



HAL
open science

Analyse de la dynamique de la morphogenèse foliaire et de la défoliation de plusieurs espèces de graminées soumises à un pâturage continu dans une communauté végétale de la pampa humide (Argentine)

Monica Agnusdei

► To cite this version:

Monica Agnusdei. Analyse de la dynamique de la morphogenèse foliaire et de la défoliation de plusieurs espèces de graminées soumises à un pâturage continu dans une communauté végétale de la pampa humide (Argentine). Sciences agricoles. Institut National Polytechnique de Lorraine, 1999. Français. NNT : 1999INPL047N . tel-01749896

HAL Id: tel-01749896

<https://hal.univ-lorraine.fr/tel-01749896>

Submitted on 29 Mar 2018

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>

1360197182

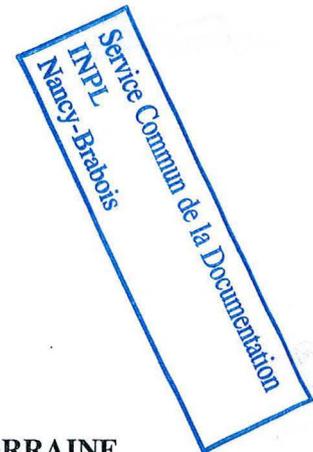
99INPL047N

ACADEMIE DE NANCY-METZ
INSTITUT NATIONAL POLYTECHNIQUE
DE LORRAINE

I.N.R.A. - LUSIGNAN
UNITE D'ECOPHYSIOLOGIE DES
PLANTES FOURRAGERES

N° d'Ordre :

[1] 1999 AGNUS DEI , 7.



THESE

présentée pour l'obtention du titre de

DOCTEUR

DE L'INSTITUT NATIONAL POLYTECHNIQUE DE LORRAINE
Spécialité « Sciences Agronomiques »

par

Monica AGNUSDEI

*Analyse de la Dynamique de la Morphogenèse Foliaire et de la Défoliation
de Plusieurs Espèces de Graminées Soumises à un Pâturage Continu
dans une Communauté Végétale de la Pampa Humide (Argentine)*

Soutenue publiquement le 10 Juin 1999 devant la commission d'examen composée de :

A. GÜCKERT	Professeur à l'INPL - ENSAIA - Nancy	Président
H. SCHNYDER	Professeur à l'Université Technique de Munich (Allemagne)	Rapporteur
F. GASTAL	Directeur de Recherche INRA - Lusignan	Rapporteur
G. LEMAIRE	Directeur de Recherche INRA - Lusignan	Examineur
S. PLANTUREUX	Professeur à l'INPL - ENSAIA - Nancy	Examineur

SOMMAIRE

SOMMAIRE	1
HOMENAJE	4
HOMMAGE.....	4
REMERCIEMENTS	5
CHAPITRE I	7
PROBLEMATIQUE GENERALE ET ETAT DES CONNAISSANCES.....	7
I-1 La production et l'utilisation des pâturages dans la région de la « Pampa Deprimada » en Argentine ..	7
I-11 Caractéristiques générales de la région	7
I-12 La durabilité de la production animale dans la Pampa Deprimada	8
I-13 Formulation d'une hypothèse de travail et détermination de priorités de recherche	9
I-2 Analyse bibliographique et état des connaissances disponibles	10
I-21 Morphogenèse foliaire et croissance des espèces de graminées prairiales	10
I-22 Modalités de défoliation et sélectivité animale vis à vis des espèces au pâturage.....	13
I-23 Flux de tissus foliaires et adaptation des espèces au pâturage.....	16
I-24 Efficience de l'utilisation de l'herbe au pâturage	17
I-3 Les objectifs généraux de l'étude.....	18
I-4 Structure de la thèse	19
CHAPITRE II	21
DESCRIPTION GÉNÉRALE DES EXPÉRIMENTATIONS AU PÂTURAGE	21
II-1 Site expérimental.....	21
II-2 Le climat et le sol.....	21
II-3 La végétation	21
II-4 Le dispositif expérimental	22
II-41 Les différents traitements.....	22
II-42 La conduite du pâturage et la structure du couvert végétal	23
II-42-1 Relations entre la hauteur d'herbe (H) et l'Indice Foliaire (IF)	23
II-42-2 Relation entre la hauteur d'herbe (H) et la biomasse verte d'herbe (B)	24
II-42-3 Ajustement du chargement et variables d'état du couvert végétal	25
II-42-4 Composition botanique.....	26

CHAPITRE III 27**LA MORPHOGENESE FOLIAIRE 27****III-1 Introduction 27****III-2 Expérimentation I 28**

III-21 Matériels et méthodes 28

III-22 Résultats et discussions 29

III-22-1 Vitesse d'apparition des feuilles (LAR) 29

III-22-2 Vitesse d'allongement des feuilles (LER) 31

III-22-3 La durée de vie des feuilles (LLS) 32

III-22-4 Synthèse et discussion générale 33

III-3 Expérimentation II 34

III-31 Matériels et méthodes 34

III-31-1 Conditions expérimentales 34

III-31-2 Mesures de la morphogenèse foliaire 35

III-31-3 Analyse des données 35

III-32 Résultats et discussion 36

III-32-1 Analyse de la démographie foliaire 36

III-32-2 Analyse de la dynamique de croissance des feuilles 40

III-32-21 Modèle d'analyse 40III-32-22 La durée d'élongation des feuilles (LED) 41III-32-23 La vitesse d'allongement des feuilles (LER) 42III-32-24 La taille finale des feuilles (FLL) 43**III- 4 Discussion générale et essai de modélisation 45**

III-41 Simulation des flux de tissus foliaires au niveau d'une talle 45

III-41-1 Bases du modèle 45

III-41-11 Allongement et taille finale des feuilles 46

III-41-12 Vitesse d'apparition des feuilles 47

III-41-13 Durée de vie des feuilles et sénescence 48

III-41-2 Résultats de simulation et discussion 48

III-41-21 Taille des feuilles 48III-41-22 Dynamique de croissance foliaire et température 49III-41-23 Flux de tissus foliaires 52

III- 41-3 Conclusions 52

CHAPITRE IV 54**INTERACTIONS PLANTE-ANIMAL 54****IV-1 Analyse des modes de défoliation et des flux de tissus foliaires des talles pâturées 54**

IV-11 Introduction 54

IV-12 Matériels et méthodes 56

IV-12-1 Les conditions expérimentales 56

IV-12-2 Les mesures effectuées sur les talles individuelles 56

IV-13 Résultats et discussion 59

IV-13-1 Le chargement animal et les états du couvert végétal aux différentes périodes 59

IV-13-2 Fréquence de défoliation des talles 59

IV-13-3 Fréquence de défoliation des feuilles 61

IV-13-4 Intensité de défoliation 65

IV-13-5 Effets des modalités de défoliation sur le rapport entre les flux de consommation de tissus foliaires et les flux de sénescence à l'échelle de la talle 66

IV-13-6 Flux de tissus foliaires et efficacité d'utilisation de l'herbe à l'échelle de la talle 67

IV-14 Discussion générale 71

IV-15 Conclusions 73

IV-2 Analyse de la sélectivité de défoliation entre espèces au sein de la communauté végétale	75
IV-21 Introduction	75
IV-22 Matériels et méthodes.....	76
IV-22-1 Les conditions expérimentales	76
IV-22-2 Les mesures effectuées.....	76
IV-23 Résultats et discussion.....	78
IV-23-1 Composition botanique et structure du couvert végétal	78
IV-23-2 Les probabilités de défoliation des différentes espèces.....	79
IV-23-3 Analyse de la sélectivité.....	80
IV-23-4 Analyse de la composition botanique des tissus foliaires ingérés	81
IV-24 Conclusions	82

CHAPITRE V

84

DYNAMIQUE DES FLUX DE TISSUS FOLIAIRE À L'ÉCHELLE DU COUVERT VÉGÉTAL.....

84

V-I Introduction.....

84

V-2 Résultats et discussions

84

V-21 Densité de talles des différentes espèces	84
V-22 Flux de masse de tissus foliaires à l'échelle des talles individuelles	85
V-23 Flux de masse à l'échelle de l'unité de surface de sol	87
V-23-1 Analyse de la contribution des différentes espèces à l'Indice Foliaire global du couvert végétal ...	87
V-23-2 Analyse des flux de croissance (GR).....	88
V-23-3 Analyse des flux de sénescence (SR)	89
V-23-4 Analyse des flux de consommation (CR)	89
V-24 Discussion générale	90

CHAPITRE VI

93

DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSIONS.....

93

VI-1 Rappel de la problématique initiale

93

VI-2 Rappel des principaux résultats et généralisation.....

94

VI-21 Les caractéristiques morphogénétiques des espèces et leurs conséquences sur la dynamique de végétation des peuplements pâturés	94
VI-22 L'effet du chargement sur les modalités de défoliation des talles individuelles et le prélèvement de tissus foliaires par l'animal ; conséquences sur l'efficacité du pâturage.....	96
VI-23 Passage de l'échelle de la talle individuelle à l'échelle du couvert végétal.....	98

VI-3 Retour à la problématique initiale concernant la gestion du pâturage dans les prairies naturelles de la Pampa Humide

99

BIBLIOGRAPHIE

101

A mis hijos Eugenia y Julián

A mi madre y a la memoria de mi padre

HOMENAJE

A la memoria de Arturo MAZZANTI (14/7/50 - 10/6/97), quien fuera director de este trabajo de Tesis en Argentina y coordinador del grupo de Produccion y Utilizacion de Pasturas de la Estacion Experimental Agropecuaria Balcarce del INTA.

Supo orientar con vision clara y profunda conviccion su labor de investgacion y de docencia. Trabajador tenaz e incansable, constituyo una fuente de riqueza intelectual y de calidez humana que trascendio su tiempo.

HOMMAGE

A la mémoire d'Arturo MAZZANTI (14/07/50 – 10/06/97), qui fut le directeur de ce travail de thèse en Argentine et le coordinateur du groupe de Produccion y Utilizacion de Pasturas de la Estacion Experimental Agropecuaria Balcarce de l'INTA.

Il a su orienter avec une vision claire et une conviction profonde son travail de recherche et d'enseignement. Travailleur tenace et infatigable, il a été une source de richesse intellectuelle et de chaleur humaine qui lui survivront.

REMERCIEMENTS

Une thèse est généralement le produit d'un effort partagé...

Tout d'abord je tiens à exprimer ma reconnaissance à l'Instituto Nacional de Tecnologia Agropecuaria (INTA, Argentina) et à l'Institut National de la Recherche Agronomique (INRA, France) qui, grâce au programme de coopération bi-institutionnel, ont facilité un fructueux échange entre les scientifiques des 2 pays et fait progresser notre travail de recherche. Je remercie particulièrement l'INTA pour m'avoir donné la possibilité de faire ma formation doctorale et m'avoir soutenu économiquement pour le bon déroulement de mes expérimentations. J'associe à ces remerciements l'INRA pour le financement de ce stage qui m'a permis de finir ce mémoire.

Ma profonde reconnaissance et ma gratitude vont à Gilles LEMAIRE. Sa collaboration inconditionnelle a été un facteur central pour la concrétisation de ce travail. Ses compétences et son engagement scientifique sont un exemple remarquable.

Je remercie sincèrement le Professeur Armand GUCKERT pour avoir accepté de présider le jury de cette thèse et me permettre de la soutenir à l'Institut National Polytechnique de Lorraine (INPL).

Je remercie également Messieurs François GASTAL et Hans SCHNYDER qui ont accepté d'être les rapporteurs de cette thèse.

A François GASTAL, Directeur de l'Unité d'Ecophysiologie des Plantes Fourragères (UEPF), je veux exprimer mon sincère remerciement pour m'avoir reçue plusieurs fois durant ces 4 années afin de permettre l'aboutissement de ce travail.

Cela a été un honneur de partager une partie significative de ce travail avec mon collègue argentin Dante PUEYO. Ce travail a eu comme conséquence son Master of Science et une belle amitié.

De longues journées au champ, plusieurs sous la pluie ou avec le froid, des heures de laboratoire et aussi des moments très gais (notre typique « asados » par exemple) font partie de l'histoire d'un groupe de copains très nombreux qui se sont retrouvés tout au long des 3 ans de cette expérience : Marta « la belle » COLABELLI, Roberto « Tito » FERNANDEZ GRECCO, Enrique « le barbare » VIVIANI ROSSI, Alejandra « Ale » MARINO, Dante « Joaquin » PUEYO, Javier « Javi » CORDERO et Estaban « Peta » MORENO, « chercheurs » et « thésards » du groupe ; Oscar « caminata » ERQUIAGA, Jose « separator » MENDEZ, Carlos « gordi » MAGAZU, Jose « bici » BAQUERO y « el paisano » D'ELIA, les supers techniciens de l'INTA Balcarce, beaucoup d'étudiants d'Agronomie et stagiaires de divers institutions. A tous je voudrais ici exprimer mon remerciement pour le travail en équipe et la merveilleuse camaraderie.

Je tiens à signaler le travail de programmation (et la patience) de Madame Adriana CANO dans l'élaboration du programme d'analyse des données « macollos » (il ne pouvait pas s'appeler d'une autre façon). « Macollos » a facilité, pour moi mais aussi pour d'autres collègues, le calcul d'un grand nombre de données concernant les études détaillées des flux de tissus et de la dynamique de la défoliation.

Une place spéciale pour Fernando LATTANZI, homme et chercheur exceptionnel à qui je veux exprimer ma profonde reconnaissance pour son travail impeccable.

Je garderai un extraordinaire souvenir de l'équipe française « Ecophysio » de l'INRA de Lusignan. Tout d'abord Claude CANTOT que je remercie pour son impeccable et infatigable travail dans la mise en forme de ce mémoire. Je voudrai lui manifester ma reconnaissance pour sa vocation de service, son soutien inconditionnel et pour ses idées « juste à propos ».

Claude VARLET-GRANCHER, Jean Louis DURAND, Bruno MOULIA et Florence TAYOT (récente maman d'Alexiane), équipe des chercheurs de l'Unité que je remercie sincèrement pour leur exemple professionnel, leur soutien moral et la chaleur humaine qu'ils m'ont toujours apportés.

Christophe de BERRANGER, Louisette COUSSON, Annie EPRINCHARD, Gilles MILLET, Pascal POUSSOT et Jean Pierre TERRASSON, techniciens de l'Unité qui, avec leur sympathie et leur « gauchadas » (mot argentin qui vient de « gaucho », homme de la Pampa toujours prêt à donner un coup de main), ont fait de mon stage à Lusignan une période vraiment agréable.

Angélique CHRISTOPHE, Pierre MARTRE et Didier COMBES, les thésards de l'Unité avec lesquels j'ai partagé de sympathiques moments (bureau, cours de français intensifs, cueillette des cerises et discussions sur le sujet central de la vie : « la thèse »).

Un remerciement très spécial pour tous les copains du bâtiment « stagiaires » (et satellites) : Miroslava RAKOCEVIC, Yoann DENION, Monsieur Fugui MI et François MOREEWS, les « permanents » pendant l'hiver, avec lesquels il y a eu une très bonne ambiance. Tous d'une façon ou d'une autre m'ont appris ou m'ont aidé beaucoup pendant cette période de ma vie. Je garderai aussi un très bon souvenir de : Khalid, Juliana, Arnauld, Marine, Manuel, Sophie, David et Céline, les stagiaires qui sont arrivés au printemps.

« Les petits bijoux » qui m'ont accompagnée par e-mail Mabel CASANOVAS (un soplo de buena onda ...), pasturbalc et compagnie (comme chez moi, n'est ce pas ?), Mike WADE (Darwinianamente superb), el cascarudo (y esta todo dicho !), Silvia Assuero (Doctora, que corridas !), Jorge Castaño (reciente papa de Manuel...), Juancito « la leyenda continua », « fumando espero », Yani y Pablo Rimoldi (que sorpresa !).

Je voudrais remercier spécialement, pour le soutien constant et l'ambiance familiale qui m'ont été offerts, les CANTOT : Pierre, Sophie et bien sûr ma chère copine Claude avec qui j'ai passé d'inoubliables moments, ensemble nous avons mangé les spécialités de la maison mais aussi les « empanadas argentinas » en rêvant de rencontres, d'échanges entre Eugenia et Sophie et de pêches fabuleuses dans le Parana avec Pierre et Julian ... Olala !

Pour terminer, une place spéciale où je veux exprimer ma profonde reconnaissance Maria MUNOZ, Maria DELIA et Enrique VIVIANI ROSSI, Marta COLABELLI et « ★★ » (Mimi) pour leur présence de chaque jour ... et pour leur extraordinaire façon de donner, entièrement !... Merci.

CHAPITRE I

PROBLEMATIQUE GÉNÉRALE ET ÉTAT DES CONNAISSANCES

I-1 La production et l'utilisation des pâturages dans la région de la « Pampa Deprimada » en Argentine

I-11 Caractéristiques générales de la région

En Argentine plus de 70% de la surface du territoire est occupée par une végétation herbacée naturelle depuis les zones climatiques arides et froides de la Patagonie jusqu'aux zones subtropicales du Nord, en passant par les zones à climat tempéré de la Pampa. La région tempérée correspondant à la zone appelée « Pampa humide » correspond à l'écosystème le plus approprié du pays pour le développement des activités agricoles. En règle générale, la mise en culture s'est réalisée dans les zones ayant les potentialités de sols les meilleures, tandis que la production animale s'est maintenue dans les zones marginales peu propices à la culture. Parmi celles-ci, la zone de la Pampa Deprimada est la plus importante avec une superficie d'environ 8 000 000 ha sur laquelle l'élevage bovin extensif reste la principale activité économique.

La région est caractérisée par un climat doux, avec une moyenne de température annuelle de 15°C et une pluviométrie moyenne de 900 mm (Burgos, 1969). L'amplitude saisonnière des températures reste modérée avec des moyennes de $9\pm 1.2^\circ\text{C}$ et $19\pm 1.2^\circ\text{C}$ pour l'hiver et l'été respectivement⁽¹⁾. La distribution des pluies est plutôt régulière, 60% du total annuel étant répartis sur le printemps et l'été. Cependant, malgré cette bonne pluviométrie estivale, du fait que l'évapotranspiration est maximale durant cette période, le bilan hydrique est en principe négatif durant une grande partie de l'été.

En général, les sols de la Pampa Deprimada ne sont pas propices à la culture du fait de leur alcalinité et des mauvaises conditions de drainage (Tricart, 1973). Malgré un relief général « désespérément plat » les petites variations topographiques locales produisent des alternances locales de types de sols sur quelques mètres de distances seulement. Les sols des micro dépressions présentent en général des niveaux d'alcalinité très élevés et des niveaux de drainage très faibles. Durant l'hiver ces zones sont en général inondées pendant des périodes de plusieurs semaines.

Le climat général de la Pampa permet l'adaptation d'une grande variété d'espèces prairiales naturelles (Voorst, 1967 ; Leon, 1975), et d'espèces cultivées introduites (Mazzanti *et al.*, 1992). La végétation naturelle est caractérisée par la dominance des graminées et par l'absence totale d'arbres (Voorst, 1967 ; Soriano *et al.*, 1992). C'est la coexistence d'espèces natives et naturalisées de type C3 et C4 au sein des mêmes communautés végétales qui représente la caractéristique majeure de ces pâturages. Les deux types d'espèces C3 et C4 possèdent des cycles saisonniers de croissance *a priori* complémentaires, les premières permettant une croissance en saison froide, tandis que les secondes ont une croissance plutôt estivale (Sala *et al.*, 1981). La coexistence de ces deux types d'espèces permet donc aux communautés végétales de maintenir une croissance active durant pratiquement toute l'année,

⁽¹⁾ Moyenne des dernières vingt années

ce qui représente un atout considérable pour un élevage extensif entièrement basé sur le pâturage.

I-12 La durabilité de la production animale dans la Pampa Deprimada

Les caractéristiques agro-écologiques de la Pampa Deprimada donnent à cette région un intérêt local aussi bien qu'international. La production animale est basée sur une utilisation de la végétation naturelle par le pâturage pendant les douze mois de l'année. Les prairies naturelles représentent 80% environ des ressources fourragères à l'échelle de l'ensemble de la région. La fertilisation des pâturages aussi bien que l'utilisation de fourrages conservés ou de compléments alimentaires sont des pratiques très peu fréquentes chez les éleveurs.

Les conditions très extensives d'exploitation ainsi que les variations climatiques saisonnières provoquent une variabilité importante de la production d'herbe entre l'hiver et la période printemps-été dans des proportions qui peuvent aller de 1 à 8 (Sala *et al.*, 1981). Ainsi, les chargements annuels en animaux sont définis en fonction de la saison de plus basse production, c'est à dire la période hivernale, et il en résulte des efficacités très faibles de l'utilisation de l'herbe aux autres saisons.

Cette inadéquation saisonnière entre les croissances d'herbe et la demande des animaux provoque des variations importantes dans la pression de pâturage entre la période hivernale et la période printemps-été, d'autant plus que les fréquentes inondations hivernales sur les parties basses des parcelles réduit considérablement la surface pâturable à cette période. Dans ce contexte, il apparaît que les graminées C3, qui représentent l'essentiel de la ressource hivernale des animaux, ont tendance à être sur-pâturées à cette période, tandis que les graminées C4 qui sont dominantes en printemps-été ont tendance à être largement sous utilisées par les animaux (Agnusdei, 1991). De plus, il a été montré que les très faibles disponibilités du sol en azote pendant l'hiver (Vazquez et Barberis, 1982) limitent très fortement la croissance des graminées C3 à cette période (Fernandez Grecco *et al.*, 1995), tandis que la minéralisation de la matière organique du sol qui a lieu au printemps et en été profite davantage aux espèces C4, ce qui accroît les écarts de production entre les deux saisons au delà de ce qui serait dû à l'effet direct des températures sur les potentialités de croissance des deux types d'espèces. Ainsi les conditions d'exploitation des prairies au pâturage, telles qu'elles sont imposées par le système de production animal en vigueur dans cette région où les contraintes importantes de nutrition minérale, se conjuguent pour déterminer une baisse progressive de la contribution des espèces C3 par rapport aux espèces C4 dans la production annuelle de ces prairies (Sala *et al.*, 1981).

La coexistence des espèces C3 et C4 confère en théorie une très grande flexibilité au système, mais, dans le même temps, si les facteurs qui déterminent l'équilibre entre ces deux groupes d'espèces ne sont pas contrôlés et maîtrisés, le système risque de devenir de plus en plus instable. Une politique de réduction des chargements qui aurait pour but de diminuer la pression de pâturage hivernal dans l'espoir de restaurer la contribution des espèces C3 aurait en fait pour effet d'augmenter la sous utilisation des graminées C4 en été qui exerceraient alors une compétition accrue sur les espèces C3 en limitant leur émergence en automne et par contre-coup leur contribution hivernale.

Les tendances mondiales indiquent que la production animale bovine devra se concentrer dans des zones qui sont marginales pour la culture. En Argentine, cette tendance à labourer les meilleures terres pour réaliser des cultures céréalières est largement avancée partout où cela est possible. Il en résulte une tendance à augmenter les niveaux de chargement sur les surfaces

restantes de prairies naturelles qui sont bien entendu les moins productives, ce qui a tendance à accélérer le processus de dégradation de la végétation déjà constaté par la diminution ou la disparition de certaines espèces C3. Des stratégies doivent donc être proposées pour améliorer les capacités de chargement des prairies naturelles de la Pampa Deprimada de manière à ce que les systèmes de production de viande puissent être écologiquement et économiquement durables.

