meadow plant communities in spring. *Journal Science Food and Agriculture*, 74 175-185.
- DURU M. CRUZ P, THEAU J.P., ANSQUER P., JOUANY C., AL HAJ KALHED R., THEROND O., 2007. Typologies de prairies riches en espèces en vue d'évaluer leur valeur d'usage : bases agro-écologiques et exemples d'application. *Fourrages*, 192, 453-475.
- DURU M., CRUZ P., THEAU J.P., 2008. Un modèle générique de digestibilité des graminées des prairies semées et permanentes pour raisonner les pratiques agricoles. *Fourrages*, in press.
- FARRUGGIA A., MARTIN B., BAUMONT R., PRACHE S., DOREAU M., HOSTE H., DURAND, D. 2008. Intérêts de la diversité floristique des prairies permanentes pour les ruminants et les produits animaux. *INRA Prod. Anim.*, soumis.
- FIEMS, L.O., DE BOEVER, J.L., DE Vlieghe, A., VANACKER, J.M., DE BRABENDER, D.L., CARLIER, L. (2004). Agri-Environmental grass hay: Nutritive value and intake in comparison with hay from intensively managed grassland. *Archives of Animal Nutrition* 58 (3) 233-244.

- GINANE C., BAUMONT R., LASSALAS J., PETIT M. (2002) Feeding behaviour and intake of heifers fed on hays of various quality, offered alone or in a choice situation. *Animal Research* 51, 177-188.
- GIOVANNI. 1988. Valeur alimentaire des associations graminées/trèfle blanc. *INRA Prod. Anim.* 1 (3) 193-200
- HESS, H.D., KREUZER, M., DIAZ, T.E., LASCANO, C.E., CARULLA, J.E., SOLIVA, C.R., MACHMULLER, A., 2003. Saponin rich tropical fruits affect fermentation and methanogenesis in faunated and defaunated rumen fluid. *Animal Feed Science and Technology* 109, 79-94.
- HUNT, C.W., PATERSON, J.A., WILLIAMS, J.E., 1985. Intake and digestibility of alfalfa-tall fescue combination diets fed to lambs. *Journal of Animal Science*. 60, 301-306.
- HUYGHE C., BAUMONT R., ISSELSTEIN J. (2008): "Plant diversity in grasslands and feed quality", *Grassland Science in Europe, Vol. 13*, in press.
- JEANGROS B., BERTHIER V., SCEHOVIC J. 1994. Plantes herbacées dicotylédones: une contribution à la biodiversité des prairies permanentes. *Revue Suisse d'Agriculture*, 26 (3), 151-154 et 163-166.
- JEANNIN B., FLEURY P., DORIOZ J.M, 1991. Typologie des prairies d'altitude des Alpes du Nord: méthode et réalisation. *Fourrages*, 128, 379-396.
- JONES, A., GOETSCH, A., STOKES, S., COLBERG, M., 1987. Effects of dietary forage proportion on digestive function in maintenance-fed beef cows. 3. Bermudagrass and clover hays. *Archives of Animal Nutrition*, 37, 1009-1020.
- JULIER , B., LILA M., HUYGUE C., MORRIS P., ALLISON G., ROBBINS M., 2002. Effect of condensed tannin content on protein solubility in legume forage. *Grassland Science in Europe* , 7, 134-135
- LECONTE D., SIMON J.C., STILMANT D., 2004. Diversité floristique des prairies permanentes normandes. Lien avec les caractéristiques des produits laitiers dérivés. *Fourrages*, 178, 265-283.
- LEE, M., WINTERS, A., DEWHURST, R., MINCHIN, F., 2006. Polyphenol oxidase activity, protein complexing and lipid profiles in bovine red clover-boluses. *Proceedings of the British Society of Animal Science 2006*, York, UK, March, 2006, 45.
- LOUAULT, F., PILLAR, V.D., AUFRÈRE, J., GARNIER, E., SOUSSANA, J.F. (2005). Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. *Journal of Vegetation Science* 16 151-160.