I-13 Formulation d'une hypothèse de travail et détermination de priorités de recherche

Pour sortir de cet « engrenage » de dégradation progressive de la végétation et des capacités productives des prairies de cette région, il est postulé que **la réduction partielle des contraintes nutritionnelles qui limitent la croissance hivernale des espèces C3 représente l'une des clés permettant d'augmenter les potentialités de chargement annuel, en atténuant les différences saisonnières de production d'herbe et en rééquilibrant la contribution des deux types d'espèces C3 et C4.** Cette hypothèse de travail est celle qui a permis d'organiser les recherches entreprises sur le pâturage des prairies naturelles de la Pampa Deprimada à l'INTA de Balcarce sous l'autorité d'A. Mazzanti. Mon travail de thèse s'inscrit dans cette problématique générale, et il devra contribuer à fournir des connaissances de bases nécessaires pour vérifier ou étayer le réalisme écologique et le réalisme agronomique de cette hypothèse générale.

Selon les résultats obtenus par Fernandez Grecco *et al.* (1995), une simple application de 50 unités de N juste avant l'hiver permet de multiplier par 2 la croissance d'herbe d'une prairie naturelle. Cet accroissement de production d'herbe pourrait alors s'accompagner d'un accroissement très substantiel du niveau de chargement sur l'ensemble de l'année, ce qui permettrait une meilleure utilisation des graminées C4 en période estivale et qui, en conséquence de la pression de pâturage, limiterait l'effet négatif qu'elles exercent sur l'émergence et le redémarrage des graminées C3 à l'automne. On pourrait ainsi espérer favoriser la compétition C3/C4 aux deux périodes charnières que sont la fin d'hiver – début de printemps et l'automne, en augmentant « l'agressivité » des C3 par des apports de N restreints à la période où la température ne permet pas aux graminées C4 d'être compétitives, et en diminuant « l'agressivité » des C4 à l'automne du fait d'une pression de pâturage plus élevée en été.

Pour vérifier le réalisme d'une telle hypothèse, des informations de base sont nécessaires sur les dynamiques saisonnières de croissance des espèces C3 et C4 les plus représentatives des communautés végétales pâturées. Ces types d'informations devraient également permettre de simplifier de manière objective la diversité botanique observée des prairies en définissant un nombre restreint de « morpho-types » permettant de prévoir les réponses quantitatives de la croissance de ces espèces aux variations des facteurs du milieu.

La dynamique de prélèvement des ressources du sol (eau et éléments nutritifs) et de leur utilisation par les deux groupes d'espèces pendant les deux périodes charnières durant lesquelles leurs cycles de croissance se chevauchent est important pour prévoir l'impact d'une modification du niveau des ressources sur l'évolution de la composition botanique des prairies.

La connaissance des dynamiques de défoliation des principales espèces des deux groupes C3 et C4 est également un préalable à l'analyse de l'impact des modifications induites de chargement sur les équilibres entre espèces. Ainsi le rôle du comportement alimentaire des

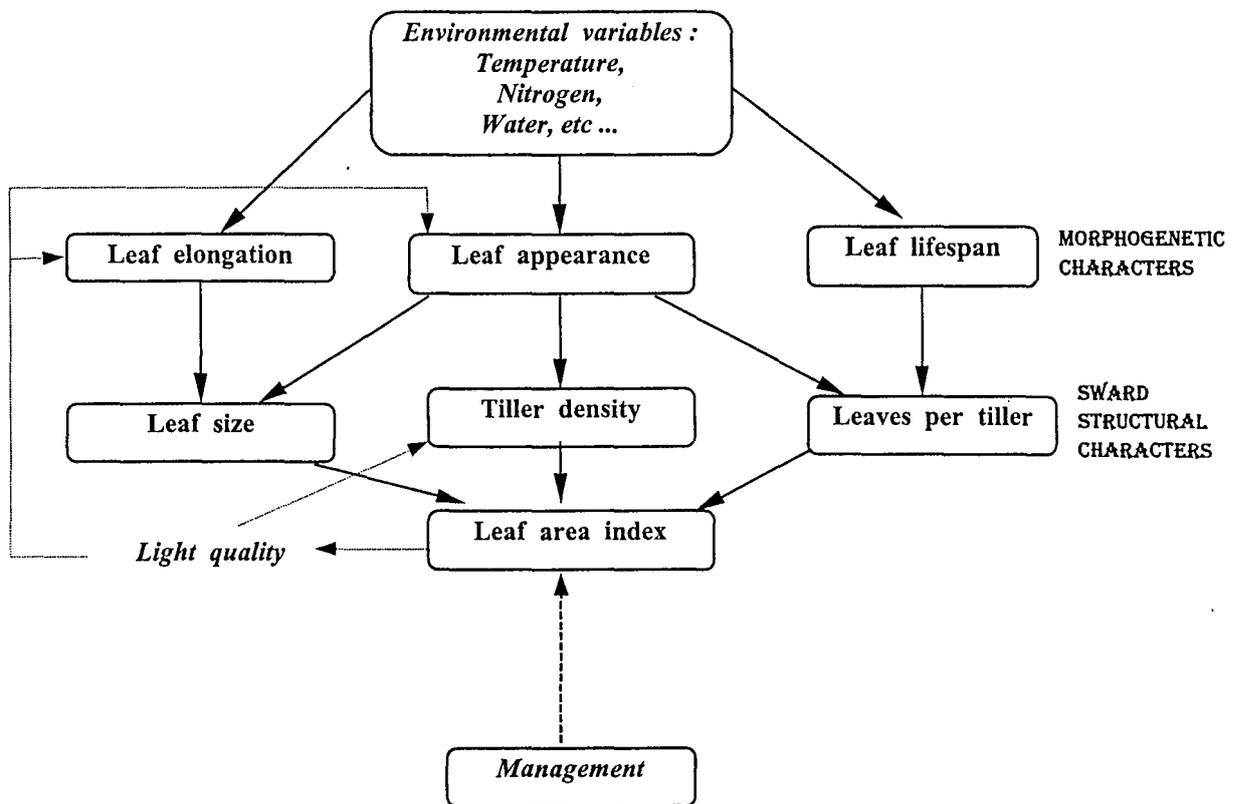


Figure I-1. Diagramme représentant les relations entre les caractéristiques morphogénétiques principales d'une espèce et les caractéristiques structurales du couvert végétal (d'après Lemaire et Chapman, 1996).

animaux et de ses possibilités de choix spécifique devra être analysé pour pouvoir interpréter les évolutions de composition botanique et de structure de végétation.

La compréhension de l'impact des dynamiques de croissance des différentes espèces et des dynamiques de sénescence de leurs tissus foliaires sur l'optimisation des bilans annuels et saisonniers entre la production d'herbe et sa consommation par les animaux au pâturage sur des communautés végétales multispécifiques, sont des éléments centraux pour le développement de stratégies de conduite du pâturage. Pour cela, des informations précises reliant la morphogenèse foliaire des différentes espèces et les modes de défoliation auxquelles elles sont soumises devront être disponibles.

Ces différentes questions de recherche, nécessaires pour la vérification de l'hypothèse générale de travail, ont déjà donné lieu à de nombreux travaux analytiques dans différentes parties du monde. Une analyse de l'état des connaissances sur ces différents points et des possibilités de transposition dans le contexte écologique et agronomique de la Pampa est un préalable à toute tentative de définition précise de l'objectif scientifique de ce travail de thèse.

I-2 Analyse bibliographique et état des connaissances disponibles

I-21 Morphogenèse foliaire et croissance des espèces de graminées prairiales

La nécessité de comprendre les processus de croissance des peuplements en relation avec les taux de génération et d'expansion des organes individuels (morphogenèse) a été depuis longtemps soulignée (Anslow, 1966). Cependant, cette approche mécaniste n'a été incorporée que relativement récemment dans les recherches sur le pâturage (Bircham et Hodgson, 1983 ; Lemaire, 1987) comme une manière de quantifier la croissance brute en plus de la quantification classique de la production nette de l'herbe. Des progrès dans la compréhension des processus qui contrôlent les quantités d'herbes « récoltables » au pâturage (Hodgson *et al.*, 1981) et des effets des différences morphogénétiques entre espèces sur ce contrôle (Lemaire *et al.*, 1987) ont été par la suite significatifs.

Lemaire et Chapman (1996) ont décrit comment les variables morphogénétiques caractéristiques des espèces et des génotypes interagissent pour déterminer les principales caractéristiques de la structure des peuplements que sont : la densité de talles, le nombre de feuilles par talle et la taille finale des feuilles adultes (Figure I-1). Ces trois caractéristiques représentent en fait les trois composantes de l'Indice Foliaire du peuplement. Cette représentation schématique de la Figure I-1 donne une représentation conceptuelle pour l'analyse de la dynamique de croissance des couverts prairiaux en reliant la dynamique de développement de l'Indice Foliaire et donc de l'interception du rayonnement solaire aux processus morphogénétiques qui déterminent les composantes de la croissance de l'herbe.

Parmi les trois principales variables morphogénétiques, la vitesse d'allongement des feuilles (LER) est la plus sensible aux variations des conditions environnementales (température, nutrition minérale, alimentation hydrique). En comparaison, la variable « vitesse d'apparition des feuilles » (LAR) est moins sensible aux conditions de nutrition minérale et d'alimentation hydrique et reste une caractéristique génotypique au moins dans une certaine gamme de température (Anslow, 1966). L'adaptation de différents génotypes à leur environnement thermique a été analysée en terme de développement et de croissance foliaire pour plusieurs espèces C3 (Chatterjee, 1961 ; Patel et Cooper, 1961 ; Cooper, 1964 ; Davies et Thomas, 1983 ; Peacock, 1975 ; Lemaire, 1985 ; Tallwin *et al.*, 1995). Les études entre espèces C3 et C4 ont été essentiellement concentrées sur les différences dans les capacités

photosynthétiques des feuilles (Pearcy et Ehlinger, 1984) et sur la complémentarité des cycles de croissance entre les deux groupes d'espèces lorsqu'elles sont en compétition dans le même habitat (Sala *et al.*, 1981). Des études comparatives de la morphogenèse de ces deux groupes d'espèces sont quasiment absentes de la littérature.

Le tallage potentiel correspond au nombre maximum de talles émises sur une talle primaire si tous les bourgeons de talle qui se trouvent à l'aisselle des feuilles donnent réellement une nouvelle talle. Dans ces conditions, la vitesse d'apparition potentielle des talles est directement reliée à la vitesse d'apparition des feuilles (Davies, 1988). Ces relations entre tallage et LAR ont été formalisées à partir des concepts de « site filling » (Davies, 1974 ; Neuteboom et Lantinga, 1989 ; Van Loo, 1992) et de « site usage » (Skinner et Nelson, 1992) dans un but de modélisation. Plus récemment une approche stochastique du tallage a été proposée (Matthew *et al.*, 1998) afin de résoudre quelques ambiguïtés concernant la paramétrisation du maximum de « site filling ». Cependant la complexité des facteurs qui interagissent sur le tallage en conditions réelles tels que l'environnement lumineux (Deregibus *et al.*, 1983), la nutrition minérale (Aspinall, 1966) ou l'alimentation hydrique (Assuero, 1998) et qui limitent ce dernier à un niveau souvent très inférieur au tallage potentiel rendent ces concepts relativement inopérants pour des études au champ. Tout au plus, la détermination du tallage potentiel permet d'exprimer le tallage réel de manière relative à ce dernier. Le rapport entre le taux de tallage potentiel, tel qu'il peut être déterminé par le LAR et le « site filling » maximum, et le taux de tallage réel devient alors une indication de l'intensité des contraintes qui limitent la production de nouvelles talles, mais sans fournir d'éléments pour en déterminer les causes. De plus, pour rendre compte de l'évolution de la densité de talle d'un peuplement prairial, il faut tenir compte non seulement du taux d'apparition des nouvelles talles mais aussi du taux de mortalité et du taux de renouvellement de la population de talle, ce qui nécessite une approche de type démographique (Matthews *et al.*, 1998).

La taille finale des feuilles, appréhendée par leur longueur (Final Leaf Length : FLL) peut être considérée comme le produit de la vitesse moyenne d'allongement (LER, phase visible à l'extérieur des gaines) et de la durée pendant laquelle s'effectue cet allongement (Leaf Elongation Duration : LED) :

$$FLL = LER.LED \quad (I-1)$$

Dans le cas de la fétuque élevée (Robson, 1967) et dans celui du ray-grass anglais (Davies, 1960) il a été montré que la durée d'allongement d'une feuille était proportionnelle à l'intervalle qui sépare l'apparition de deux feuilles successives qui est lui même l'inverse de la vitesse d'apparition des feuilles (LAR). Il s'ensuit donc :

$$LED = a/LAR \quad (I-2)$$

Ceci implique que la taille finale des feuilles doit être proportionnelle au rapport entre la vitesse d'allongement et la vitesse d'apparition des feuilles :

$$FLL = a.LER/LAR \quad (I-3)$$

Cependant, un certain nombre d'observations réalisées sur plusieurs graminées tempérées (*Lolium perenne*, *Phalaris tuberosa*, *Dactylis glomerata*) en conditions non limitantes de nutrition minérale et d'alimentation hydrique montre que l'Equation (I-2) ne semble pas être strictement respectée dans les conditions du champ (Labreveux, 1998). Des variations de températures ainsi que des modifications phénologiques (mise à fleurs des apex) au cours des

périodes de mesure semblent responsables de l'instabilité constatée de l'Equation (I-2). De plus ces observations ayant été obtenues dans des situations de repousse de l'herbe après une défoliation unique, une validation de ce modèle devrait être réalisée pour différentes modalités de défoliation combinant intensité et fréquence de défoliation. Il n'est donc pas certain que la valeur du coefficient « a » de l'Equation (I-2) puisse être considérée comme constante et caractéristique d'un génotype particulier. Cependant, pour une espèce donnée la température ayant un effet simultané sur la vitesse d'élongation et sur la vitesse d'apparition des feuilles, son effet sur la taille finale des feuilles dépendra des courbes de réponse respective du LER et du LAR. Or comme l'a montré Lemaire (1985) pour la fétuque élevée, dans la gamme de température de 0 à 18°C la réponse du LER à la température est d'allure exponentielle alors que la réponse du LAR est d'allure linéaire. Il en résulte donc une nette tendance à l'augmentation de la taille finale des feuilles lorsque la température augmente.

Ainsi en conditions de températures variables, et surtout en tenant compte des tendances saisonnières, il existe des variations temporelles de la taille finale des feuilles (Robson *et al.*, 1988). En conséquence, compte tenu du délai entre l'apparition d'une jeune feuille et le moment où cette feuille commence sa sénescence, en situation de variation naturelle de la température, il n'y a pas de couplage directe entre le taux de production de nouveaux tissus foliaires et le taux de sénescence. En effet si l'on admet comme sur le schéma de la Figure (I-1) que la durée de vie des feuilles est une caractéristique morphogénétique, les feuilles qui meurent à un instant donné ont une dimension qui a été déterminée par la température et l'état nutritionnel au moment de leur croissance, tandis que les feuilles qui apparaissent au même instant ont une dimension qui dépend de la température actuelle. Ainsi en situation d'augmentation de température (cas de la fin de l'hiver et le début du printemps) les feuilles qui meurent sont plus petites que les feuilles qui apparaissent ce qui permet de maintenir sur une talle une croissance nette positive, bien que le nombre total de feuilles adultes vivantes soit stable. En conditions de température décroissante à l'automne, l'effet inverse sera observé, c'est à dire une croissance nette négative. Il est clair que pour rendre compte de manière quantitative de l'évolution saisonnière de l'équilibre entre croissance et sénescence foliaire, il est indispensable de pouvoir modéliser ou du moins prévoir l'évolution saisonnière de la taille finale des feuilles des différentes espèces prairiales.

En régime d'équilibre, la durée de vie des feuilles (Leaf Life Span : LLS) est affectée par la température d'une manière relativement similaire à la vitesse d'apparition des feuilles. Il s'en suit que le nombre maximum de feuilles vivantes par talle est approximativement une constante (Davies, 1988 ; Lemaire, 1987). Ce nombre maximum de feuilles vivantes par talle (NLL) peut alors être estimé pour un génotype :

$$NLL = LLS.LAR \quad (I-4)$$

En situation de température fluctuante, des décalages peuvent exister entre les réponses du LLS et du LAR aux changements de température, ce qui peut amener à des fluctuations saisonnières du nombre maximum de feuilles autour de la valeur moyenne caractéristique de l'espèce et du génotype.

Il n'est pas possible de déduire directement le flux de sénescence de tissus foliaires à l'échelle d'une talle ou d'un peuplement à partir de la seule connaissance de la durée de vie moyenne des feuilles. Comme nous l'avons indiqué ci-dessus, il est important de prendre en compte la taille des feuilles qui entrent en sénescence. Ainsi par une combinaison entre la durée de vie des feuilles et leur taille il doit être possible de paramétrer le flux de sénescence comme la proportion de la biomasse foliaire sur pied qui est perdue par sénescence par unité de temps (Johnson et Thornley, 1985). Cependant cette approche n'a réellement été développée que sur

le ray-grass anglais en phase végétative. Des études similaires devraient être entreprises sur d'autres espèces à morphologie plus contrastée et prendre en compte également des stades phénologiques reproducteurs.

La grande variété d'espèces de graminées qui coexistent dans les prairies naturelles de la Pampa présente des différences marquées d'architecture (Cabrera, 1970) et de phénologie (Maceira, 1983 ; Leon et Bertiller, 1982). De manière évidente, leur contribution potentielle à la production d'herbe dépend de leurs caractéristiques morphogénétiques et de leur capacité à répondre aux changements de conditions environnementales. Une description détaillée des caractéristiques morphogénétiques et structurales des principales espèces natives et naturalisées des prairies de la pampa n'existait pas avant que nous entreprenions cette étude. Cette absence d'information représente une contrainte pour le développement de stratégies de conduite du pâturage adaptées aux espèces présentes (Lemaire *et al.*, 1987) et durables (Fulkerson et Slack, 1995). De plus amples informations de cette nature sont nécessaires pour pouvoir étendre le modèle décrit par Lemaire et Chapman (1996) à des espèces de différents types morphogénétiques et dans une large gamme de conditions environnementales.

I-22 Modalités de défoliation et sélectivité animale vis à vis des espèces au pâturage

Les talles représentent les unités de base permettant de relier les animaux consommateurs d'herbe au pâturage et les populations de plantes d'une prairie, et c'est au niveau de cette entité structurale du peuplement que les processus de défoliation foliaire doivent être analysés (Hodgson, 1966). Une modalité de défoliation peut être caractérisée par ses deux composantes qui sont la **fréquence** et l'**intensité**. La fréquence de défoliation mesure le temps moyen qui sépare deux défoliations successives sur la même talle (Hodgson, 1966 ; Wade, 1991). Elle peut également être déterminée à l'échelle de la feuille individuelle en fonction de la classe d'âge (Mazzanti et Lemaire, 1994). L'inverse de la fréquence de défoliation, qui définit alors la **probabilité moyenne** de défoliation d'une talle (ou d'une feuille) au cours d'une journée de pâturage peut être interprétée également comme une estimation de la proportion de talles (ou de feuilles) présentes par unité de surface de sol qui subissent une défoliation au cours d'une journée de pâturage. Si l'on admet que la population de talles présentes est uniformément répartie sur la surface considérée, alors on peut considérer que la proportion de talles défoliées pendant une journée de pâturage représente la proportion de la surface de prairie offerte aux animaux et effectivement « broutée » au cours de cette période (Wade, 1991). Ainsi la fréquence de défoliation, ou plutôt son inverse qui est la probabilité de défoliation, peut être considérée comme une mesure de la **dimension horizontale** de la défoliation dans une surface pâturée. La deuxième composante de la défoliation, l'intensité, peut être caractérisée comme la proportion de tissus foliaires présents sur une talle qui est prélevée par l'animal au moment d'une défoliation (Hodgson, 1966). L'intensité de défoliation peut, de la même manière, se définir au niveau de la feuille individuelle (Mazzanti et Lemaire, 1994). Wade (1991) a défini l'intensité de défoliation d'une talle en terme de longueur totale de la talle étirée. Cette mesure plus rapide de l'intensité de défoliation permet en outre de faire émerger le concept de **profondeur de défoliation** en exprimant la hauteur de la strate d'herbe prélevée en proportion de la hauteur totale du couvert végétal. Ceci permet donc d'appréhender la **dimension verticale** de la défoliation.

Dans un système de pâturage en rotation, le contrôle de la fréquence de défoliation est plus évident que dans un système de pâturage libre, puisqu'en règle générale, l'intervalle de défoliation est contrôlé par l'intervalle entre deux pâturages successifs de la même parcelle. Cependant, il est important de noter qu'en fonction du chargement instantané appliqué toutes les talles (ou feuilles) individuelles ne sont pas nécessairement défoliées à chaque « passage »

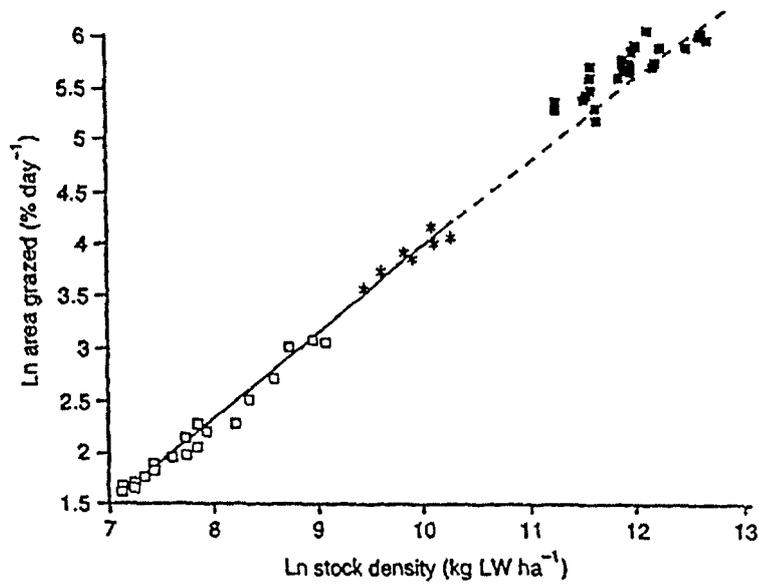


Figure I-2. Relation entre la surface pâturée par jour par un troupeau et le chargement instantané en condition de pâturage continu (□), de pâturage tournant (*) ou de pâturage rationné (■), LW : pois vif (d'après Wade 1991).

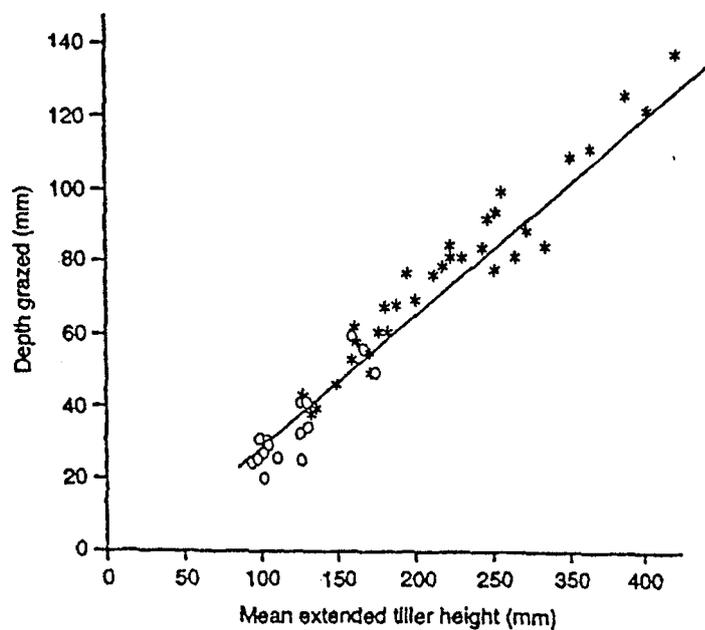


Figure I-3. Relation entre la profondeur de défoliation et la hauteur de la talle pâturée allongée en condition de pâturage continu (o) ou de pâturage tournant (*) (d'après Wade 1991).

des animaux (Jackson, 1975 ; Briske et Stuth, 1982). En ajustant de manière adéquat le chargement instantané et la durée de présence des animaux à chaque passage, on peut faire coïncider de manière assez précise, l'intervalle moyen de défoliation des talles avec l'intervalle de pâturage de la parcelle. Dans un système de pâturage libre, des études déjà anciennes avaient montré que les talles individuelles étaient défoliées de manière intermittente (Hodgson et Ollerenshaw, 1969) et que leur fréquence de défoliation était très étroitement reliée au niveau de chargement animal (Wade et Baker, 1979). De manière intéressante, Wade (1991) a démontré que lors de la période de pâturage d'une parcelle en pâturage tournant, les talles individuelles étaient pâturées plusieurs fois successivement, et que durant cette période leur fréquence de défoliation était reliée au chargement instantané selon une relation parfaitement identique à celle établie en pâturage libre (Figure I-2). Il y a donc une relation de base unique qui relie le nombre d'animaux présents sur une parcelle à un moment donné (chargement instantané) et la fréquence de défoliation des talles qui est indépendante du système de pâturage utilisé. Si l'on admet, comme montré ci-dessus, que la fréquence de défoliation est une mesure inverse de la surface pâturée effective, la pente de la relation de la Figure I-2 représente une estimation de l'activité horizontale de défoliation d'un animal au pâturage, et elle devient un outil d'analyse de l'effet de la structure du couvert végétal offert à l'animal sur sa propre activité de pâturage comme l'a montré Wade (1991).

L'intensité de défoliation en conditions de pâturage continu, exprimée sur la base de la proportion de tissus foliaires prélevée, s'accroît avec le chargement (Hodgson, 1966 ; Hodgson et Ollerenshaw, 1969 ; Curll et Wilkins, 1982) et dépend également de la hauteur du couvert ou de son Indice Foliaire. Des valeurs comprises entre des extrêmes de 15 et 70% ont été observées par ces différents auteurs. Cependant Wade (1991) a montré que la profondeur de défoliation, estimée sur la base de la hauteur de talle étirée représentait une proportion constante de 35% dans une large gamme de hauteur d'herbe et de niveau de chargement, et que cette proportion restait identique en condition de pâturage continu comme en pâturage tournant (Figure I-3). Ainsi, on peut penser que les variations d'intensité de défoliation obtenues sur la base d'une proportion de tissus foliaires (voir ci-dessus) reflètent le fait que selon la structure verticale du couvert végétal, une même proportion de hauteur de couvert ne correspond pas à une proportion identique de tissus foliaires. Lorsque l'on examine également l'intensité de défoliation au niveau de la feuille individuelle on retrouve également une constance de l'intensité de défoliation qui est de l'ordre de 50% (Mazzanti et Lemaire, 1994).

La contradiction entre les trois modes d'estimation de l'intensité de défoliation n'est en fait qu'apparente. La différence entre la constante de 35% de profondeur de défoliation mesurée à l'échelle de la talle et la constante de 50% mesurée à l'échelle de la feuille individuelle peut s'expliquer si l'on tient compte de la hauteur des gaines qui représente en moyenne 1/3 de la longueur du limbe foliaire le plus long. De même l'étude détaillée des données de Hodgson (1966) et de Mazzanti et Lemaire (1994) montre que la principale source de variation de l'intensité de défoliation exprimée à l'échelle de la talle provient de différences dans le nombre de feuilles qui sont prélevées simultanément lorsqu'une talle est défoliée et non de différences dans l'intensité de défoliation des feuilles individuelles. Cela correspond en fait à un ajustement de la taille des bouchées de l'animal en fonction de la hauteur de l'herbe qui lui est offerte (Wade, 1991) et cela reflète également des différences de structures tridimensionnelles des talles (angles foliaires).

Il apparaît évident que ces lois qui déterminent les différentes composantes de l'intensité de défoliation peuvent être très dépendantes à la fois du type d'animal et de la manière dont il forme ses bouchées et de la structure du couvert végétal qui lui est offert. Ces diverses relations dont nous avons fait état ont été essentiellement établies sur des prairies monospécifiques de ray-grass anglais ou de fétuque élevée. Il apparaît essentiel que ces lois

puissent être vérifiées ou bien établies dans le cadre de prairies à flore plus complexes et pour des espèces à morphologie beaucoup plus contrastée. Par exemple, la tendance des feuilles les plus jeunes à être prélevées plus fréquemment que les plus vieilles en pâturage continu (Hodgson et Ollerenshaw, 1969 ; Parsons *et al.*, 1983 ; Barthram et Grant, 1984 ; Clarck *et al.*, 1984 ; Mazzanti et Lemaire, 1994) résulte d'une interaction entre l'arrangement spatial des différentes classes d'âge des feuilles dans le couvert végétal et la détermination de la strate de végétation pâturée par l'animal telle qu'elle est définie par la profondeur de pâturage. En réalité une modification progressive de l'angle des feuilles vers une position de plus en plus horizontale en fonction de leur âge (Mazzanti, 1990) permet à celles-ci d'échapper progressivement à la défoliation et ceci indépendamment de leur longueur propre, ce qui renforce du même coup la proportion de jeunes tissus foliaires dans le contenu des bouchées prélevées par l'animal (Hodgson, 1966 ; Hodgson, 1986 ; Mazzanti et Lemaire, 1994).

La structure d'un couvert végétal et l'arrangement spatial des feuilles dépendent principalement de caractéristiques morphologiques qui déterminent le port des différentes espèces. Ainsi, la position relative des feuilles de différentes classes d'âge au sein de la canopée peut être très différente en fonction des espèces et des communautés végétales. Carrère (1994) a étudié l'effet des variations saisonnières de la distribution verticale des feuilles sur le mode de défoliation, la croissance et la consommation par des moutons au pâturage d'un mélange de ray-grass anglais et de trèfle blanc. L'auteur a pu montrer que la contribution du trèfle blanc à l'ingestion des animaux au pâturage suivait strictement les variations saisonnières qui déterminent la position verticale relative des limbes de trèfle dans le couvert végétal. Parsons *et al.* (1991a) étudiant le même type de prairie ont montré que les feuilles de trèfle échappaient à la défoliation tant que l'élongation de leur pétiole restait insuffisante pour ne pas les positionner au sommet du couvert végétal. Dans ces conditions, contrairement aux graminées, les feuilles les plus jeunes sont donc moins fréquemment défoliées. Cette différence entre les deux espèces peut partiellement expliquer le maintien et les bonnes performances du trèfle blanc en conditions de pâturage continu (Parsons *et al.*, 1991b).

La grande diversité des types morphologiques d'espèces prairiales présentes dans les communautés végétales naturelles pâturées de la région de la Pampa implique donc que, pour que le contrôle des flux de tissus foliaires dans ces systèmes pâturés puisse être envisagé, des études analytiques sur les composantes de la défoliation des espèces dominantes de ces communautés soient entreprises et puissent être reliées aux caractéristiques morphogénétiques de ces espèces. Les seules informations qui existent actuellement sur ce type de communautés sont celles qui décrivent les modifications de leur composition botanique sous l'effet de modifications de niveaux de chargement et de modes de conduite du pâturage (Sala *et al.*, 1986 ; Facelli, 1989 ; Agnusdei *et al.*, 1989).

Les interactions plante/animal analysées dans ce paragraphe sont essentiellement basées sur des études en peuplement monospécifique. Les modèles qui sont proposés représentent un cadre conceptuel permettant d'explorer les relations entre les processus d'ajustement par l'animal des composantes verticale et horizontale de la défoliation et les caractéristiques dynamiques de la structure spatiale des unités morphologiques des plantes au sein des couverts pâturés. Pour étendre ces concepts à d'autres espèces et à des communautés végétales complexes, il est nécessaire de comprendre non seulement le déterminisme de l'ajustement des composantes de la défoliation au niveau de chaque espèce prise individuellement, mais également de tenir compte de la répartition spatiale de ces espèces dans les deux dimensions horizontale et verticale. L'incidence de cette hétérogénéité spatiale dans la répartition des espèces sur les choix des animaux peut engendrer des variations sur le comportement alimentaire des animaux et *in fine* sur la défoliation relative des espèces les

unes par rapport aux autres (Senft *et al.*, 1987). Pour cette raison, pour interpréter les informations recueillies sur les modes de défoliation des espèces au sein de communautés végétales complexes, les caractéristiques de l'hétérogénéité spatiale de ces communautés qui contrôlent la **sélectivité des espèces au pâturage** doivent être prises en compte

I-23 Flux de tissus foliaires et adaptation des espèces au pâturage

La vitesse d'accumulation de la biomasse d'herbe verte (Net Herbage Accumulation ou NHA) dans un couvert végétal non pâturé est égale à la différence entre les flux de croissance (G) et de sénescence (S) des tissus foliaires :

$$\text{NHA} = \text{G} - \text{S} \quad (\text{I-5})$$

Dans un couvert végétal soumis au pâturage, l'accumulation nette de biomasse d'herbe est également fonction de la vitesse d'ingestion par les animaux (C) :

$$\text{NHA} = \text{G} - (\text{S} + \text{C}) \quad (\text{I-6})$$

La compréhension des effets des modes de conduite du pâturage sur la production et l'ingestion de l'herbe a été considérablement améliorée à partir du moment où ces relations ont été clairement explicitées dans les études menées sur le pâturage (Hodgson *et al.*, 1981). Cette approche a établi les bases qui déterminent la dynamique de consommation d'herbe qu'il est possible de réaliser de manière à maintenir le couvert végétal dans un état stable, c'est à dire à un niveau constant d'Indice Foliaire.

Les études sur la dynamique des tissus foliaires (Arosteguy, 1982 ; Bircham et Hodgson, 1983 ; Grant *et al.*, 1983) ont été généralement réalisées dans des conditions où la biomasse d'herbe était maintenue constante, c'est à dire pour $\text{NHA} = 0$. Dans ces conditions, on obtient une égalité entre les flux de consommation (C) et la différence des flux de croissance et de sénescence (G-S) conformément à l'Equation (I-6). Il est alors possible d'estimer la valeur de C par la simple mesure de G et S sur un échantillon de talles baguées (Davies, 1993). Ceci permet de représenter la variation relative de ces trois flux en fonction d'un état donné du couvert végétal, exprimé par son Indice Foliaire, sa hauteur ou sa biomasse.

La différence G-S correspond à la croissance nette de l'herbe et représente le flux de tissus foliaires potentiellement consommable par les animaux pour maintenir le couvert végétal dans un état stable de renouvellement de la ressource. Cette valeur est relativement stable pour une gamme d'Indices Foliaires allant de 2 à 5, ce qui correspond pour du ray-grass anglais à des hauteurs d'herbe de 3 à 8 cm, et à des biomasses de 1 000 à 2 000 kgMS/ha. Un optimum de la valeur G-S est obtenu pour un Indice Foliaire de 3 et une biomasse de 1 250 kg.MS/ha peut être observée, mais en réalité la quantité d'herbe ingérée par les animaux demeure assez insensible à des variations modérées de l'Indice Foliaire du couvert végétal. Cette relative insensibilité est due en grande partie à une compensation entre croissance (G) et sénescence (S) foliaire. De plus, il existe également une compensation entre la taille et la densité des talles (Hodgson et Wade, 1978) qui confère aux peuplements pâturés une grande gamme d'adaptation à l'intensité et la fréquence de défoliation.

Cependant cette plasticité morphogénétique rencontre un certain nombre de limites d'ordre physiologique. Pour des couverts végétaux maintenus à des hauteurs très faibles, c'est à dire pour des valeurs faibles d'Indice Foliaire, la surface foliaire par talle ne permet pas de maintenir des bilans de carbone suffisants et l'on observe alors une chute importante de la

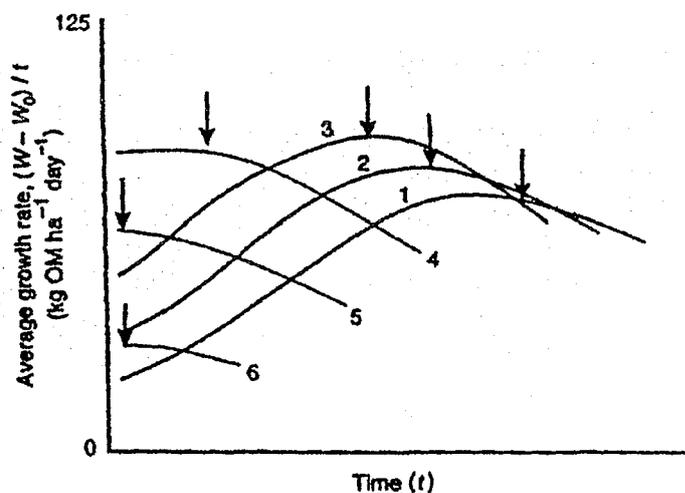


Figure I-4. Evolution des vitesses de croissance moyenne de prairies pendant une période de repousse après une défoliation ayant laissé un indice foliaire résiduel de 0.5 – 0.8 – 1.1 – 3.4 – 5.3 ou 6.8 (correspondant aux chiffres de 1 à 6 respectivement). Simulation prédite par le modèle. Les flèches indiquent la date de récolte optimale (d'après Parsons et al. 1988).

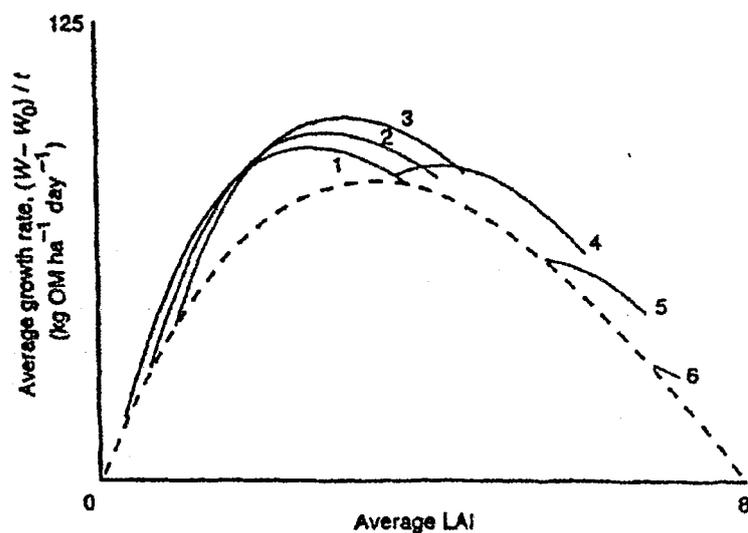


Figure I-5. Relation entre la vitesse de croissance moyenne et l'indice foliaire moyen d'une prairie pendant une période de repousse après une défoliation laissant un indice foliaire résiduel de 0.5 - 0.8 - 1.1 - 3.4 - 5.3 - ou 6.8 (lignes plaines et chiffres de 1 à 6). Simulation prédite par le modèle. (d'après Parsons et al. 1988)

croissance (C) qui n'est pas compensée par la diminution de sénescence. Par contre, à l'opposé, pour des Indices Foliaires élevés, l'interception de lumière est maximum, la croissance atteint donc une valeur asymptotique, mais le flux de sénescence augmentant presque proportionnellement à la masse de feuilles présentes devient prépondérant. Dans ces conditions la densité de talle diminue fortement du fait de la compétition pour la lumière qui entraîne l'arrêt de l'émission de nouvelles talles en réponse au changement de la qualité de l'éclairement (Deregibus *et al.*, 1983) et une mortalité des plus talles les plus jeunes (Ong, 1978).

La très grande plasticité morphogénétique observée chez le ray-grass anglais (Hodgson et Wade, 1978 ; Brock et Fletcher, 1993) n'a pas été observée de manière aussi importante chez d'autres espèces de graminées à caractéristiques morphogénétiques différentes (Xia *et al.*, 1994 ; Cordero, 1996 ; Tallowin *et al.*, 1995). Que certaines espèces puissent différer dans leur aptitude à s'adapter à différentes modalités de défoliation n'implique pas que les principes de base développés pour l'étude de la croissance des graminées en peuplement monospécifique ne puissent pas être utilisés pour l'étude de peuplements multispécifiques. Par exemple, les études de Mazzanti et Lemaire (1994) sur *Festuca arundinacea* montrent que l'approche développée par Bircham et Hodgson (1983) sur *Lolium perenne* s'applique parfaitement malgré les différences morphologiques évidentes entre ces deux espèces.

Il apparaît donc important d'élargir la gamme d'espèces, de conditions climatiques et de conditions de pâturage pour lesquelles cette approche de la dynamique de tissus foliaires peut être développée.

I-24 Efficience de l'utilisation de l'herbe au pâturage

La conduite du pâturage a deux effets sur une prairie pâturée : i) elle contrôle la capture d'énergie solaire par le couvert végétal par son effet sur l'Indice Foliaire, et ii) elle détermine la fréquence et l'intensité de défoliation des différentes composantes du peuplement (espèces végétales, plantes individuelles, talles et feuilles) à travers le niveau de chargement animal.

L'optimisation de l'exploitation des prairies peut être raisonnée soit pour maximiser l'interception de l'énergie solaire et la production brute d'herbe, soit pour maximiser la consommation d'herbe par les animaux. En réalité comme l'a montré Parsons (1994) il s'agit de trouver un compromis entre ces deux objectifs.

L'Indice Foliaire résiduel en début de période de repousse après une défoliation en système de pâturage tournant, ou bien l'Indice Foliaire moyen qui est maintenu plus ou moins constant en système de pâturage continu, détermine l'équilibre entre vitesse de croissance et vitesse de sénescence (Parsons *et al.*, 1988). Lorsque la repousse débute à partir d'un Indice Foliaire résiduel élevé, l'équilibre entre croissance et sénescence est rapidement atteint et la durée optimum de repousse doit être courte par rapport aux conditions initiales à faible Indice Foliaire (Figure I-4). Lorsque l'on compare les modes de pâturage « tournant » et « continu » sur la base de l'Indice Foliaire moyen du couvert végétal sur une période donnée, il n'y a pas de différence nette de productivité entre les modalités de pâturage (Figure I-5). Ainsi, l'Indice Foliaire moyen semble être le paramètre qui contrôle le mieux l'efficacité du pâturage. Lorsqu'il est atteint, on peut considérer que la combinaison optimum entre intensité et fréquence de défoliation a été également obtenue.

Au pâturage, les portions de feuilles qui ne sont pas ingérées par l'animal avant leur sénescence retournent au sol sous forme de litière. En conditions de pâturage continu, et en

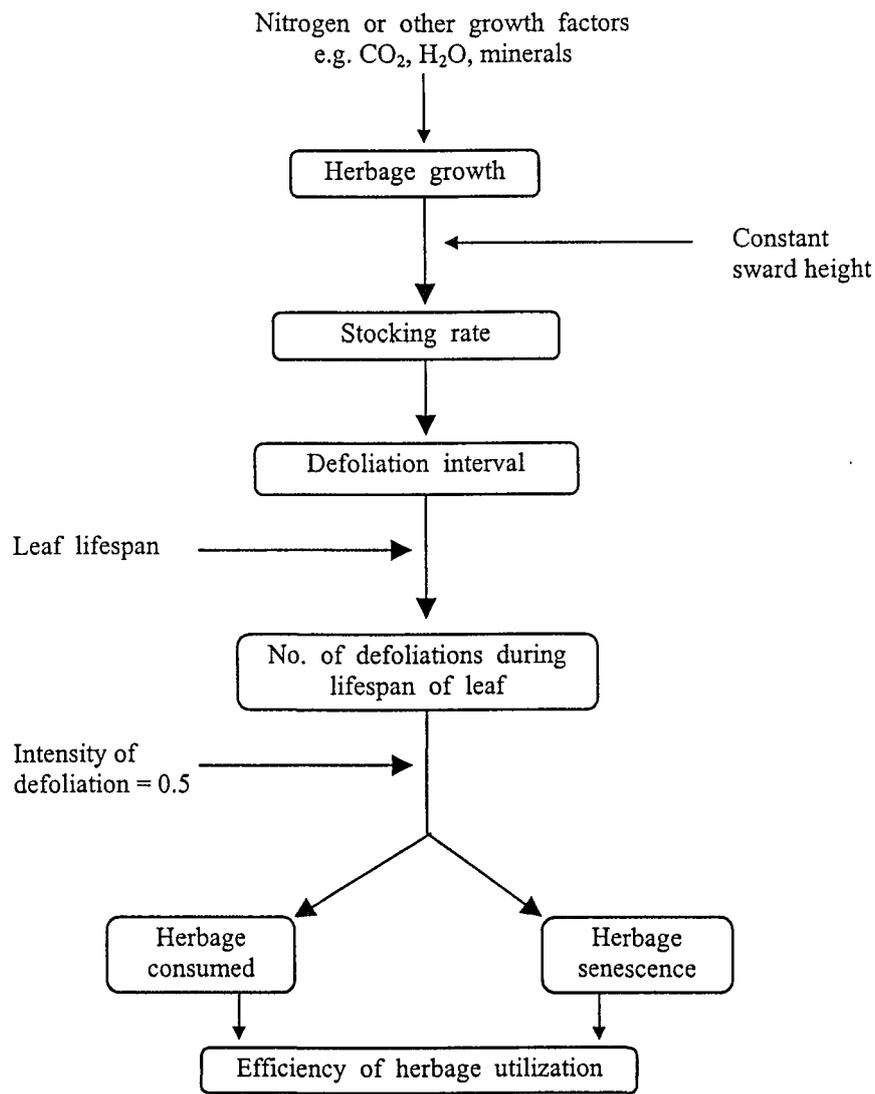


Figure I-6. Diagramme représentant l'effet des variations de la croissance de l'herbe et du chargement végétal qui lui est associé sur l'efficacité d'utilisation de l'herbe dans un pâturage continu (d'après Mazzanti et Lemaire, 1994).

situation d'équilibre, même si l'on considère que tous les tissus foliaires produits sont accessibles pour l'animal, du fait de la durée de vie limitée des feuilles, il existe une proportion importante de tissus foliaires qui échappe à l'ingestion par les animaux et qui retourne au sol. Mazzanti et Lemaire (1994) ont suggéré que la proportion de tissus foliaires qui échappe à la défoliation pouvait être estimée par le rapport entre la durée de vie des feuilles de l'espèce considérée et l'intervalle moyen entre deux défoliations successives. Le modèle théorique proposé par ces deux auteurs considère que l'intensité de défoliation, mesurée au niveau de la feuille individuelle comme le rapport de la longueur de feuille prélevée par l'animal à la longueur initiale de la feuille, est une constante indépendante du chargement animal. Seul l'intervalle moyen entre deux défoliations successives est relié directement au nombre d'animaux c'est à dire au chargement. Ainsi, pour une espèce donnée ayant une durée de vie des feuilles fixée, toute modification de chargement accompagnant une variation de la croissance d'herbe dans le but de maintenir l'Indice Foliaire du couvert végétal dans un état stable sera accompagnée d'une modification de l'efficacité d'utilisation de l'herbe. Selon le schéma de la Figure (I-6), l'efficacité d'utilisation de l'herbe est déterminée par le nombre de défoliation qu'une feuille individuelle est susceptible de subir avant sa sénescence.

Afin d'utiliser ce modèle pour étudier l'efficacité d'utilisation de l'herbe au pâturage, il est nécessaire d'obtenir des estimations précises de la longueur finale des feuilles et de leur durée de vie. Or ces deux paramètres sont dépendants des caractéristiques morphogénétiques des espèces considérées mais dépendent également des conditions de températures comme cela a été montré ci-dessus. Ils sont donc susceptibles de larges variations saisonnières qui peuvent engendrer, selon les espèces considérées et leur gamme de réponse à la température, des variations saisonnières importantes dans les flux de croissance et de sénescence des tissus foliaires et par conséquent de larges fluctuations dans l'efficacité de l'utilisation de l'herbe au pâturage. Enfin l'hypothèse générale telle qu'elle est formulée dans le schéma de la Figure I-6 et qui permet de relier l'efficacité d'utilisation de l'herbe au pâturage au niveau de croissance brute de l'herbe dans des conditions de maintien d'un niveau constant de hauteur d'herbe ou d'Indice Foliaire du couvert végétal, n'a été élaborée que pour des périodes relativement courtes dans lesquelles les conditions pouvaient être considérées comme stables. Ainsi cette hypothèse n'a jamais été confrontée ni aux fortes fluctuations de croissance d'herbe entre saisons ni aux différences de croissance et de morphogenèse existant entre espèces végétales contrastées telles que celles qui composent les communautés végétales pâturées de la Pampa.