- MAKKAR, H.P.S., BECKER, K., 1997. Degradation of *Quillaja* saponins by mixed culture of rumen microbes. *Letters in Applied Microbiology* 25, 243-245.
- MERRY, R.J., LEE, M.R.F., DAVIES, D.R., DEWHURST, R.J., MOORBY, J.M., SCOLLAN, N.D., THEODOROU, M.K., 2006. Effects of high-sugar ryegrass silage and mixtures with red clover silage on ruminant digestion. 1. *In vitro* and *in vivo* studies of nitrogen utilization. *Journal of Animal Science*. 84, 3049-3060.
- MIN, B.R., MCNABB, W.C., BARRY, T.N., PETERS, J.S., 2000. Solubilization and degradation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (EC 4.1.1.39; Rubisco) protein from white clover (*Trifolium repens*) and *Lotus corniculatus* by rumen microorganisms and the effect of condensed tannins on these processes. *Journal of Agricultural Science* 134, 305-317.
- MOSELEY, G., JONES, J., 1979. Some factors associated with the difference in nutritive value of artificially dried red clover and perennial ryegrass for sheep. *British Journal of Nutrition* 42, 139-147.
- NOZIÈRES M.-O., DULPHY J.P., PEYRAUD J.L., PONCET C., BAUMONT R. 2007. La valeur azotée des fourrages. Nouvelles estimations de la dégradabilité des protéines dans le rumen et de la digestibilité réelle des protéines alimentaires dans l'intestin grêle : conséquences sur les valeurs PDI. *INRA Prod. Anim.*, 20, 109-118.
- PONTES, L., CARRERE, P., ANDUEZA, D LOUAULT, F., SOUSSANA, J.F., (2007a) Seasonal productivity and nutritive value of temperate grasses found in semi-natural pastures in Europe. Responses to cutting frequency and N supply. *Grass and Forage Science*, 62, 485-496.
- PONTES, L., SOUSSANA, J.F., LOUAULT, F., ANDUEZA, D, CARRERE, P., (2007b) Leaf traits affect the above-ground productivity and quality of pasture grasses. *Functional Ecology* 21, 844-853.
- RAMIREZ-RESTREPO, C.A., BARRY, T.N., 2005. Alternative temperate forages containing secondary compounds for improving sustainable productivity in grazing ruminants. *Animal Feed Science and Technology* 120, 179-201.
- REID, R.L., TEMPLETON, W.C.J., RANNEY, T.S., THAYNE, W.V., 1987. Digestibility, intake and mineral utilization of combinations of grasses and legumes by lambs. *Journal of Animal Science*. 64, 1725-1734.
- RODRIGUES A., ANDUEZA D., PICARD F., CECATO U., FARRUGGIA A., BAUMONT R., 2007. Valeur alimentaire et composition floristique des prairies permanentes : premiers résultats d'une étude conduite dans le Massif Central. *Renc. Rech. Rumin.*, 14, 241-244.
- SCHUBIGER, F.X., LEHMANN, J., DACCORD, R., ARRIGO, Y., JEANGROS, B., & SCEHOVIC, J. (2001). Valeur nutritive des plantes des prairies. 5. Digestibilité de la matière organique. *Revue Suisse d'Agriculture* 33 (6) 275-279.
- SELJE N., HOFFMANN E.M., MUETZEL S., NINGRAT R., WALLACE R.J., BECKER K., 2007. Results of a screening programme to identify plants or plant extracts that inhibit ruminal protein degradation. *Br. J. Nutr.*, 98, 45-53.
- SODER K.J., SANDERSON M.A., STACK J.L., MULLER L.D., 2006. Intake performance of lactating cows grazing diverse forage mixtures. *J. Dairy Sci.*, 89, 2158-2167.
- SURAUULT F., VERON R., HUYGHE C. (2008): "Production fourragère de mélanges prairiaux à diversité spécifique initiale variée", Journées de l'AFPF, Paris (France), 26-27 mars 2008.
- TALLOWIN, J.R.B. & R.G. JEFFERSON (1999). Hay production from lowland semi-natural grasslands: a review of implications for ruminant livestock systems. *Grass and Forage Science*, 54, 99-115.