I-3 Les objectifs généraux de l'étude

Les systèmes de pâturage extensif qui sont pratiqués dans la « Pampa Deprimada » sont caractérisés par une très faible productivité fourragère hivernale et d'importants excès d'herbe durant la période de printemps et du début de l'été (voir paragraphe I.1). Ceci doit certainement conduire à une très faible efficacité d'utilisation de l'herbe produite. L'objectif de ce travail est donc de quantifier l'effet de différents états du couvert végétal sur la croissance brute de l'herbe en hiver et au printemps pour les diverses espèces d'une communauté végétale pâturée typique de la région, et d'analyser l'impact de ces différents états sur l'efficacité d'utilisation de l'herbe produite par les animaux, dans des conditions naturelles caractérisées par d'importantes fluctuations de températures.

En absence de déficit hydrique très sévère, l'accroissement progressif des températures moyennes journalières, de l'éclairement incident et de la disponibilité en éléments minéraux dans le sol depuis la période hivernale jusqu'à la fin du printemps, se traduit par un accroissement très important des capacités de croissance des différentes espèces au sein de la

communauté végétale. En conséquence, pour maintenir un état constant du couvert végétal en terme de biomasse ou d'Indice Foliaire, il est nécessaire d'accroître progressivement le chargement animal dans des proportions identiques. Selon le modèle proposé par Mazzanti et Lemaire (1994) cet accroissement de chargement devrait s'accompagner d'une meilleure efficacité d'utilisation de l'herbe. De plus, la réaction des différentes espèces aux différences de chargement et aux différences d'états du couvert végétal devrait être en accord avec leurs durées de vie des feuilles si l'on admet l'hypothèse générale du schéma de la Figure I-6.

En fonction de cette hypothèse générale, une expérimentation a été mise en place sur une prairie typique de la Pampa Deprimada. Cette prairie a été maintenue à trois niveaux constants d'Indice Foliaire par un ajustement du chargement animal pendant trois périodes : hiver, début et fin de printemps. Pour étudier le comportement des différentes espèces au sein de la communauté végétale, nous avons choisi les espèces de graminées les plus représentatives ayant des caractéristiques morphologiques contrastées. Etant donné le manque d'information sur la dynamique de la morphogenèse de ces espèces, une étude préliminaire a été nécessaire.

L'étude entreprise a été conçue pour permettre de comprendre le déterminisme de la production brute d'herbe et de sa consommation par les animaux au pâturage. Nous avons mis en œuvre dans cette étude une méthodologie permettant de quantifier de manière indépendante les flux de croissance, de sénescence et d'ingestion à l'échelle de la communauté végétale et au niveau des principales espèces qui la composent. L'ambition de cette étude est de pouvoir quantifier la contribution de chacune des espèces étudiées à l'ingestion globale d'herbe par les animaux et de la relier à des caractéristiques morphogénétiques facilement identifiables telles que la vitesse d'allongement foliaire (LER) et sa réponse à la température, la vitesse d'apparition des feuilles (LAR) ou la durée phyllochronique (Ph) et la durée de vie des feuilles (LLS).

Par rapport aux nombreuses études qui ont été menées sur des peuplements pâturés monospécifiques, principalement sur le ray-grass anglais, notre étude, bien que reprenant les bases d'une approche déjà bien développée sur ce type de peuplement, représente donc une tentative d'explicitation du rôle de la diversité botanique au sein de communautés végétales complexes. En effet, jusqu'à maintenant, la diversité botanique des communautés végétales pâturées n'a que rarement été analysée du point de vue de sa fonctionnalité par rapport à l'utilisation de l'herbe au pâturage. Ce travail a l'ambition de fournir une base de raisonnement pour la caractérisation morphogénétique des différentes espèces et la définition de groupes fonctionnels. Pour cela le cadre d'analyse est celui des deux schémas des Figures I-1 et I-6. Les mesures effectuées ont pour but de tester la pertinence des hypothèses sous-jacentes.

I-4 Structure de la thèse

Après ce Chapitre I le mémoire sera composé de cinq parties.

Le Chapitre II permettra de décrire les dispositifs expérimentaux mis en place et les méthodologies utilisées pour le contrôle des états des couverts végétaux et les ajustements du chargement animal correspondant. Cependant les aspects particuliers des différentes méthodes mises en œuvre pour l'analyse de la démographie foliaire et de la dynamique de défoliation des différentes espèces seront détaillées dans les différents chapitres concernés.

La première partie du Chapitre III sera consacré à l'étude de la morphogenèse d'un certain nombre d'espèces de type C3 : *Chaetotropis elongata*, *Hordeum stenostachys*, *Lolium*

multiflorum et *Stipa neesiana*, et C4 : *Paspalum dilatatum* et *Sporobolus indicus*. Pour ces espèces, les relations entre les caractéristiques de la morphogénèse foliaire (vitesse d'allongement des feuilles, vitesse d'apparition des feuilles, et durée de vie des feuilles) et la température ont été quantifiées et certaines hypothèses implicitement contenues dans le modèle de Chapman et Lemaire (1996) ont pu être testées. Dans la deuxième partie de ce chapitre, une analyse détaillée de la dynamique de démographie et de croissance foliaire à l'échelle de la talle individuelle a été réalisée sur les trois espèces suivantes : *Lolium multiflorum*, *Paspalum dilatatum* et *Cynodon dactylon*. Enfin un modèle de flux de tissus foliaires à l'échelle d'une population de talles non défoliées a été construit et testé sur les deux espèces *Lolium multiflorum* et *Paspalum dilatatum* pour rendre compte des effets de la variation saisonnière des températures et des différences d'états du couvert végétal sur les flux instantanés de croissance et de sénescence foliaire.

Le Chapitre IV introduira de manière explicite les modalités de défoliation, en terme d'intensité et de fréquence, et leur impact sur les flux de croissance et de sénescence foliaire à l'échelle de la talle. Cette analyse des modalités de défoliation sur chacune des espèces constitutives de la communauté végétale permet en outre d'analyser le degré de « sélectivité » que les animaux peuvent exercer entre les différentes espèces.

Le Chapitre V extrapolera les analyses précédentes effectuées à l'échelle des talles individuelles au niveau de la surface pâturée. Ainsi les effets des différents états du couvert végétal sur les différents flux de tissus foliaires par unité : croissance, sénescence et ingestion exprimés par unité de surface de sol, ont pu être établis pour chaque saison, et l'analyse de l'efficacité d'utilisation de l'herbe produite a pu être entreprise à l'échelle du peuplement végétal.

Une Conclusion Générale (Chapitre VI) synthétisera les discussions et les conclusions partielles de chacun des chapitres et permettra de dégager les perspectives offertes par ce travail.

CHAPITRE II

DESCRIPTION GENERALE DES EXPERIMENTATIONS AU PATURAGE

II-1 Site expérimental

Les expérimentations ont été réalisées au sein d'une exploitation d'élevage dans la commune de Ayacucho (37°45' latitude et 58°18' longitude) dans la province de Buenos Aires en Argentine, au sein de la région géomorphologique appelée « Pampa Deprimada » (Tricart, 1973).

II-2 Le climat et le sol

Tableau II-1. Température de l'air et précipitations mensuelles (moyenne des 20 dernières années) durant l'hiver et le printemps.

Dates	Température moyenne de l'air (°C)	Précipitations (mm)
Mai	10.8	65
Juin	7.8	42
Juillet	7.3	41
Aout	8.6	37
Septembre	10.4	48
Octobre	13.0	90
Novembre	15.6	83
Décembre	18.5	99

Pendant la période d'expérimentation, les précipitations enregistrées en hiver (Juin-Juillet), en début de printemps (Octobre) et en fin de printemps (Décembre) étaient de 38, 59, et 109 mm respectivement. Les températures moyennes de ces trois périodes ont été de 6.7, 13.9 et 20.4 °C.

Ce site présente une mosaïque de sols alcalins et hydromorphes dominée par le type Natraquols qui représente la matrice générale au sein de laquelle sont incluses des micro-zones de type Natraqualfes et Hapludols (Tricart, 1973).

II-3 La végétation

L'étude a été menée sur une communauté végétale typique de cette région (Vervoort, 1967), similaire au type « B » qui a été décrit par Leon (1975). Durant la saison froide, de Mai à Septembre, la prairie est caractérisée par une très grande diversité d'espèces (Sala *et al.*, 1981), les graminées annuelles étant les plus abondantes. Parmi celles-ci, *Lolium multiflorum*, espèce naturalisée, est l'une des plus représentatives du fait qu'elle est adaptée à l'ensemble des types de sols et des situations topographiques (Agnusdei *et al.*, 1989). Plusieurs autres graminées annuelles des genres *Bromus*, *Vulpia* et *Poa* sont également plus ou moins abondantes au sein de la communauté végétale. Parmi les graminées pérennes de type C3, les espèces natives des genres *Chaetotropis*, *Hordeum*, *Danthonia*, *Piptochaetium* et *Stipa* sont les plus représentées (Cabrera, 1970). Durant la saison chaude les espèces dominantes

changent radicalement. Les espèces les plus abondantes sont représentées par les graminées natives de type C4 des genres *Botriochloa*, *Panicum*, *Paspalum* et *Sporobolus*, ainsi que par *Cynodon dactylon*, espèce naturalisée. Enfin, les légumineuses sont essentiellement représentées par *Lotus tenuis*, et à un degré moindre *Trifolium repens*, espèces introduites et naturalisées.

En dépit d'une très large diversité spécifique, ce type de prairie est normalement dominé par un nombre assez réduit d'espèces qui contribuent de manière significative à la production de biomasse (Sala *et al.*, 1981 ; Rimoldi, 1992). Ainsi, du fait qu'il était impossible d'entreprendre une étude détaillée sur un très grand nombre d'espèces, nous avons effectué un choix d'espèces représentatives en fonction de leur abondance relative au sein de la communauté et de leur caractéristiques morphogénétiques. En fonction de ces critères, les espèces qui ont été plus particulièrement étudiées ont été :

Lolium multiflorum Lam., comme espèce dominante représentant l'ensemble des graminées annuelles de type C3 qui constitue l'essentiel de la communauté végétale durant la période d'hiver ;

Paspalum dilatatum Poir., comme espèce pérenne de type C4 dont la croissance démarre en début de printemps et qui représente les espèces de type « cespiceux » ;

Cynodon dactylon L., comme espèce pérenne C4 de type stolonnifère dont la croissance ne démarre qu'en fin de printemps.

Selon les cas des études complémentaires ont été menées sur d'autres espèces en complément de celles-ci. Une description de la composition botanique de la prairie étudiée sera donnée dans le Tableau II-3.

II-4 Le dispositif expérimental

II-41 Les différents traitements

Les différentes modalités de conduite du pâturage consistaient à maintenir sur différentes parcelles trois états différenciés du couvert végétal grâce à un ajustement du chargement animal tout au long de l'expérimentation. Ainsi nous avons pu obtenir trois niveaux de hauteur d'herbe, maintenus approximativement constants :

- FH : faible hauteur d'herbe ;
- MH : hauteur d'herbe intermédiaire ;
- HH : hauteur d'herbe élevée.

Le début de la différenciation des traitements de hauteur d'herbe a été initié en Août 1993.

Trois périodes expérimentales ont été par la suite définies pendant l'année 1994 :

- hiver : du 26 Juin au 15 Juillet ;
- début de printemps : du 7 au 26 Octobre ;
- fin de printemps : du 1^{er} au 15 Décembre.

Durant ces périodes, des mesures intensives et détaillées ont été effectuées sur les flux de tissus foliaires au niveau des différentes espèces. Une période expérimentale supplémentaire a

été également suivie durant la fin de l'été : du 4 au 23 Mars. Cependant les données relatives à la croissance des différentes espèces durant cette période n'ont pas été introduites dans la présentation des résultats du fait de la difficulté, durant cette période, à rendre compte des déficits hydriques de la végétation. Malgré tout, ces données ont été partiellement utilisées pour analyser la sélectivité de défoliation des animaux entre les différentes espèces (Partie II du Chapitre IV)

La superficie totale du site expérimental était de 20.4 hectares. Pour chacun des trois traitements de hauteur d'herbe étaient affectées des parcelles de différentes tailles afin de tenir compte des différences de chargement animal que ces traitements induisaient. Ainsi, ces parcelles élémentaires étaient de 1.8 ha pour le traitement FH, 2.9 ha pour le traitement MH, et 5.5 ha pour le traitement HH. Les trois parcelles élémentaires étaient disposées de manière aléatoire dans un même bloc et l'expérimentation comprenait deux blocs. Ainsi les différents résultats obtenus au sein d'une parcelle ont pu être soumis à une analyse de variance.

II-42 La conduite du pâturage et la structure du couvert végétal

Les différentes parcelles ainsi constituées ont été pâturées de manière continue par des génisses de race Aberdeen Angus. La taille des parcelles avait été ajustée de manière à ce qu'un minimum de 2 vaches soit maintenu sur chacune des parcelles pendant les périodes de plus faible croissance de l'herbe. Lorsque la croissance d'herbe augmentait, des vaches supplémentaires étaient introduites dans les parcelles de manière à maintenir constante la hauteur d'herbe, ces mêmes animaux dits « volant » pouvant être retirés de la parcelle lorsque la hauteur de l'herbe avait tendance à diminuer.

Du fait de la relation très étroite entre la hauteur d'herbe (H) et l'Indice Foliaire (IF) du couvert végétal (Bircham, 1981), le contrôle des états du couvert végétal de chacune des parcelles était effectué par des mesures de hauteur d'herbe. La relation entre H et IF étant elle-même dépendante de la structure du couvert végétal, il était indispensable de la « calibrer » expérimentalement avant chaque période expérimentale. Une fois cette relation établie, des mesures bi-hebdomadaires de hauteur d'herbe étaient réalisées à raison de 50 déterminations élémentaires sur chacune des parcelles à l'aide d'une règle graduée (type HFRO). Cette mesure permettait de prendre les décisions d'ajustement du chargement indispensables pour maintenir constante les hauteurs d'herbe des trois traitements.

II-42-1 Relations entre la hauteur d'herbe (H) et l'Indice Foliaire (IF)

Afin de traduire les mesures de hauteur d'herbe effectuées sur les différentes parcelles en terme d'Indice Foliaire et permettre ainsi une analyse « fonctionnelle » des différences créées entre les traitements, il nous a fallu établir les relations entre ces deux variables. Ainsi au début de chacune des périodes expérimentales, 20 placettes de 20 x 50 cm par parcelles et réparties au hasard étaient délimitées. Sur chacune de ces placettes, trois mesures de hauteur d'herbe étaient effectuées. Puis la végétation de chacune des placettes était coupée au raz du sol, et était ramenée au laboratoire pour y être pesée. Une partie aliquote de la biomasse ainsi récoltée était séchée à l'étuve et pesée pour déterminer la teneur en matière sèche afin de calculer la biomasse en g.MS/m^2 . Une autre partie aliquote était également prélevée afin de séparer les différentes composantes morphologiques (feuilles vivantes, feuilles mortes, gaines et tiges...). Les limbes verts des différentes espèces étaient ensuite passés au planimètre optique (LICOR) afin d'estimer leur surface, puis après passage à l'étuve et pesée, leur masse surfacique (g.m^{-2}) était calculée. Ainsi, il était possible de déterminer l'Indice Foliaire global du couvert végétal.

Pour chacune des périodes expérimentales, il a été possible de calculer une relation globale entre la hauteur d'herbe (H) et l'Indice Foliaire (IF) :

$$\begin{array}{lll} \text{Hiver :} & \text{IF} = 0.600 + 0.035 H & R^2 = 0.75 \\ \text{Début de printemps :} & \text{IF} = 0.701 + 0.049 H & R^2 = 0.80 \\ \text{Fin de printemps :} & \text{IF} = 0.369 + 0.097 H & R^2 = 0.98 \end{array}$$

Tableau II-2.- Hauteur de l'herbe (cm), biomasse aérienne (kg MS.ha⁻¹) et Indice Foliaire : moyennes pendant les trois périodes expérimentales.

a) Hauteur de l'herbe (cm)	FH	MH	HH
Hiver	4.3±0.1	6.0±0.1	9.3±0.4
Début du printemps	5.6±0.1	9.5±0.3	12.3±1.0
Fin du printemps	5.4±0.2	8.8±0.7	16.3±0.7
b) Biomasse aérienne (kg MS.ha-1)			
Hiver	725±35	1025±106	1194±89
Début du printemps	882±10	1081±15	1289±76
Fin du printemps	816±10	1088±37	1609±63
c) Indice Foliaire			
Hiver	0.90±0.14	1.12±0.04	1.30±0.14
Début du printemps	1.14±0.01	1.29±0.01	1.48±0.06
Fin du printemps	1.02±0.00	1.23±0.12	1.57±0.10

FH, MH et HH signifient respectivement faible, moyenne et haute hauteur d'herbe.

L'analyse statistique ne montre pas de différence de l'ordonnée à l'origine entre les trois relations. Les différences de pentes entre les trois périodes traduisent en réalité des différences importantes dans la structure verticale du couvert végétal. Ces différences sont à mettre en relation avec les différences importantes de composition botanique telles qu'elles sont reportées sur le Tableau II-2. Cependant des variations saisonnières dans la morphologie et le port d'une même espèce peuvent également modifier la pente de cette relation (Parsons, 1988 ; Mazzanti *et al.*, 1994).

II-42-2 Relation entre la hauteur d'herbe (H) et la biomasse verte d'herbe (B)

Pour chaque placette, il était également possible de relier la hauteur de l'herbe mesurée et la biomasse vivante de l'herbe. Ainsi pour les trois périodes expérimentales nous avons obtenu les relations suivantes :

$$\begin{array}{lll} \text{Hiver :} & B = 402.3 + 38.2 H & R^2 = 0.70 \\ \text{Début de printemps :} & B = 588.4 + 44.1 H & R^2 = 0.79 \\ \text{Fin de printemps :} & B = 284.6 + 86.0 H & R^2 = 0.96 \end{array}$$

Les paramètres de ces trois équations sont statistiquement différents ($p < 0.05$).

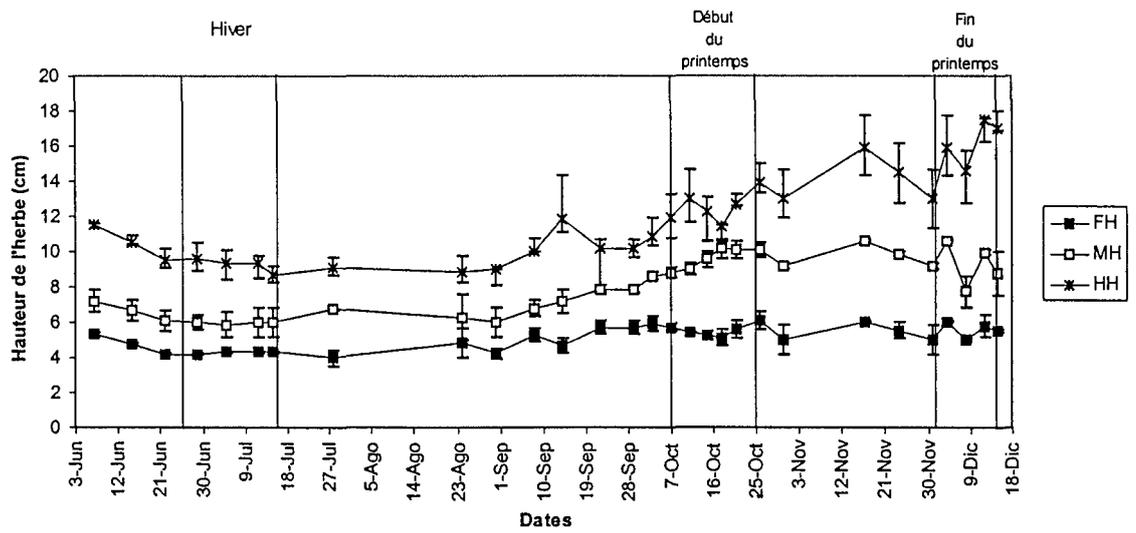


Figure II-1. Evolution de la hauteur moyenne de l'herbe (cm) pendant le cycle expérimental.

II-42-3 Ajustement du chargement et variables d'état du couvert végétal

Les mesures bi-hebdomadaires de hauteur d'herbe ont permis d'ajuster les chargements pour maintenir des écarts constants en valeur relative entre les hauteurs d'herbe des différents traitements.

La Figure II-1 représente l'évolution de la hauteur d'herbe des différents traitements depuis le mois de Juin 1994 jusqu'au mois de Décembre 1994. Pour le traitement maintenu à faible hauteur d'herbe (FH) grâce à un chargement plus élevé, les hauteurs d'herbe ont été maintenues presque constantes dans une fourchette étroite comprise entre 4 et 6 cm. Pour le traitement maintenu à hauteur d'herbe élevée (HH), on observe une variation saisonnière plus importante puisque la hauteur d'herbe diminue de 12 à 9 cm de l'automne à l'hiver et augmente de nouveau jusqu'à 15 cm environ en fin de printemps. Ainsi, compte tenu des relations analysées ci-dessus, ces variations de hauteur d'herbe se sont traduites par des valeurs d'Indices Foliaires qui ont été maintenues entre 0.9 et 1.15 pour le traitement FH et 1.3 et 1.6 pour le traitement HH, le traitement MH se situant dans une gamme intermédiaire de 1.1 à 1.3 (Tableau II-2). Ainsi les différences d'Indices Foliaires entre les traitements ont été maintenues relativement constantes au cours des différentes périodes expérimentales. En terme de biomasse d'herbe verte, les différences ont été également relativement bien maintenues entre les trois traitements depuis une gamme de 700 à 800 kg de MS par hectare pour le traitement FH jusqu'à une gamme de 1200 à 1600 kg/ha pour le traitement HH (Tableau IV-1).

Ainsi, nonobstant la tendance observée d'une augmentation substantielle de la hauteur d'herbe et corrélativement des Indices Foliaires au cours du printemps, la conduite du pâturage par ajustement du chargement a permis de stabiliser, sur une période de plus de six mois, trois « états » différenciés de couvert végétal qui vont nous servir de « traitements » qui seront par la suite qualifiés de « hauteur d'herbe », mais qui représentent en réalité un ajustement complexe de différentes variables caractéristiques de la structure du peuplement végétal. Conformément au modèle présenté par Bircham et Hodgson (1983), ces variables de structure sont la résultante d'un équilibre dynamique entre la croissance, la sénescence et la consommation des tissus foliaires par les animaux et de modifications morphogénétiques des plantes individuelles qui composent le peuplement en réaction aux contraintes de l'environnement et aux modalités de défoliation qu'elles subissent.

C'est donc dans le cadre de ces différents états du couvert végétal qui ont été imposés et maintenus par des ajustements de chargement animal, que les études analytiques concernant la morphogénèse des différentes espèces et les modalités de défoliation auxquelles elles sont soumises seront entreprises dans les deux chapitres suivants.

Dans le Chapitre IV, nous ferons référence à une expérimentation complémentaire qui a été conduite selon le même principe et sur le même type de communauté végétale par Rodriguez Palma (1998). Dans cette expérimentation, la croissance d'herbe était stimulée par des apports différenciés d'azote, et les différents traitements étaient également maintenus à une même hauteur d'herbe par la même technique expérimentale d'ajustement du chargement.

II-42-4 Composition botanique

Tableau II-3.- Contribution relative moyenne (%) des espèces à la biomasse aérienne totale de la pâture dans les différents traitements.

a) Hiver	FH	MH	HH
<i>Lolium multiflorum</i>	15±1	21±5	27± 2
<i>Paspalum dilatatum</i>	-	-	-
<i>Cynodon dactylon</i>	-	-	-
Autres graminées	34±2	47± 7	40± 11
Graminoïdes	12± 7	17± 12	10± 11
Légumineuses (1)	21± 9	12± 6	12± 4
Autres dicotylédones	18± 6	3± 4	11± 16
b) Début du printemps			
<i>Lolium multiflorum</i>	27±5	34±10	35± 1
<i>Paspalum dilatatum</i>	6 ±0	14± 9	12± 5
<i>Cynodon dactylon</i>	-	-	-
Autres graminées	39± 5	20± 2	25± 10
Graminoïdes	11± 3	14± 2	8± 3
Légumineuses (1)	11± 2	14± 2	12± 3
Autres dicotylédones	6±5	7± 5	8± 5
c) Fin du printemps			
<i>Lolium multiflorum</i>	-	-	-
<i>Paspalum dilatatum</i>	14 ± 0	13± 5	16±15
<i>Cynodon dactylon</i>	27±14	27±14	25±16
Autres graminées	40± 3	33± 3	42± 5
Graminoïdes	9± 3	14± 2	8± 3
Légumineuses (1)	23±14	27±14	25±16
Autres dicotylédones	14± 2	16± 5	9± 1

(1) essentiellement *Lotus tenuis* et à un degré moindre *Trifolium repens*.

Le tableau II-3 décrit la contribution relative des espèces étudiées et des groupes d'espèces à la biomasse vivante d'herbe. On observe que les espèces étudiées sont les composantes les plus importantes dans la communauté végétale, avec des contributions de l'ordre de 15 – 30% de la biomasse vivante pour les différentes périodes expérimentales.

CHAPITRE III

LA MORPHOGENESE FOLIAIRE

III-1 Introduction

Tandis que le taux d'apparition des feuilles sur une talle (LAR) et le taux d'allongement des feuilles (LER) déterminent la dynamique de repousse après défoliation, le nombre maximum de feuilles vivantes sur une talle représente une limite à la capacité de la talle à accumuler des surfaces foliaires supplémentaires (Davies, 1988). Cette limite au-delà de laquelle toute acquisition de surface foliaire supplémentaire est plus ou moins compensée par une perte équivalente par sénescence, est déterminée par la durée de vie des feuilles (LLS). Des variations importantes pour ces trois paramètres (LAR, LER et LLS) peuvent exister entre différentes espèces (Davies et Thomas, 1983 ; Lemaire, 1985). Ces différences morphogénétiques peuvent avoir des implications sur les interactions compétitives entre espèces coexistantes au sein de communautés prairiales (Tallowin *et al.*, 1995) aussi bien que sur la production de biomasse et sur l'efficacité d'utilisation de l'herbe au pâturage (Lemaire et Chapman, 1996).

Le développement foliaire et la croissance des espèces prairiales ont été étudiés depuis fort longtemps, principalement pour les espèces tempérées cultivées telles que le ray-grass et la fétuque élevée (Cooper, 1964 ; Ryle, 1964 ; Peacock, 1975 ; Robson *et al.*, 1988 ; Duru *et al.*, 1993). Le développement morphologique a été également étudié pour plusieurs espèces naturelles de parcours en relation avec la température et le mode de conduite (Frank *et al.*, 1985 ; Frank et Hofman, 1989 ; Frank, 1991 ; Tallowin *et al.*, 1995 ; Agnusdei et Mazzanti, 1995 ; Agnusdei *et al.*, 1997). L'information disponible est encore trop fragmentaire pour pouvoir développer des stratégies de défoliation adaptées en vue de contrôler la durabilité des pâturages et l'efficacité d'utilisation de l'herbe produite, ceci étant plus particulièrement crucial dans le cas de communautés végétales complexes.

Dans ce chapitre les résultats de deux expérimentations sont présentés. La première (Expt I) avait comme objectif principal de produire les informations de base sur la diversité des paramètres de la morphogenèse foliaire pour les principales espèces des prairies naturelles de la Pampa Deprimada. Pour cela, six espèces représentatives, de type C3 ou C4, ont été choisies. L'expérimentation a été conduite en milieu naturel, donc en conditions climatiques fluctuantes, mais à l'abri de la défoliation par les animaux. Des mesures détaillées de la vitesse d'apparition des feuilles, de leur taux d'allongement et de leur durée de vie ont été effectuées durant cinq périodes différentes de manière à « échantillonner » une large gamme de variations saisonnières de la température. Ainsi des relations statistiques entre les paramètres morphogénétiques mesurés et la température moyenne de l'air ont pu être établies permettant d'une part des comparaisons entre espèces et d'autre part une extrapolation à l'ensemble des saisons.

La deuxième expérimentation (Expt II) a été conduite en condition de pâturage afin de pouvoir évaluer l'effet des variables d'état du couvert végétal sur la morphogenèse de ces espèces durant trois périodes d'observations et de mesures depuis l'hiver jusqu'à la fin du printemps. Trois états du couvert végétal, caractérisés par la hauteur d'herbe, ont été maintenus par des ajustements de chargement en situation de pâturage continu (voir Chapitre II). Les effets de l'état du couvert végétal sur la taille et le « turn-over » des feuilles ont été analysés.

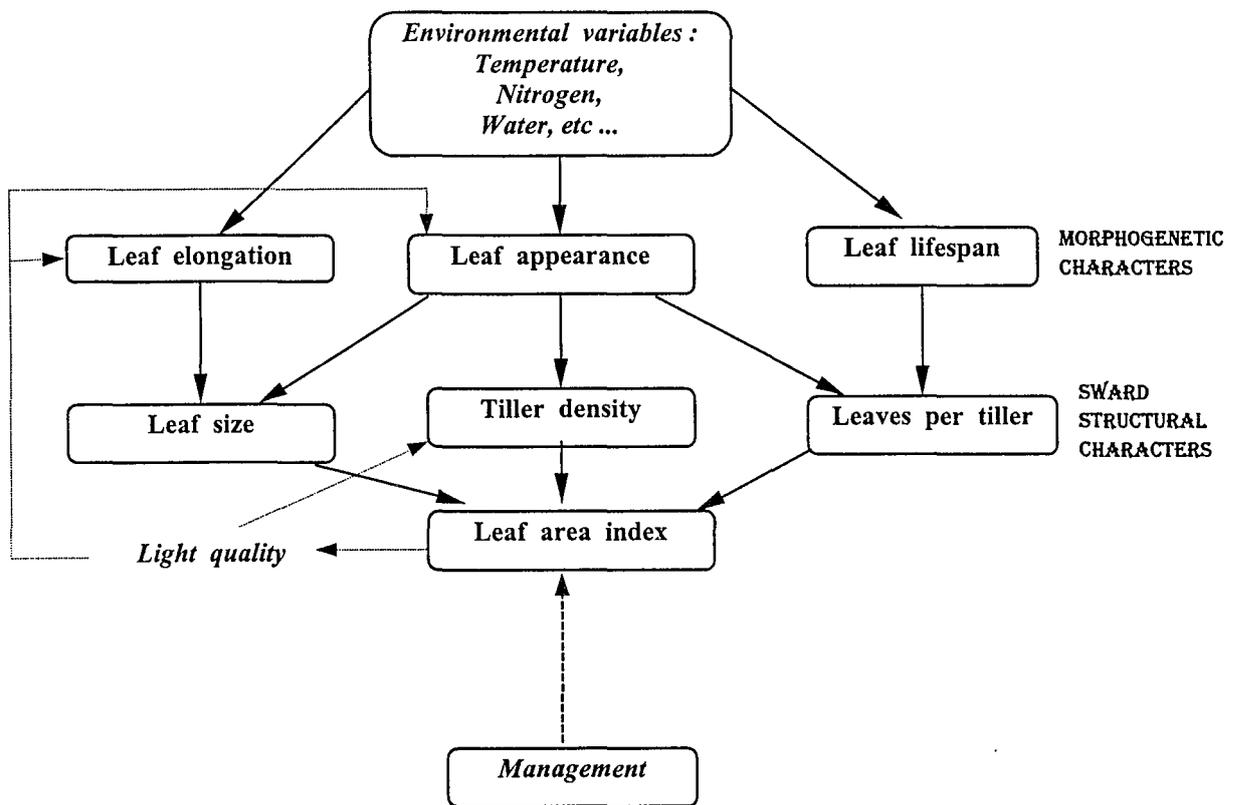


Figure III-1. Relation entre les variables morphogénétiques de la croissance foliaire et les caractéristiques structurales des couverts végétaux de graminées prairiales (d'après Lemaire et Chapman, 1996).

Les données obtenues sur les espèces qui étaient communes dans les deux expérimentations ont été utilisées pour vérifier le modèle proposé par Lemaire et Chapman (1996) (voir Chapitre I). Pour cela, les relations entre les paramètres morphogénétiques (LAR, LER et LLS) et la température obtenue ont été formalisées et introduites dans le modèle qui est représenté dans le diagramme de la Figure III-1. Les effets des différents états du couvert végétal pris en compte dans l'expérimentation II ont ensuite été introduits dans le modèle. Ainsi les prédictions sur la taille finale des feuilles et le nombre de feuilles par talle ont pu être comparées aux observations effectuées *in situ* aux différentes périodes de l'année.

Cette approche mécaniste a déjà été utilisée pour expliquer la dynamique des flux de tissus foliaires au pâturage (Grant *et al.*, 1981 ; Grant *et al.*, 1983 ; Parsons *et al.*, 1983 ; Bircham, 1981 ; Mazzanti et Lemaire, 1994), mais jusqu'à présent, elle n'avait pas été appliquée dans le cadre d'une analyse intégrée et elle n'avait pas fait l'objet d'une véritable évaluation expérimentale.

III-2 Expérimentation I

III-21 Matériels et méthodes

L'étude a été menée dans une prairie naturelle typique de la zone de la Pampa Humide à Balcarce (province de Buenos Aires, 37°45' lat. et 58°18' long.). La prairie a été temporairement isolée des animaux par mise en défens durant les périodes suivantes : au printemps, du 23/10 au 22/12 en 1992 et du 2/11 au 17/12 en 1993, en automne, du 10/03 au 27/04 en 1993 et du 10/04 au 27/05 en 1994, et en hiver du 7/07 au 29/09 en 1993.

Quatre espèces de saison froide, *Chaetotropis elongata*, *Hordeum stenostachys*, *Stipa neesiana* (espèces pérennes natives) et *Lolium multiflorum* (espèce annuelle naturalisée) ont été étudiées simultanément à deux espèces de saison chaude, *Paspalum dilatatum* et *Sporobolus indicus* (espèces pérennes natives). Ces deux dernières espèces n'ont été mesurées qu'au printemps du fait de leur absence de croissance en saison froide.

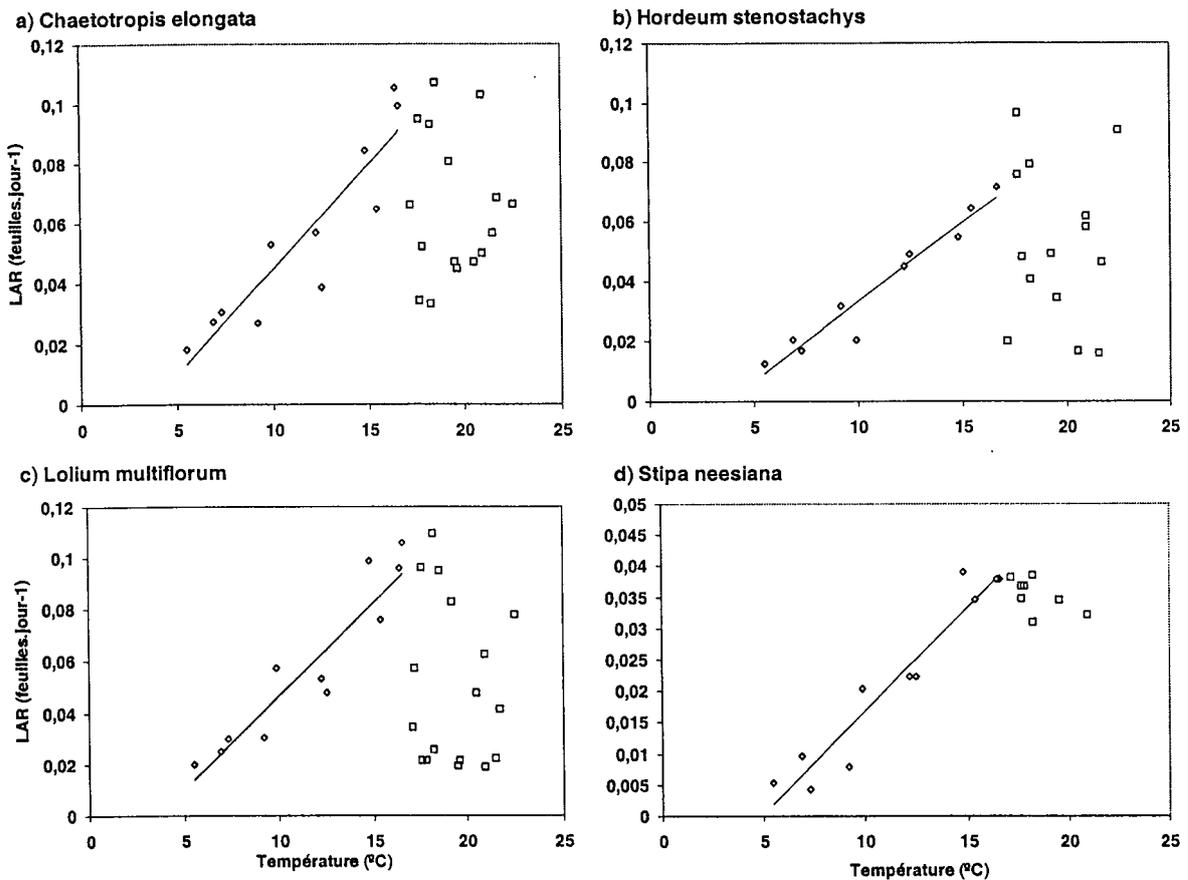
Pour chacune des périodes de mesure définies ci-dessus, quarante cinq talles individuelles de chacune de ces espèces ont été identifiées dans la prairie et marquées avec des bagues de couleur afin de pouvoir être repérées et observées de manière répétée tous les deux jours durant chaque période. Au début de chaque période, une encoche était faite à la pointe de la plus jeune feuille de chaque talle afin de permettre son identification lors des mesures successives et repérer ainsi l'apparition de nouvelles feuilles et la sénescence des plus anciennes. La durée de vie d'une feuille (LLS) était estimée par la durée séparant le marquage de la plus jeune feuille au début de la période, et le début de sénescence observée sur cette même feuille. Deux fois par semaine le nombre de feuilles vivantes par talle (NLL), l'apparition et la disparition de chacune des feuilles, ainsi que leur longueur verte étaient enregistrés. A partir de ces données, le taux d'apparition des feuilles sur une talle (LAR), et la vitesse d'allongement des feuilles (LER) étaient calculés de la manière suivante :

$$\text{LAR} = \cdot \Sigma \text{LA} / \text{NT} / \Delta t \quad (\text{III-1})$$

$$\text{LER} = [\text{LL}(t + \Delta t) - \text{LL}(t)] / \Delta t \quad (\text{III-2})$$

LA étant le nombre total de nouvelles feuilles apparues sur la totalité des talles baguées (NT), LL étant la longueur des feuilles en croissance, t étant le temps, et dt étant l'intervalle de temps entre deux mesures successives.

Espèces C3



Espèces C4

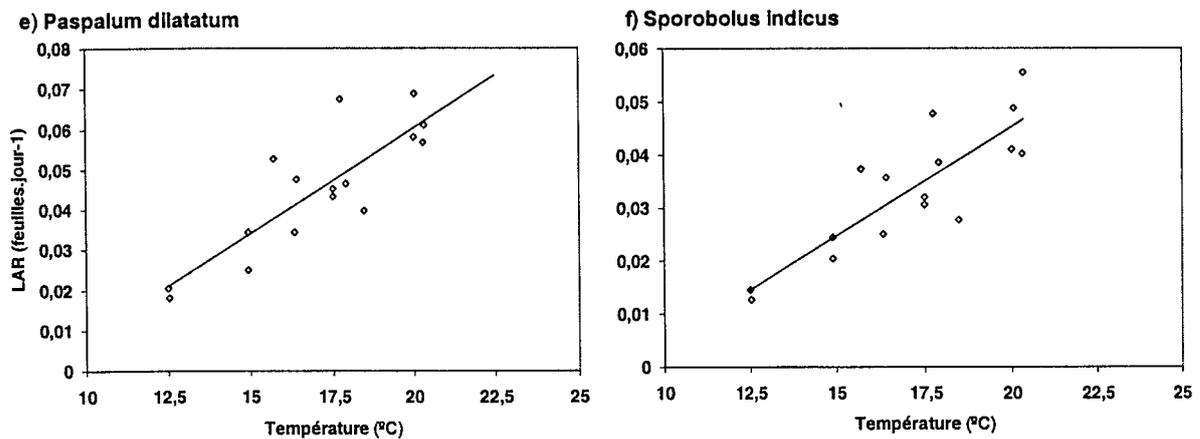


Figure III-2. Relation entre la vitesse d'apparition des feuilles (LAR) et la température moyenne journalière ($\theta^{\circ}\text{C}$) pour différentes espèces C3 et C4.

Espèces C4 : \diamond données obtenues dans la gamme 12 - 20.5°C.

Espèces C3 : \diamond données obtenues dans la gamme de température 5.5 – 16.5°C.

\square données obtenues pour des températures supérieures à 16.5°C pour lesquelles des déficits hydriques ont pu intervenir.

Des relations entre les valeurs de LAR et LER calculées pour chacun des intervalles Δt entre deux mesures et les valeurs de la température moyenne de l'air pour cette même période, ont été ajustées statistiquement pour chacune des espèces considérées et comparées entre elles par des tests de parallélisme ($p < 0.05$). Les valeurs de NLL et LLS ont été directement comparées par analyse de variance (ANOVA). L'ensemble de ces analyses statistiques ont été réalisées avec l'aide du logiciel SAS (1988).

III-22 Résultats et discussions

III-22-1 Vitesse d'apparition des feuilles (LAR)

Pour les espèces de saison froide, la Figure III-2a montre une relation linéaire assez nette entre LAR et la température de l'air dans la gamme de 5 à 16.5°C ce qui est conforme aux observations antérieures faites sur d'autres espèces de graminées tempérées (Davies et Thomas, 1983 ; Lemaire, 1985 ; Kirby, 1995). Au-delà de 16.5°C, il n'y a plus de relation directe entre la vitesse d'apparition des feuilles et la température. Il est probable que d'autres facteurs puissent interférer en période de fin de printemps lorsque ces niveaux de température moyenne journalière de l'ordre de 20°C sont atteints. Le déficit hydrique peut jouer à cette période un rôle limitant, soit directement, soit par l'intermédiaire des déficits de nutrition minérale qu'il peut engendrer. Enfin, cette période de fin de printemps correspond à la mise à fleur d'un grand nombre de talles de ces espèces de saison froide, ce qui se traduit par un ralentissement et un arrêt de l'émission des feuilles. Si on limite la comparaison entre les différentes espèces à la gamme de températures comprises entre 5 et 16°C, ce qui correspond en fait à la période de croissance la plus active de ces espèces, on montre que l'apparition des feuilles est plus rapide pour *Lolium multiflorum* et *Chaetotropis elongata* que pour *Hordeum stenostachys*. Quant à *Stipa neesiana* elle présente une vitesse d'apparition des feuilles très nettement inférieure.

Pour les espèces de saison chaude, la Figure III-2b montre une relation linéaire entre la vitesse d'apparition des feuilles et la température dans la gamme de températures de 12 à 20.5°C. Au-delà de cette température, des interférences avec des déficits hydriques peuvent largement perturber cette relation. *Paspalum dilatatum*, espèce de type C4, présente un LAR plus élevé que *Sporobolus indicus*.

Tableau III-1. Relation entre la vitesse d'apparition des feuilles (LAR) et la température moyenne journalière. Le phyllochrone (Ph) est égal à $1/LAR$ et est exprimé en somme de température.

Espèces			Phyllochrone
<i>Chaetotropis elongata</i>	$LAR = 0.0070 * \theta - 0.0250$	$R^2 = 0.83$	143±13
<i>Hordeum stenostachys</i>	$LAR = 0.0053 * \theta - 0.0199$	$R^2 = 0.94$	179±13
<i>Lolium multiflorum</i>	$LAR = 0.0072 * \theta - 0.0256$	$R^2 = 0.88$	139± 9
<i>Stipa neesiana</i>	$LAR = 0.0033 * \theta - 0.0016$	$R^2 = 0.93$	303±41
<i>Paspalum dilatatum</i>	$LAR = 0.0055 * \theta - 0.0450$	$R^2 = 0.73$	189±11
<i>Sporobolus indicus</i>	$LAR = 0.0041 * \theta - 0.0370$	$R^2 = 0.72$	244±15

L'existence d'une relation linéaire entre la vitesse d'apparition des feuilles (LAR) et la température permet de calculer pour chaque espèce une **constante phyllochronique** qui est l'intervalle de temps exprimé en **degrés-jours** séparant l'apparition de deux feuilles successives sur une même talle. Les valeurs des constantes phyllochroniques sont en réalité données par l'inverse de la pente des relations LAR-température des Figures III-2a et 2b, et elles sont présentées dans le Tableau III-1.

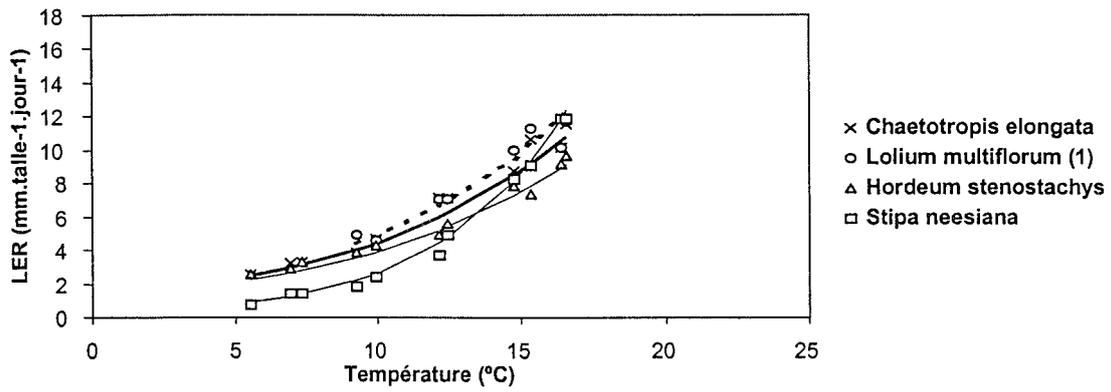
Tableau III-2. Valeurs de phyllochrone (Ph) rapportées dans la littérature pour différentes espèces.

Espèces	Phyllochrone	Conditions expérimentales	Auteurs
<i>Hordeum stenostachys</i>	176	0-50-100 kgN.ha ⁻¹ .an ⁻¹ N et H ₂ O non limitants	Rodriguez Palma, 1998. Labreuveux, 1998.
	185		
	168	N et H ₂ O non limitants	Hume, 1991.
<i>Lolium multiflorum</i>	114	N et H ₂ O non limitants	Gao et Wilman, 1994.
	160 to 107	0 à 250 kgN.ha ⁻¹ . an ⁻¹	Lattanzi et al., 1997
	166	0-50-100 kgN.ha ⁻¹ . an ⁻¹	Rodriguez Palma, 1998
	149	N et H ₂ O non limitants	Labreuveux, 1998
<i>Stipa neesiana</i>	280	0-50-100 kgN.ha ⁻¹ . an ⁻¹ N et H ₂ O non limitants	Rodriguez Palma, 1998 Labreuveux, 1998
	185		

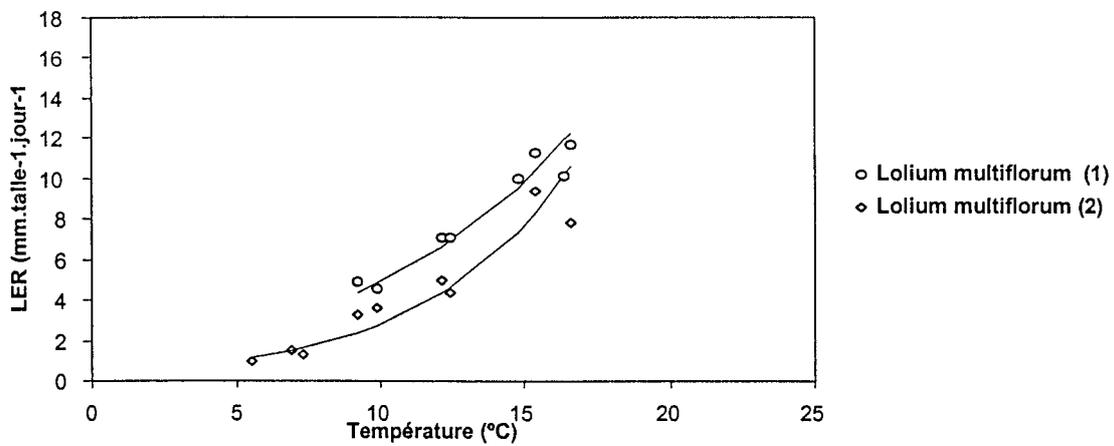
Le Tableau III-2 permet de comparer les valeurs des phyllochrones que nous avons obtenues avec des données de la littérature. Pour *Hordeum stenostachys*, les données plus récentes obtenues dans des conditions similaires aux nôtres confirment très exactement la valeur du Tableau III-1. Pour *Stipa neesiana*, ces mêmes valeurs obtenues par Labreuveux (1998) et Rodriguez Palma (1998) dans ce même type de prairie donnent des valeurs nettement plus faibles, mais obtenues dans des conditions de nutrition azotée nettement moins contraignantes. Pour *Lolium multiflorum*, les données de la littérature sont plus nombreuses, mais obtenues également dans des conditions de nutrition moins limitantes. Les sources de variation du phyllochrone au sein d'une même espèce peuvent être d'origines diverses. Tout d'abord au niveau génétique, si l'on considère que les populations naturelles ne sont pas homogènes, des variations existent entre écotypes (Gounot et Yu, 1980). Il existe également des variations ontogéniques du phyllochrone (Skinner et Nelson, 1994 ; Van Esbroeck *et al.*, 1997). Enfin, comme cela a été évoqué ci-dessus, des effets de la nutrition azotée ont pu être mis en évidence (Lemaire, 1985).

Compte tenu de ces différentes sources de variation, il paraît donc abusif de parler de « constante phyllochronique », et il est plus juste de considérer un « intervalle phyllochronique » moyen caractéristique d'une espèce dans une gamme de conditions données. Compte tenu de cette restriction, il demeure toutefois possible de faire des comparaisons entre les différentes espèces que nous avons observées dans des conditions identiques. Trois groupes d'espèces peuvent ainsi être déterminés vis à vis de leur réaction à la température, mesurée par la pente de la relation LAR-température du Tableau III-1 : *Chaetotropis elongata* et *Lolium multiflorum*, espèces les plus réactives (7.10^{-3} feuilles par degré et par jour), *Hordeum stenostachys* et *Paspalum dilatatum* ($5.5 \cdot 10^{-3}$ feuilles par degré et par jour) et *Stipa neesiana* et *Sporobolus indicus*, espèces les moins réactives ($3.5 \cdot 10^{-3}$ feuilles par degré et par jour). Si l'on prend en compte que le contrôle morphogénétique primaire du tallage est la vitesse de production des bourgeons axillaires, qui dépend essentiellement du taux d'apparition des feuilles, les résultats suggèrent que les deux espèces *Stipa neesiana* et *Sporobolus indicus* seront caractérisées par un taux de tallage potentiel relativement faible par rapport aux autres espèces, ce qui n'est pas sans conséquence sur leurs capacités compétitives au sein des communautés végétales.

a)



b)



c)

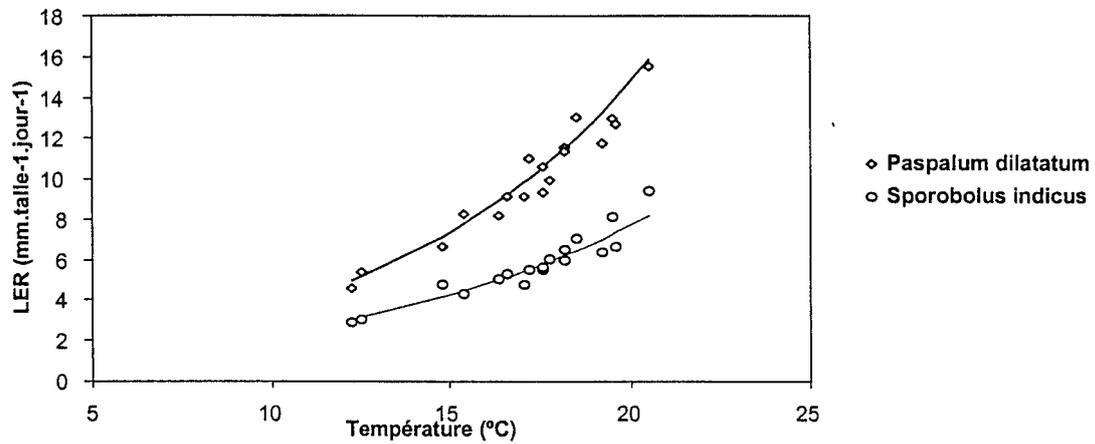


Figure III- 3. Relation entre la vitesse d'allongement des feuilles (LER mm/taille/jour) et la température moyenne journalière (°C).

Pour *Lolium multiflorum*, (1) et (2) correspondent aux données du printemps et de l'hiver respectivement.

III-22-2 Vitesse d'allongement des feuilles (LER)

Les variations de la vitesse d'allongement des feuilles (LER) avec la température sont présentées pour chacune des espèces sur la Figure III-3. La tendance exponentielle de la réponse du LER à la température est en accord avec les données de la littérature concernant les espèces tempérées (Peacock, 1975 ; Gastal *et al.*, 1992). Des relations linéaires ont été également proposées dans des gammes de températures plus restreintes (Thomas et Norris, 1977 ; Peacock, 1976), ce qui n'est absolument pas contradictoire avec une réponse générale de type exponentielle.

Un effet saisonnier très net peut être observé sur *Lolium multiflorum* (Figure III-3b). Cet effet déjà largement observé sur d'autres espèces tempérées comme *Lolium perenne* et *Festuca arundinacea* s'explique par le passage en fin d'hiver d'un état végétatif à un état reproducteur, s'accompagnant d'une accélération de la croissance foliaire (Peacock, 1976 ; Parsons et Robson, 1980 ; Gastal *et al.*, 1992). Une telle modification n'est pas observée pour les autres espèces étudiées. Il est possible que pour ces espèces naturelles pérennes, il existe un beaucoup plus grand étalement du passage de l'état végétatif à l'état reproducteur, ne permettant pas de repérer un changement brutal de vitesse de croissance au niveau de la moyenne d'une population (Leon et Bertiller, 1982).

L'examen de la Figure III-3a permet de montrer que pour les espèces de saison froide, dans la gamme de température de 5 à 10°C, les trois espèces *Chaetotropis elongata*, *Lolium multiflorum* et *Hordeum stenostachys* ont des vitesses de croissance foliaire similaires mais deux fois supérieures à celle de *Stipa neesiana*. Cependant pour des températures de l'ordre de 15°C, la vitesse de croissance de cette dernière espèce rejoint celle des trois autres. Pour les deux espèces de saison chaude, on peut voir que dans toute la gamme de températures comprises entre 12 et 20°C, *Paspalum dilatatum* a une vitesse de croissance foliaire double de celle de *Sporobolus indicus*. Cependant, dans la gamme de températures de 12 à 17°C pour laquelle des comparaisons peuvent être faites entre espèces de saison froide et espèces de saison chaude, *Paspalum dilatatum* apparaît plutôt comme ayant une capacité de croissance foliaire un peu plus faible que celle des autres espèces. Il ne semble donc pas y avoir de lien direct entre le type métabolique C3 et C4 des espèces et les différences d'activité photosynthétique qui en résultent et la vitesse d'allongement des feuilles. De fait peu de différences de productivité entre espèces C3 et C4 ont été observées lorsque les comparaisons se font dans les mêmes conditions climatiques (Percy et Ehlinger, 1984 ; Snaydon, 1991).

Tableau III-3. Relation entre la vitesse d'allongement foliaire par talle (LER_t) et la température moyenne journalière de l'air (θ).

Espèces	Equations	
Chaetotropis elongata	LER = 1.15 e ^(0.135 * θ)	r ² = 0.98
Hordeum stenostachys	LER = 1.09 e ^(0.128 * θ)	r ² = 0.98
Lolium multiflorum	LER = 1.20 e ^(0.140 * θ)	r ² = 0.95
Stipa neesiana	LER = 0.25 e ^(0.235 * θ)	r ² = 0.95
Paspalum dilatatum	LER = 0.90 e ^(0.140 * θ)	r ² = 0.95
Sporobolus indicus	LER = 0.70 e ^(0.120 * θ)	r ² = 0.93

Le Tableau III-3 permet de comparer plus globalement la réponse des espèces à la température. En effet le modèle d'ajustement exponentiel qui a été utilisé permet d'interpréter séparément les deux paramètres :

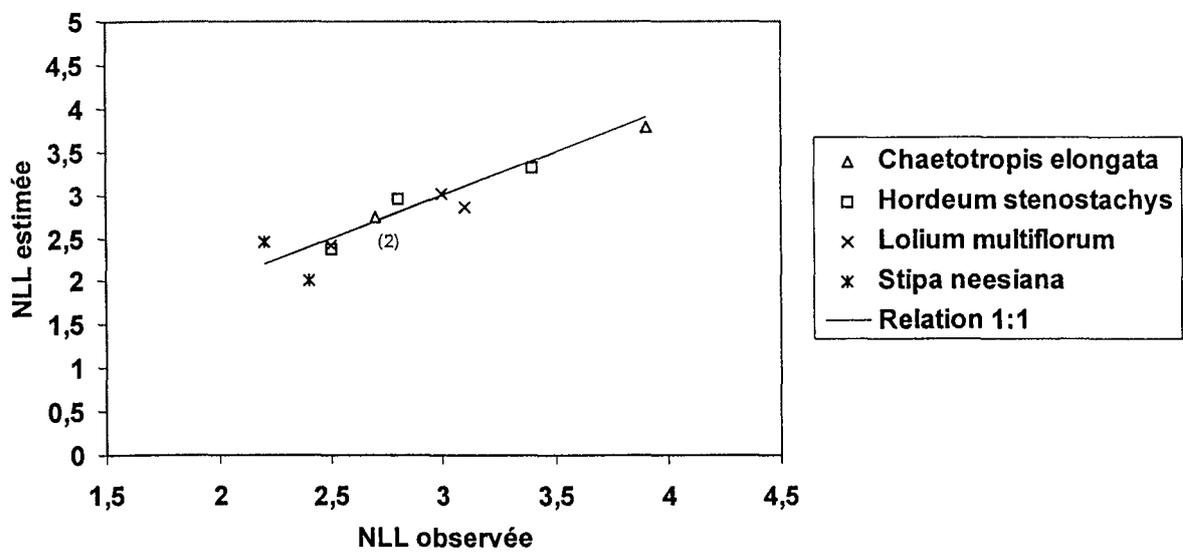


Figure III-4. Relation entre le nombre de feuilles vivantes par talle (NLL) estimé par le modèle (Equation I-4) et le nombre de feuilles observées.

$$\text{LER} = a e^{b\theta} \quad (\text{III-3})$$

Le paramètre **a** représente la vitesse de croissance pour $\theta = 0$. Sa valeur peut difficilement être interprétée car elle se situe en dehors de la gamme de températures réellement analysée. De plus sa valeur est elle-même intimement liée à celle du coefficient **b**. La valeur de **b** permet de mesurer la « réactivité » de l'élongation foliaire à la température. En effet une augmentation de température de 1°C se traduira par une multiplication de la vitesse d'élongation foliaire par un facteur égal à e^b . D'une manière générale on a coutume de calculer l'effet de la température par le facteur **Q10** qui est le coefficient par lequel la vitesse d'un phénomène biologique est multipliée en réponse à une augmentation de 10°C de la température. Dans le cas d'une réponse exponentielle à la température la valeur de Q10 est égale à e^{10b} . Ainsi, une augmentation de température provoque une multiplication par 10 de la vitesse d'allongement foliaire de *Stipa neesiana* et seulement par 3 à 4 de celles des autres espèces. Ceci permet également de montrer que la faible croissance foliaire de *Sporobolus indicus* par rapport à *Paspalum dilatatum* ne provient pas essentiellement d'une moindre réactivité à la température, mais d'une capacité intrinsèque plus faible à l'allongement foliaire.

III-22-3 La durée de vie des feuilles (LLS)

Selon le modèle proposé par Lemaire et Chapman (1996), le nombre maximum de feuilles vivantes par talle (NLL) est la résultante du rapport entre la durée de vie des feuilles (LLS) et l'intervalle phyllochronique qui est l'inverse du LAR. La durée de vie des feuilles (LLS) a été mesurée de manière directe à partir des jeunes feuilles qui ont été repérées en début de chaque période de mesure. Les valeurs observées, exprimées en degrés-jours, sont reportées dans le Tableau III-4 pour chacune des espèces et pour les différentes saisons. Il est alors possible de calculer directement des valeurs estimées de NLL conformément à l'Equation I-4 et de les comparer aux données observées de NLL présentées dans le Tableau III-5. La comparaison entre les valeurs estimées et observées du nombre de feuilles par talle pour les quatre espèces de saison froide et pour les différentes saisons est représentée sur la Figure III-4. On peut en déduire une validation du modèle de Lemaire et Chapman (1996).

Tableau III-4. Durée de vie des feuilles (LLS) mesurée sur les différentes espèces et pour les trois périodes de mesure.

Espèces	LLS			
	Automne	Hiver	Printemps	s.e.±
<i>Chaetotropis elongata</i>	391 cB	391 cB	541 bA	32
<i>Hordeum stenostachys</i>	530 bA	425 bB	594 bA	32
<i>Lolium multiflorum</i>	418 cA	335 cB	396 cAB	36
<i>Stipa neesiana</i>	745 aA	745 aA	610 baA	52
s.e.±	53.0	60.5	41.9	
<i>Paspalum dilatatum</i> (1)			550b	
<i>Sporobolus indicus</i> (1)			700a	
s.e.±			49.4	

LLS est exprimée en somme des températures moyennes de l'air (°C jour).

Les moyennes suivies par la même lettre minuscule ou majuscule expriment les différences non significatives au sens verticale ou horizontale ($p < 0.05$, Test de Duncan), respectivement.

(1) Les valeurs correspondent aux mois de Novembre et Décembre.

s.e. = écart type de la moyenne

Des différences importantes dans la durée de vie moyenne des feuilles peuvent être observées entre espèces. Ces différences restent assez stables entre les différentes saisons, il s'agit donc bien de caractéristiques qui semblent liées à l'espèce, bien qu'une interaction significative

($p < 0.05$) « espèce-saison » ait été mise en évidence par l'analyse de variance. Celle-ci ne remet cependant jamais en cause le classement entre espèces. *Chaetotropis elongata* et *Lolium multiflorum* possèdent une durée de vie de leurs feuilles relativement courte, 440 et 380 degrés-jours en moyenne respectivement. Les deux autres espèces de saison froide ont des feuilles à durée de vie nettement plus longue, 516 degrés-jours pour *Hordeum* et 700 degrés-jours pour *Stipa*. Les deux espèces de saison chaude qui n'ont été observées que pendant les périodes de printemps présentent des durées de vie de feuilles plutôt longues, 550 degrés-jours pour *Paspalum* et 700 degrés-jours pour *Sporobolus*. Les variations saisonnières dans la durée de vie des feuilles sont un peu plus délicates à interpréter du fait de la faible précision des mesures (erreur standard des moyennes comprises entre 30 et 60 degrés-jours).

Tableau III-5. Nombre de feuilles vivantes par talle (NLL).

Espèces	NLL			
	Automne	Hiver	Printemps	s.e.±
Chaetotropis elongata	2.7 aB	2.7 aB	4.1 aA	0.2
Hordeum stenostachys	2.8 aA	2.5 aB	3.4 bA	0.2
Lolium multiflorum	3.0 aA	2.5 aB	3.1 bA	0.2
Stipa neesiana	2.2 bA	2.2 bA	2.4 cA	0.1
s.e.±	0.1	0.2	0.1	
Paspalum dilatatum (1)			4.5aA	
Sporobolus indicus (1)			4.7aA	
s.e.±			0.1	

Les moyennes suivies par la même lettre minuscule ou majuscule expriment les différences non significatives au sens verticale ou horizontale ($p < 0.05$, Test de Duncan), respectivement.

(1) Les valeurs correspondent aux mois de Novembre et Décembre.

s.e. = écart type de la moyenne

III-22-4 Synthèse et discussion générale

Cette première étude exploratoire nous fournit des informations de base sur la morphogénèse des principales espèces C3 et C4 présentes au sein des communautés végétales de la région. Ainsi des différences marquées entre espèces ont pu être mises en évidence dans la réponse à la température, même au sein d'un même groupe métabolique C3 ou C4. Du fait que ces réponses ont été étudiées dans des conditions naturelles, les réponses obtenues ne reflètent pas seulement l'effet direct de la température mais doivent sans doute intégrer également des effets induits de la température sur d'autres variables du milieu comme la nutrition azotée par exemple, ou bien des corrélations entre la température et d'autres variables climatiques comme le niveau de rayonnement.

Cependant, les relations obtenues entre la vitesse d'allongement des feuilles (LER) ou la vitesse d'apparition des feuilles (LAR) et la température indiquent que ce facteur limite directement ou indirectement la croissance des différentes espèces dans les conditions de notre étude. Le type de relations obtenues apparaît suffisamment robuste pour être utilisé comme outil d'analyse des flux de tissus foliaires à cette période de l'année.

Au delà de cette expérimentation, il est clair que des études plus précises en conditions de nutrition minérale et d'éclaircissement contrôlées devront être entreprises si l'on veut déterminer le potentiel morphogénétique des différentes espèces et généraliser les résultats obtenus à une gamme diversifiée de conditions. Dans le cadre de notre étude, nos résultats ne fournissent donc que des valeurs comparatives sur l'aptitude de différentes espèces soumises à la même gamme de contraintes saisonnières dont le moteur essentiel semble être directement ou indirectement lié à la température.

Ainsi compte tenu de cette limitation importante dans l'interprétation de nos résultats, les conclusions suivantes peuvent être tirées :

1- les espèces étudiées présentent des différences assez marquées de leurs caractéristiques morphogénétiques en terme de vitesse d'apparition des feuilles (LAR), de vitesse d'allongement des feuilles (LER) et de durée de vie des feuilles (LLS), et d'une manière générale, on observe que LAR a tendance à être relié positivement à LER et négativement à LLS ;

2- en fonction de ces différences, une typologie des espèces peut être proposée :

- espèces C3 à croissance rapide : *Lolium multiflorum* et *Chaetotropis elongata* ;
- espèce C3 à croissance lente : *Stipa neesiana* ;
- espèce C4 à croissance rapide : *Paspalum dilatatum* ;
- espèce C4 à croissance lente : *Sporobolus indicus*

Hordeum stenostachys pourrait être classée dans un groupe intermédiaire entre le premier et le deuxième.

L'information qui est procurée par cette expérimentation préliminaire nous a fourni les bases pour le choix des espèces que nous avons introduites dans l'étude principale de cette thèse (Expérimentation II) qui va être présentée ci-dessous, aussi bien que dans l'étude complémentaire sur la nutrition azotée qui sera discutée dans le cadre des Chapitres IV et V.

III-3 Expérimentation II

III-31 Matériels et méthodes

III-31-1 Conditions expérimentales

La description générale du dispositif expérimental est présentée dans le Chapitre II. En résumé, le site expérimental était localisé à Ayacucho (Province de Buenos Aires, Argentine) sur une prairie naturelle typique de la zone de la Pampa Deprimada. Trois niveaux d'Indices Foliaires de la végétation étaient maintenus sur cette prairie par des ajustements périodiques de la charge animale et des contrôles répétés de la hauteur d'herbe (Tableau II-2, Chapitre II). Les traitements seront appelés faible, moyenne et haute hauteur (FH, MH et HH respectivement).

Trois périodes de mesure ont été réalisées du 26 Juin au 15 Juillet 1994, du 7 au 25 Octobre 1994 et du 1er au 15 Décembre 1994. Ces périodes seront appelées respectivement hiver, début de printemps et fin de printemps dans la suite du texte. Les espèces qui ont été étudiées étaient : *Lolium multiflorum* en hiver, *Lolium multiflorum* et *Paspalum dilatatum* en début de printemps, et *Paspalum dilatatum* et *Cynodon dactylon* en fin de printemps. Il doit être noté que les deux premières espèces, sont les seules à être communes avec celles qui ont été étudiées lors de l'Expérimentation I et qu'elles sont parfaitement représentatives de la communauté végétale de l'Expérimentation II. *Cynodon dactylon* a été incluse également parmi les espèces étudiées dans l'Expérimentation II du fait, d'une part de son abondance relativement importante en fin de printemps dans la communauté végétale, et d'autre part parce que cette espèce est représentative des graminées de type stolonifère, ce qui la distingue

très nettement du point de vue morphogénétique de son espèce « partenaire » C4 *Paspalum dilatatum*.

III-31-2 Mesures de la morphogenèse foliaire

Pour chaque période de mesure, une population de 80 à 100 talles de chacune des espèces considérées était repérée et marquée par des fils de couleur. Ces talles étaient distribuées le long de 20 (en hiver) ou 12 (au printemps) transects qui étaient eux-mêmes répartis de manière aléatoire au sein de chacune des parcelles correspondant à un même traitement. En cas de disparition de l'une des talles (perte de la marque ou mort de la talle), celle-ci était remplacée par une talle adjacente de la même espèce.

Sur chaque talle ainsi marquée, les mesures de vitesse d'apparition des feuilles (LAR), de la taille des feuilles (FLL) et du nombre de feuilles vivantes par talle ont été effectuées conformément à la méthodologie déjà employée dans l'Expérimentation I. De plus il a été possible de déterminer pour chacune des feuilles sa date d'apparition et la date à laquelle elle avait atteint sa taille maximum. Il a été ainsi possible de déterminer la durée d'élongation des feuilles (LED). De la même manière, la sénescence des feuilles a pu être suivie et la mort de chacune des feuilles a pu être repérée lorsque la totalité de la longueur de la feuille était considérée comme « non-verte ». Ainsi, de manière similaire au taux d'apparition des feuilles (LAR) il a été possible de calculer un taux de disparition des feuilles (LDR) :

$$LDR = \frac{\sum LD}{NT/\Delta t} \quad (III-4)$$

Avec, LD nombre de feuilles mortes, NT nombre de talles mesurées, et Δt intervalle entre deux mesures.

La vitesse d'allongement des feuilles (LER) n'était mesurée que sur la population de talles dont les feuilles en croissance n'avaient pas été défoliées dans l'intervalle de temps depuis la mesure précédente. Lorsqu'il s'agit de la première défoliation que subit une feuille, celle-ci est aisément repérée par la disparition de la pointe de la feuille. Pour des défoliations ultérieures, des marques sous forme d'encoches étaient réalisées au sommet de la feuille dont la disparition entre deux mesures successives attestait l'occurrence d'une défoliation supplémentaire durant ce laps de temps. Les feuilles en croissance qui n'avaient pas subi de défoliation entre deux mesures successives étaient ensuite classées en deux catégories :

- feuilles 1 : correspondant aux feuilles en croissance les plus jeunes,
- feuilles 2 : correspondant aux feuilles qui terminent leur croissance lorsque qu'une plus jeune feuille apparaît.

Ainsi, sur chaque talle individuelle, deux valeurs de LER étaient calculées (LER1 et LER2) correspondant à chacune de ces deux catégories.

III-31-3 Analyse des données

Les valeurs observées des variables de la morphogenèse foliaire ont été comparées entre espèces et entre traitements pour les différentes périodes de mesure à l'aide d'analyses de variance.

III-32 Résultats et discussion

III-32-1 Analyse de la démographie foliaire

Le Tableau III-6 montre les valeurs moyennes de l'intervalle phyllochronique exprimées en somme des températures moyennes journalières pour les deux espèces *Lolium multiflorum* et *Paspalum dilatatum* et pour les trois périodes étudiées. Pour *L. multiflorum*, un phyllochrone moyen et constant de 170 degrés-jours a été déterminé pour l'hiver et le début du printemps. Cette valeur est nettement plus élevée que celle qui a été déterminée au cours de l'Expérimentation I sur cette même espèce et est plus élevée que l'écart estimé au cours de l'Expérimentation I (139 ± 9.1 degrés jours). Il est possible que des différences de nutrition azotée entre les deux expérimentations soient à l'origine de cette différence. Pour *P. dilatatum*, on observe une diminution du phyllochrone entre le début et la fin du printemps. Ceci provient très probablement du fait que la réponse de la vitesse d'apparition des feuilles (LAR) à la température n'est pas linéaire pour cette espèce. Des variations ontogéniques du phyllochrone sur certaines espèces sont aussi parfois avancées par certains auteurs (Van Esbroeck *et al.*, 1997) en relation avec un contrôle photopériodique (Cao et Moss, 1989 ; Kirby, 1995). Quoiqu'il en soit, les valeurs observées pour cette espèce sont cependant relativement comparables à celles obtenues dans l'Expérimentation I. Pour *Cynodon dactylon* les valeurs du phyllochrone n'ont été mesurées qu'en période de fin de printemps, elles sont de l'ordre de 75 degré-jours soit environ deux fois plus faibles que celle de *P. dilatatum* mesurées à la même période.

Tableau III-6. Valeurs des intervalles phyllochroniques (Ph) pour les trois périodes de mesure exprimées en somme de températures moyennes journalières (°C jour).

Espèces	Hiver	Début du printemps	Fin du printemps	s.e.±
Lolium multiflorum	172A	168A		2
Paspalum dilatatum		188A	162B	7
Cynodon dactylon			75	

Les moyennes suivies par la même lettre majuscule ne sont pas statistiquement différentes au sens horizontal ($p < 0.05$, Test de Duncan).
s.e. = écart type de la moyenne.

Tableau III-7. Variation du nombre de feuilles par talle (NLL) en fonction de la saison.

Espèces	Hiver	Début du printemps	Fin du printemps	s.e.±
Lolium multiflorum	2.7A	2.9A		0.1
Paspalum dilatatum		2.8B	4.1A	0.2
Cynodon dactylon			7.6	

Les moyennes suivies par la même lettre majuscule ne sont pas statistiquement différentes au sens horizontal ($p < 0.05$, Test de Duncan).
s.e. = écart type de la moyenne.

Le Tableau III-7 indique le nombre de feuilles par talle (NLL) pour chacune des trois espèces et pour les différentes périodes de mesure. Pour *Lolium multiflorum* le nombre de feuilles par talle est relativement constant entre l'hiver et le début de printemps et égal à 2.8 environ, ce qui est assez proche de la valeur maximale trouvée pour d'autres espèce tempérées comme le

ray-grass anglais (Thomas et Norris, 1979 ; Davies, 1960) On peut donc penser que durant cette période hiver-début de printemps, il y a pour cette espèce un équilibre entre la vitesse d'apparition et la vitesse de disparition des feuilles qui permet de maintenir constant le nombre de feuilles par talle quelque soit la température. Pour *Paspalum dilatatum* on observe une augmentation très importante du nombre de feuilles par talle entre le début et la fin du printemps. Ceci peut être dû en partie à l'augmentation du rythme d'émission des feuilles entre le début et la fin du printemps tel qu'il est constaté sur le Tableau III-6. On peut penser par ailleurs que pour cette espèce l'équilibre entre apparition et sénescence des feuilles n'est pas encore atteint en début de printemps. Pour *Cynodon dactylon*, on observe un nombre de feuilles vivantes par talle de 7.6 en moyenne en fin de printemps, ce qui est très supérieur à ce qui est observé à la même période sur *Paspalum dilatatum*. Ceci est à rapprocher de la vitesse d'apparition très rapide des feuilles sur cette espèce. Cependant on ignore si l'état d'équilibre entre apparition et disparition des feuilles était atteint ou non dans les conditions de notre expérience.

Tableau III-8. Effets des traitements de hauteur d'herbe sur l'intervalle phyllochronique (Ph) exprimés en somme de températures moyennes journalières.

Périodes	<i>Lolium multiflorum</i>				<i>Paspalum dilatatum</i>				<i>Cynodon dactylon</i>			
	FH	MH	HH	s.e.±	FH	MH	HH	s.e.±	FH	MH	HH	s.e.±
Hiver	173A	177A	168A	4								
Début du printemps	167A	169A	168A	1	170B	187A	205A	7				
Fin du printemps					140B	163A	182A	9	69C	75B	89A	4

FH, MH et HH signifient respectivement faible, moyenne et haute hauteur d'herbe.

Les moyennes suivies par la même lettre majuscule ne sont pas statistiquement différentes au sens horizontal ($p < 0.05$, Test de Duncan).

s.e. = écart type de la moyenne.

L'effet du niveau de hauteur d'herbe sur l'intervalle phyllochronique est présenté dans le Tableau III-8. *Lolium multiflorum* présente un phyllochrone stable quelque soit la hauteur d'herbe à laquelle est maintenue le couvert végétal. De la même manière, le nombre de feuilles vivantes par talle (NLL) reste pour cette espèce indépendant du traitement (Tableau III-9), ce qui indique que, conformément au schéma de la Figure III-1, la durée de vie des feuilles n'est elle non plus pas affectée par la hauteur de l'herbe. Par contre, pour *Paspalum dilatatum* et *Cynodon dactylon* le phyllochrone augmente significativement avec la hauteur d'herbe, ce qui correspond à un ralentissement de la vitesse d'apparition des feuilles (LAR). On observe également pour ces deux espèces, une diminution du nombre de feuilles vivantes par talle (NLL). Ceci semblerait indiquer que la durée de vie des feuilles ne serait pas sensiblement modifiée par le traitement « hauteur d'herbe ».

Tableau III-9. Effets des traitements de hauteur d'herbe sur le nombre de feuilles par talle (NLL).

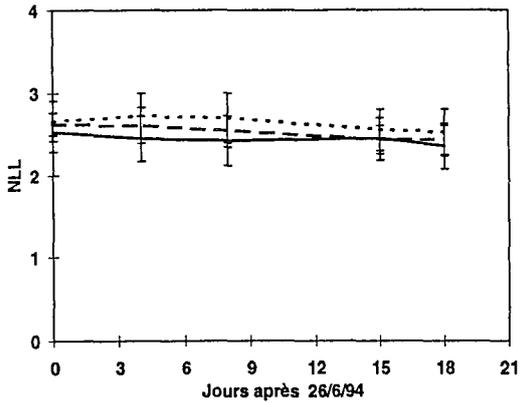
Périodes	<i>Lolium multiflorum</i>				<i>Paspalum dilatatum</i>				<i>Cynodon dactylon</i>			
	FH	MH	HH	s.e.±	FH	MH	HH	s.e.±	FH	MH	HH	s.e.±
Hiver	2.7A	2.7A	2.6A	0.1								
Début du printemps	2.9A	2.9A	2.9A	0.1	3.0A	2.9A	2.6B	0.1				
Fin du printemps					4.5A	4.1B	3.9B	0.1	8.6A	7.4B	7.1B	0.3

FH, MH et HH signifient respectivement faible, moyenne et haute hauteur d'herbe.

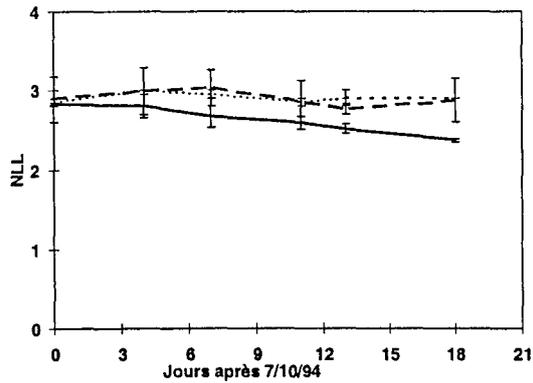
Les moyennes suivies par la même lettre majuscule ne sont pas statistiquement différentes au sens horizontal ($p < 0.05$, Test de Duncan).

s.e. = écart type de la moyenne.

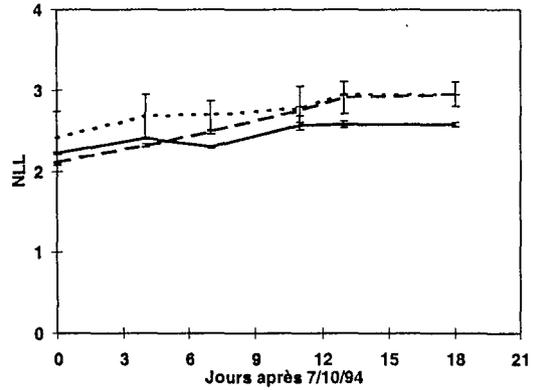
a) *Lolium multiflorum* / Hiver



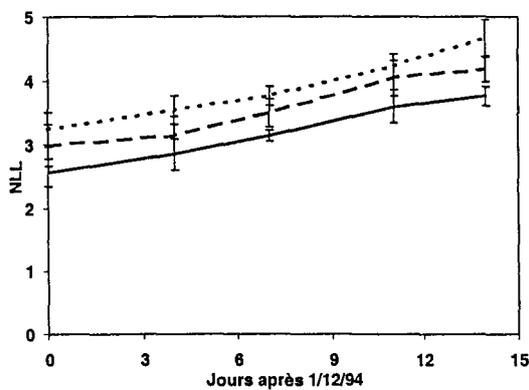
b) *Lolium multiflorum* / Début du printemps



c) *Paspalum dilatatum* / Début du printemps



d) *Paspalum dilatatum* / Fin du printemps



e) *Cynodon dactylon* / Fin du printemps

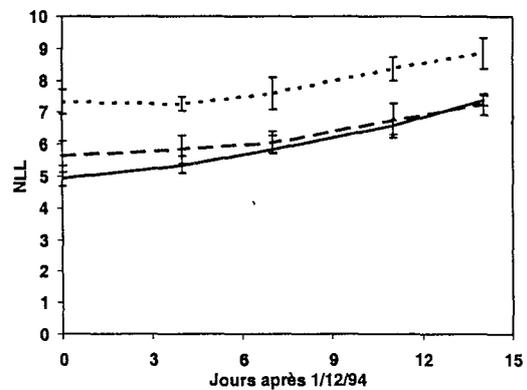


Figure III-5. Evolution du nombre de feuilles vivantes par talle (NLL) pendant les périodes expérimentales pour les différentes espèces.

FH : traitement à hauteur d'herbe faible

MH : traitement à hauteur d'herbe moyenne

HH : traitement à hauteur d'herbe élevée

L'intervalle de confiance des moyennes est indiqué par les barres verticales.

L'augmentation du phyllochrone (ou la diminution du LAR) en réponse à des changements d'état du couvert végétal caractérisés soit par la hauteur d'herbe soit par l'Indice Foliaire a été plusieurs fois signalée dans la littérature. Des études récentes de Varlet-Grancher *et al.* (1997) ont permis de montrer sur ray-grass anglais (*Lolium perenne*) et fétuque élevée (*Festuca arundinacea*) que cette diminution du LAR était associée à une réponse morphogénétique des plantes à l'auto-ombrage et plus particulièrement aux modifications de la qualité de la lumière perçue par les plantes. L'absence d'effet de la hauteur d'herbe sur le taux d'apparition foliaire pour *Lolium multiflorum* dans nos conditions expérimentales apparaît donc plutôt comme une exception.

Tableau III-10. Bilan entre le nombre de feuilles apparues (Nla) et le nombre de feuilles mortes (NLm) pour les différentes espèces au cours des différentes périodes de mesure.

	Hiver			Début du printemps					
	<i>Lolium multiflorum</i>			<i>Paspalum dilatatum</i>			<i>Lolium multiflorum</i>		
Traitements	NLa	NLm	NLa -NLm	NLa	NLm	NLa -NLm	NLa	NLm	NLa -NLm
FH	0.7	0.9	-0.20 a	1.7	0.8	0.9 a	1.4	1.4	0.0 a
MH	0.7	0.9	-0.15 a	1.5	0.8	0.7 b	1.4	1.4	0.0 a
HH	0.8	0.9	-0.15 a	1.3	0.9	0.4 c	1.5	1.9	-0.5 b
Moyennes	0.7	0.9	-0.17	1.5	0.9	0.7	1.4	1.6	-0.1
s.e.±			0.04			0.1			0.1
Fin du printemps									
	<i>Paspalum dilatatum</i>			<i>Cynodon dactylon</i>					
	NLa	NLm	NLa -NLm	NLa	NLm	NLa -NLm			
FH	3.0	1.6	1.4 a	4.5	3.1	1.4 b			
MH	1.9	0.9	1.1 b	4.0	1.7	2.3 a			
HH	1.9	0.7	1.2 b	3.4	1.8	1.6 a			
Moyennes	2.3	1.1	1.2	4.0	2.1	1.9			
s.e.±			0.1			0.2			

FH, MH et HH signifient respectivement faible, moyenne et haute hauteur d'herbe.

Les moyennes suivies par la même lettre majuscule ne sont pas statistiquement différentes au sens horizontal ($p < 0.05$, Test de Duncan).

s.e. = écart type de la moyenne.

La Figure III-5 permet de visualiser l'évolution du nombre de feuilles par talle (NLL) sur les trois espèces durant les différentes périodes de mesure et pour les trois traitements de hauteur d'herbe. L'évolution de NLL durant une période est la résultante du bilan entre l'apparition et la sénescence des feuilles. Les termes de ce bilan sur chacune des périodes faisant apparaître le nombre de feuilles apparues (Nfa) et le nombre de feuilles mortes (Nfm) sont reportés dans le Tableau III-10. Ceci permet de confirmer que pour *Lolium multiflorum*, l'équilibre entre apparition et sénescence des feuilles était déjà atteint au cours de l'hiver et est demeuré pratiquement identique pour les trois traitements. On peut cependant noter que pendant la période hivernale le taux de sénescence a légèrement surpassé le taux d'apparition, ce qui a conduit à une très légère diminution du nombre de feuilles vivantes par talle. Par contre en début de printemps un équilibre quasi parfait a été atteint. Il est donc possible que la vitesse d'apparition des feuilles (LAR) et la durée de vie des feuilles (LLS) n'aient pas des réponses strictement parallèle à la température, ce qui conduit à des légères modifications du bilan entre apparition et sénescence foliaire en fonction de la gamme de températures considérées. Il est également confirmé pour cette espèce que les traitements de hauteur d'herbe n'ont eu pratiquement aucune influence ni sur les taux d'apparition ni sur les taux de sénescence de feuilles, hormis peut être une augmentation de la sénescence pour les fortes hauteur d'herbe en fin de printemps. Pour *Paspalum dilatatum*, on confirme que l'équilibre entre apparition et

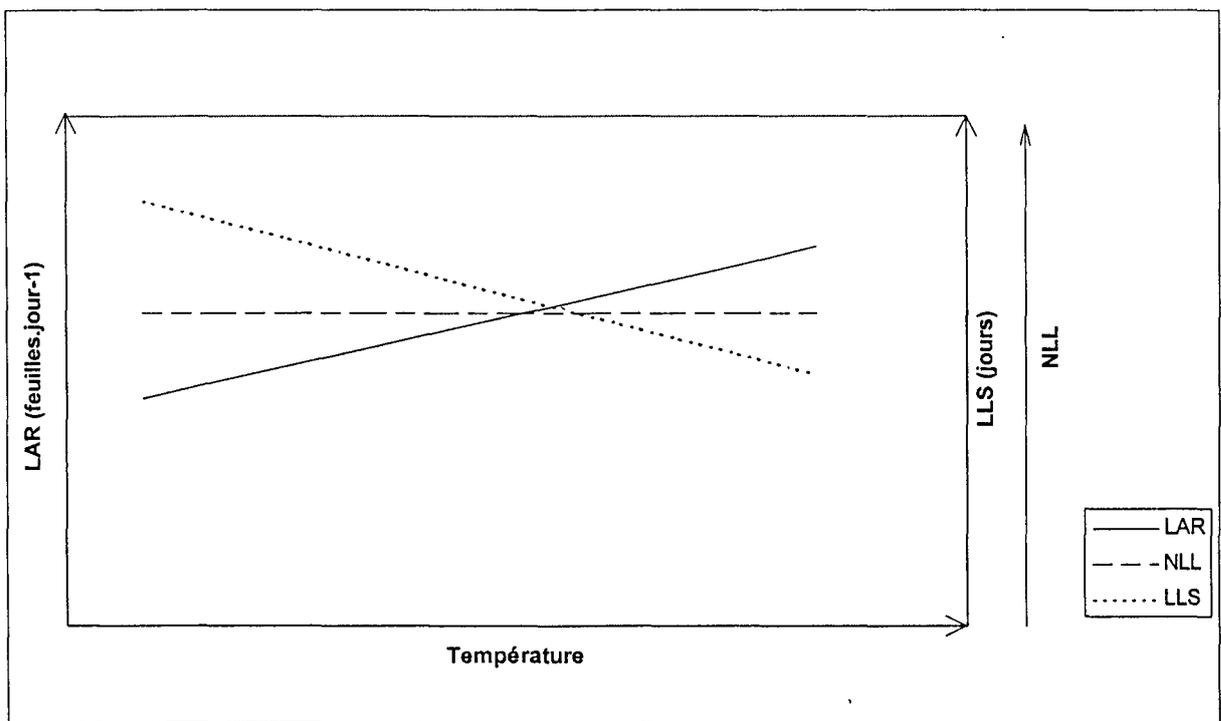


Figure III-6. Relation théorique entre la vitesse d'apparition (LAR) et la durée de vie (LLS) des feuilles avec la température et conséquence sur le nombre de feuilles par talle pour *Lolium multiflorum*.

sénescence des feuilles n'a jamais été atteint. Sur l'ensemble des deux périodes de début et de fin de printemps, l'apparition de nouvelles feuilles est en moyenne deux fois plus élevée que leur mortalité, ce qui explique la forte augmentation du nombre de feuilles vivantes constatée entre les deux périodes sur le Tableau III-7. Ce décalage entre apparition et sénescence des feuilles peut s'expliquer par une différence de réponse à la température de la vitesse d'apparition des feuilles (LAR) d'une part et de la durée de vie des feuilles (LLS) d'autre part. En effet, en situation d'augmentation progressive de la température au cours du printemps, on doit s'attendre à une accélération importante de l'apparition des feuilles alors que l'effet sur la sénescence des feuilles ne sera sensible qu'avec un décalage correspondant à la durée de vie moyenne des feuilles. Il y a donc toute une phase au cours du printemps pendant laquelle l'équilibre entre apparition et mortalité des feuilles ne pourra être atteint du seul fait que les feuilles présentes sont trop jeunes pour pouvoir rentrer en sénescence. L'examen des chiffres du Tableau III-10 permet en outre de montrer que l'augmentation de la hauteur d'herbe entre les traitements diminue la vitesse d'apparition de nouvelles feuilles. En fin de printemps, cette diminution de l'apparition des feuilles est accompagnée d'une diminution de même importance de la sénescence. Ceci tendrait à prouver que la durée de vie des feuilles est insensible au niveau de hauteur d'herbe. Mais en absence de mesures directes de cette variable il est difficile d'être plus précis dans cette analyse. Il est difficile d'expliquer la différence de comportement entre les deux périodes qui laisserait supposer une différence d'effet de la hauteur d'herbe sur la durée de vie des feuilles en début et en fin de printemps. Pour *Cynodon dactylon*, on retrouve en fin de printemps une réaction à la hauteur d'herbe similaire à celle de *Paspalum dilatatum*, à savoir une diminution concomitante à la fois de l'apparition et de la sénescence des feuilles pour les couverts maintenus à hauteur d'herbe élevée.

D'une manière générale, l'évaluation de la date de disparition des feuilles est moins imprécise que l'évaluation de la date d'apparition. Ceci est lié à la difficulté de déterminer le moment auquel une feuille est considérée comme entièrement « morte ». Cependant il ressort de l'examen de ces données que l'obtention d'un régime d'équilibre démographique entre apparition et disparition des feuilles est plutôt une exception dans des conditions de températures variables. Pour une espèce comme *Lolium multiflorum* à croissance foliaire active à basse température (voir Figure III-3) l'équilibre entre apparition et disparition des feuilles est atteint dès la période hivernale à un niveau maximum de feuilles vivantes par talle de 2.6 à 2.8 environ, souvent rapporté pour les graminées fourragères tempérées (Davies, 1960). Les variations de température affectant dans les mêmes proportions l'intervalle d'apparition des feuilles et leur durée de vie, cet équilibre dynamique est peu variable entre saison. Pour les deux espèces C4 *Paspalum dilatatum* et *Cynodon dactylon*, beaucoup plus exigeantes en température, il est probable que l'effet d'un accroissement de la température sur l'augmentation de la vitesse d'apparition des feuilles soit proportionnellement plus important que sur la réduction de la durée de vie des feuilles, entraînant du même coup une augmentation du niveau de l'équilibre démographique entre apparition et disparition des feuilles. Conformément à l'Equation (I-4), le nombre de feuilles vivantes sur une talle en condition de température constante est égal au rapport entre la durée de vie des feuilles (LLS) et la vitesse d'apparition des feuilles (LAR) soit :

$$NLL = LLS \cdot LAR \quad (III-5)$$

En admettant des réponses linéaires à la température des deux variables LLS et LAR, la variable NLL n'est indépendante de la température que lorsque les pentes des relations de LLS et de LAR avec la température sont strictement inverses l'une de l'autre, ainsi que cela est représenté sur le diagramme de la Figure III-6. On peut donc supposer que cela est effectivement le cas pour la plupart des graminées C3 des zones tempérées comme *Lolium*

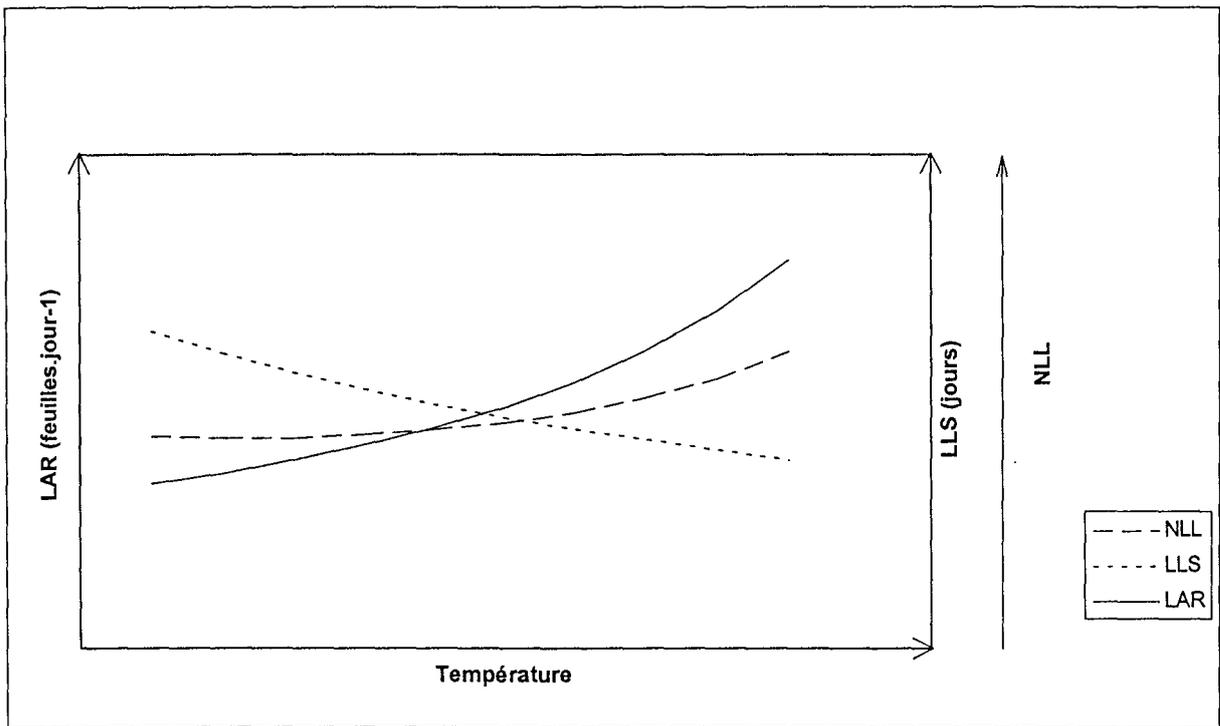


Figure III-7. Relation théorique entre la vitesse d'apparition (LAR) et la durée de vie (LLS) des feuilles avec la température et conséquence sur le nombre de feuilles par talle pour *Paspalum dilatatum*.

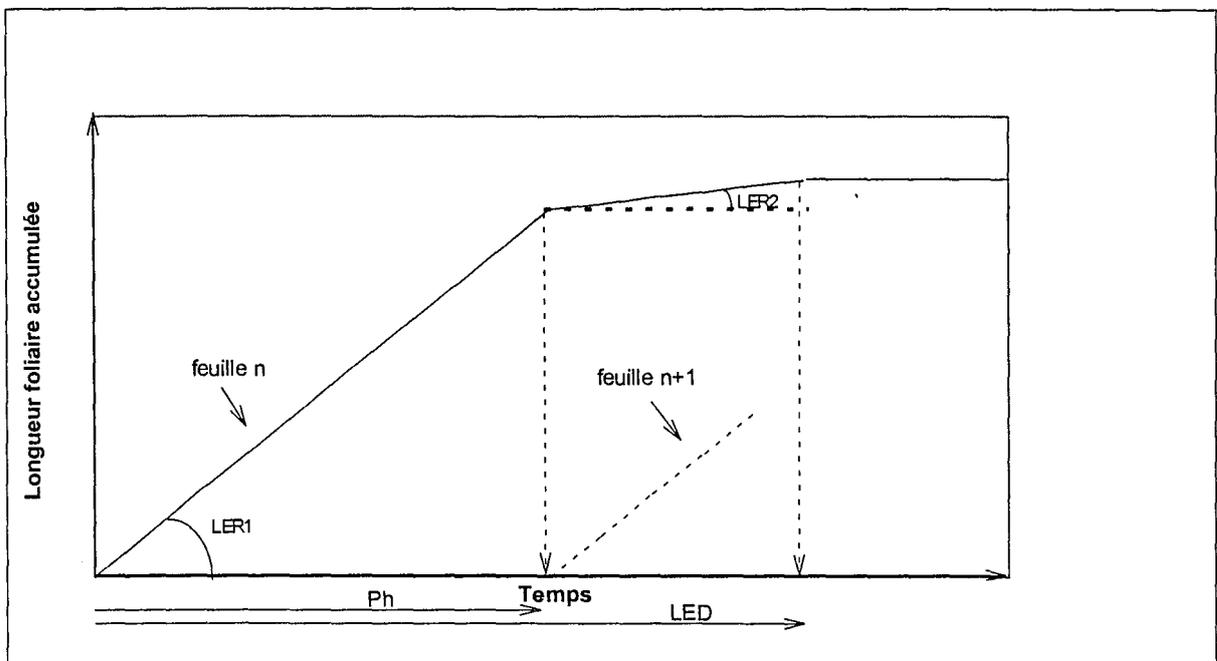


Figure III-8. Représentation schématique de la croissance « biphasique » des feuilles pour les espèces qui présentent plus d'une feuille en croissance par talle. **Ph** et **LED** indiquent le phyllochrone et la durée d'allongement des feuilles. **n** et **n+1** indiquent la catégorie d'âge des feuilles en relation avec l'ordre d'apparition au moment **t** et **t+1**, respectivement. **LER1** et **LER2** indiquent la vitesse d'allongement pendant la phase 1 (**Ph**) et 2 (**LED-Ph**) du **LED**.

multiflorum pour lesquelles de nombreux auteurs ont pu observer une réponse linéaire du LAR à la température dans la gamme de 5 à 20°C (Thomas et Norris, 1981 ; Lemaire, 1985) et une valeur relativement constante de NLL pour différentes saisons (Davies, 1960). Pour les graminées C4, il semble bien que dans cette même gamme de températures la réponse du LAR à la température ne soit plus linéaire, mais plutôt de type exponentiel. Ceci explique donc la diminution de l'intervalle phyllochronique calculé en degrés-jour pour *Paspalum dilatatum* entre le début et la fin du printemps lorsque les températures moyennes journalières augmentent. Dans ces conditions, conformément au schéma de la Figure III-7, si l'on fait l'hypothèse d'une réponse linéaire de LLS à la température, on doit s'attendre à une augmentation de NLL avec la température. On peut donc supposer que les variations de NLL observées au printemps sur les deux graminées C4 (Figure III-5) reflètent en réalité une augmentation de température. Dans ces conditions de températures fluctuantes, il n'est pas possible d'obtenir une valeur d'équilibre démographique entre l'apparition et la disparition des feuilles.

L'absence de mesure directe de la durée de vie des feuilles ne nous permet pas d'aller plus loin que ce constat. On peut cependant retenir que dans la grande majorité des situations, le maintien d'un couvert végétal à une hauteur d'herbe plus élevée entraîne un ralentissement de l'émission de nouvelles feuilles. Le fait que le nombre de feuilles vivantes par talle soit systématiquement toujours plus faible sur les traitements à forte hauteur d'herbe semblerait indiquer que la durée de vie des feuilles est plus courte dans ces traitements, ceci étant probablement en relation avec la réduction de l'éclairement moyen des feuilles dans ce type de couvert végétal.

III-32-2 Analyse de la dynamique de croissance des feuilles

III-32-21 Modèle d'analyse

Conformément à l'Equation I-1 présentée dans le Chapitre I, la taille finale d'un limbe (FLL) est le résultat du produit de sa vitesse (LER) et de sa durée d'allongement (LED) :

$$FLL = LER \cdot LED \quad (III-6)$$

Les données recueillies sur les talles baguées nous ont permis de calculer séparément ces deux variables LER et LED. Pour tenir compte de l'allure « biphasique » de la croissance des feuilles de certaines espèces, caractérisée par l'existence à certaines périodes de deux feuilles en croissance simultanément sur la même talle, nous avons décomposé l'Equation III-6 en deux périodes, conformément au schéma de la Figure III-8. Durant la première période, la feuille de rang « n » est caractérisée par une vitesse rapide (LER1). Cette période est délimitée par (i) l'émergence de la feuille « n » et (ii) l'émergence de la feuille « n+1 ». A partir de cette deuxième date, la talle possède donc deux feuilles en croissance, et la croissance de la feuille « n » se poursuit avec une vitesse réduite (LER2) et se termine au bout d'une période de temps égale à sa durée de croissance LED. Selon ce schéma, la durée de la phase de croissance rapide d'une feuille est égale à l'intervalle phyllochronique (Ph) et la durée de la phase de croissance lente est égale à (LED-Ph). Ainsi on peut décomposer l'allongement d'une feuille en deux parties :

$$LL1 = LER1 \cdot Ph, \quad (III-7)$$

correspondant à la longueur de feuille élaborée pendant la première phase

$$LL2 = LER2 \cdot (LED-Ph), \quad (III-8)$$

correspondant à la longueur de feuille élaborée dans la deuxième phase.

La taille finale du limbe sera alors donnée par l'équation suivante :

$$FLL = LL1 + LL2 = LER1 \cdot Ph + LER2 \cdot (LED \cdot Ph) \quad (III-9)$$

Si l'on fait l'hypothèse que le rapport $LED/Ph = a$ est une constante pour une espèce donnée et représente en réalité le nombre moyen de feuilles en croissance sur une talle, on peut écrire :

$$FLL = LER1 \cdot Ph + (a-1) LER2 \cdot Ph \quad (III-10)$$

et en tenant compte du fait que l'intervalle phyllochronique Ph est l'inverse de la vitesse d'apparition des feuilles (LAR), on obtient une expression de la taille finale d'une feuille :

$$FLL = (1/LAR) \cdot [LER1 + (a-1) LER2] \quad (III-11)$$

Les variables $LER1$, $LER2$ et LAR ont été mesurées directement sur les talles baguées. Le paramètre « a » a été calculé à partir de la mesure directe de LED . Ainsi les valeurs estimées de la taille finale des feuilles (FLL) à partir de l'Equation III-11 ont pu être comparées aux valeurs directement observées sur les talles baguées.

III-32-22 La durée d'élongation des feuilles (LED)

Tableau III-11. Vitesse moyenne d'apparition (LAR) et durée d'allongement des feuilles (LED).

Hiver				Début du printemps					
<i>Lolium multiflorum</i>				<i>Paspalum dilatatum</i>			<i>Lolium multiflorum</i>		
Traitements	LAR	LED	LED/LAR	LAR	LED	LED/LAR	LAR	LED	LED/LAR
FH	27	27	1.0a	12	14	1.2a	12	12	1.0a
MH	26	26	1.0a	13	15	1.3a	12	12	1.0a
HH	25	25	1.0a	14	16	1.2a	12	12	1.0a
s.e.±			0.0			0.1			0.0
Fin du printemps									
<i>Paspalum dilatatum</i>				<i>Cynodon dactylon</i>					
Traitements	LAR	LED	LED/LAR	LAR	LED	LED/LAR			
FH	7	11	1.6a	3.4	7	2.1a			
MH	8	12	1.5a	3.7	8	2.2a			
HH	9	14	1.5a	4.4	9	2.1a			
s.e.±			0.03			0.1			

FH, MH et HH signifient respectivement faible, moyenne et haute hauteur d'herbe.

Les moyennes suivies par la même lettre minuscule ne sont pas statistiquement différentes au sens vertical ($p < 0.05$, Test de Duncan).

s.e. = écart type de la moyenne.

Les valeurs moyennes de LED mesurées pendant les trois périodes sur les talles des trois espèces pour les différents traitements de hauteur d'herbe sont présentées dans le Tableau III-11. Pour *Lolium multiflorum* la durée d'élongation des feuilles varie en moyenne de 26 jours en hiver à 11 jours au début de printemps. Pour *Paspalum dilatatum* elle varie de 15 jours en début de printemps à 12 jours en fin de printemps. Pour *Cynodon dactylon* le LED est de 8 jours environ en fin de printemps. Pour *Lolium multiflorum* on ne note pas de variation de LED avec la hauteur d'herbe du couvert végétal tandis que pour les deux espèces en C4, on observe un allongement systématique de 2 à 3 jours de la durée d'élongation des

feuilles entre les couverts maintenus à faible hauteur et ceux qui sont maintenus à des hauteurs d'herbe plus élevées. Pour une même espèce, les variations de LED, qu'elles soient liées à des effets de la saison et donc de la température ou à des effets de la hauteur de l'herbe, sont toujours étroitement reliées aux variations de l'intervalle phyllochronique (Ph). Ainsi la valeur du rapport « a » entre LED et Ph reste relativement constant pour une espèce donnée. Ce rapport est strictement égal à 1 pour *Lolium multiflorum* ce qui signifie qu'il n'y a en moyenne qu'une seule feuille en croissance par talle sur cette espèce. Pour *Paspalum dilatatum* ce rapport est de 1.23 environ en début de printemps et il passe à 1.54 en fin de printemps. Ceci démontre que pour cette espèce l'augmentation de température a probablement un effet plus important sur la vitesse d'apparition des feuilles (LAR) que sur la durée d'élongation (LED). Ceci correspond à l'observation déjà faite au paragraphe III-3-21 une diminution de l'intervalle phyllochronique pour cette espèce entre le début et la fin du printemps. Enfin pour *Cynodon dactylon* on observe une valeur du rapport « a » de 2.12 environ en fin de printemps indiquant que sur cette espèce il y a en moyenne un peu plus de deux feuilles en croissance simultanément sur une même talle.

III-32-23 La vitesse d'allongement des feuilles (LER)

Les effets des traitements de hauteur d'herbe sur les vitesses d'allongement des feuilles sont présentés au Tableau III-12 pour les trois espèces et pour les différentes périodes. Dans le cas de *Lolium multiflorum*, espèce pour laquelle il n'y a qu'une seule feuille en croissance simultanément par talle, une seule valeur de LER a été mesurée. Dans le cas des deux espèces C4, pour lesquelles il a été déterminé qu'il y avait plus d'une feuille en croissance, le LER a été mesuré séparément pour les deux phases conformément au schéma de la Figure III-8.

Tableau III-12. Effets des traitements sur la vitesse moyenne d'allongement des feuilles (mm/jour).

Périodes		<i>Lolium multiflorum</i>				<i>Paspalum dilatatum</i>				<i>Cynodon dactylon</i>			
		FH	MH	HH	s.e.±	FH	MH	HH	s.e.±	FH	MH	HH	s.e.±
Hiver	LER1	1.0B	1.3B	2.0A	0.2								
Début du printemps	LER1	4.7C	6.1B	8.9A	0.8	4.4	5.8	6.8					
	LER2					0.8	1.3	0.4					
	LER					5.0B	6.5A	6.9A	0.4				
Fin du printemps	LER1					9.6	10.1	14.2		5.9	6.9	12.1	
	LER2					1.7	1.5	1.2		1.8	1.4	1.8	
	LER					10.2B	10.6B	14.6A	0.9	6.2B	7.6B	14.1A	1.6

FH, MH et HH signifient respectivement faible, moyenne et haute hauteur d'herbe.

LER1 indique la vitesse d'allongement de la feuille en croissance la plus jeune, donc la dernière apparue.

LER2 indique la vitesse d'allongement résiduelle de la dernière feuille en croissance.

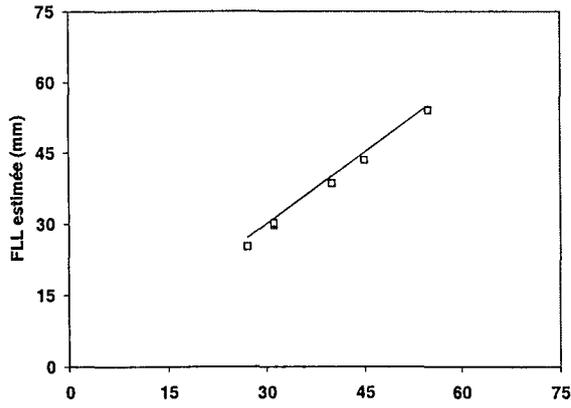
LER indique la vitesse d'allongement totale par talle.

Les moyennes suivies par la même lettre majuscule ne sont pas statistiquement différentes au sens horizontal ($p < 0.05$, Test de Duncan). Dans le cas de *P.dilatatum* and *C.dactylon*, les lettres indiquent les différences au niveau de l'allongement total par talle (LER).

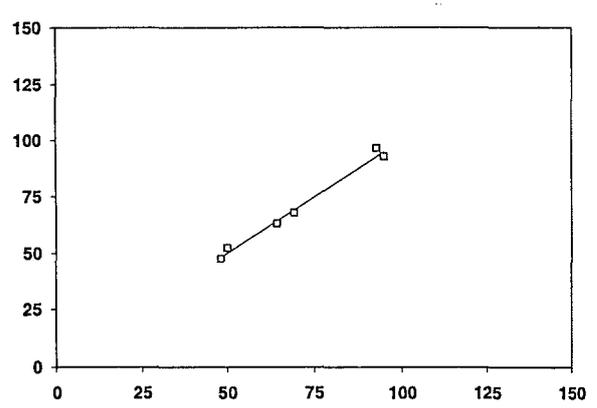
s.e. = écart type de la moyenne.

Pour *Lolium multiflorum* on note une forte accélération de la vitesse d'allongement foliaire entre la période hivernale et la période de début de printemps (Tableau III-13). On retrouve cette accélération de croissance entre le début et la fin du printemps pour *Paspalum dilatatum*. Ceci confirme l'allure des courbes de réponse du LER à la température telles qu'elles ont été analysées dans l'Expérimentation I (Figure III-3). *Cynodon dactylon* présente en fin de printemps des vitesses d'allongement foliaire sensiblement plus faibles que celles de *Paspalum dilatatum*. Pour les deux espèces C4, la distinction entre les deux phases de

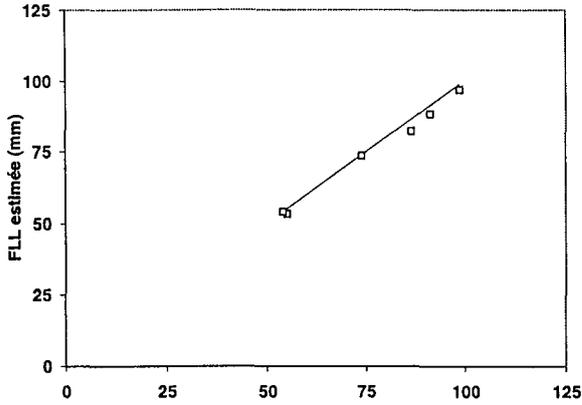
a) *Lolium multiflorum* / Hiver



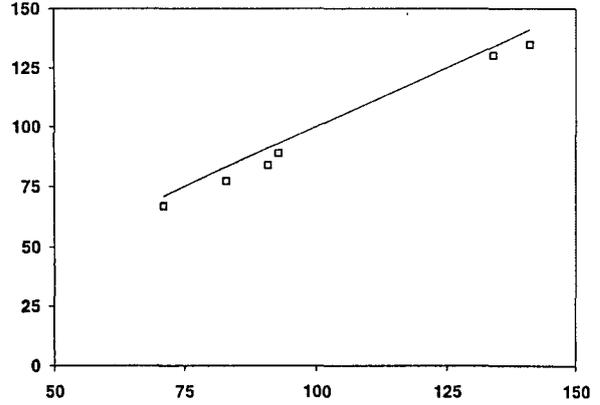
b) *Lolium multiflorum* / Début du printemps



c) *Paspalum dilatatum* / Début du printemps



d) *Paspalum dilatatum* / Fin du printemps



e) *Cynodon dactylon* / Fin du printemps

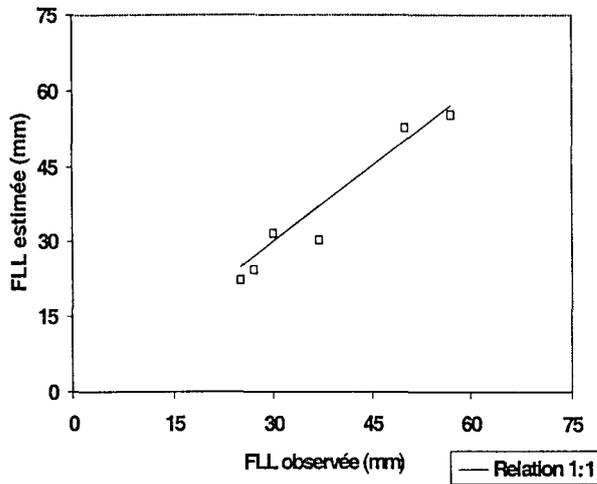


Figure III-9. Relation entre la longueur finale des feuilles (FLL) estimée par le modèle et les valeurs observées (la ligne indique la relation 1 : 1 entre les deux variables).

croissance de la feuille est très nette et il se confirme donc que l'allongement de la feuille « n » se ralentit très fortement lorsque la feuille « n+1 » apparaît.

Tableau III-13. Effets des saisons sur la vitesse moyenne d'allongement des feuilles (mm/jour).

Espèces	Hiver	Début du printemps	Fin du printemps	s.e.±
<i>Lolium multiflorum</i>	1.4B	6.6A		0.9
<i>Paspalum dilatatum</i>		6.5B	12.8A	1.1

Les valeurs correspondent à la vitesse d'allongement total par talle (LER).
Les moyennes suivies par la même lettre minuscule ne sont pas statistiquement différentes au sens vertical ($p < 0.05$, Test de Duncan).
s.e. = écart type de la moyenne.

Pour l'ensemble des espèces et à toutes les périodes de mesure, on observe toujours un effet important de la hauteur d'herbe du couvert végétal sur la vitesse d'allongement de la phase de croissance rapide (LER1). Ce résultat est en accord avec de nombreuses observations effectuées sur des graminées C3 de zones tempérées (Grant *et al.*, 1981 ; Bircham et Hodgson, 1983 ; Mazzanti et Lemaire, 1994). Comme cela a été démontré par Mazzanti et Lemaire (1994) cet effet est étroitement corrélé à l'augmentation de la surface de feuille verte totale par talle, sans qu'il soit possible de savoir pour l'instant s'il s'agit d'une cause ou d'une conséquence.

III-32-24 La taille finale des feuilles (FLL)

La taille finale moyenne des feuilles a été mesurée sur les talles baguées sur la population de feuilles qui sont apparues et qui ont pu atteindre leur taille maximale sans avoir été défoliées durant chacune des périodes de mesure. Ces mesures sont représentées dans les Tableaux III-14 et III-15. On peut constater un fort effet de la saison pour *Lolium multiflorum* et *Paspalum dilatatum*, ce qui s'explique par un effet de la température. Pour l'ensemble des espèces on constate également un effet important de la hauteur d'herbe à laquelle le couvert a été maintenu. Ceci est la conséquence de l'effet du traitement sur les vitesses d'allongement qui a été présenté au Tableau III-11, mais également, pour partie, de l'effet sur la durée d'allongement des feuilles présenté au Tableau III-13.

Tableau III-14. Effet des périodes sur la taille finale des feuilles (mm).

Espèces	Hiver	Début du printemps	Fin du printemps	s.e.±
<i>Lolium multiflorum</i>	38	70		67
<i>Paspalum dilatatum</i>		77	102	8
<i>Cynodon dactylon</i>			38	

s.e. = écart type de la moyenne.

L'Equation III-11 permet de calculer pour chaque espèce, pour chaque période et pour chaque traitement de hauteur d'herbe une valeur estimée de la longueur finale des feuilles. Ceci a pu être fait également pour chacune des répétitions du dispositif expérimental et les valeurs estimées (FLLest) ont été comparées aux valeurs observées (FLLobs). Ces comparaisons ont été reproduites sur les Figures III-9(a-e). On peut observer une très bonne adéquation entre les valeurs estimées et les valeurs observées ce qui montre que les hypothèses du modèle sont acceptables. Il ne s'agit pas bien sûr d'une réelle validation statistique du modèle puisque nous ne possédions pas de jeu de données indépendantes pour réaliser séparément la calibration et la validation du modèle. Cependant ce modèle permet de vérifier que.

conformément à l'hypothèse émise par Lemaire et Chapman (1996) la taille finale d'une feuille peut être directement déduite du phyllochrone et de la vitesse d'allongement foliaire.

Tableau III-15. Effets des traitements sur la taille finale des feuilles (mm).

Périodes	<i>Lolium multiflorum</i>				<i>Paspalum dilatatum</i>				<i>Cynodon dactylon</i>		
	FH	MH	HH	s.e.±	FH	MH	HH	s.e.±	FH	MH	HH
Hiver	27B	35B	50A	4							
Début du printemps	49C	67A	95A	10	55B	80A	95A	8			
Fin du printemps					77B	92B	138A	11	26B	32B	55A

FH, MH et HH signifient respectivement faible, moyenne et haute hauteur d'herbe.

Les moyennes suivies par la même lettre majuscule ne sont pas statistiquement différentes au sens horizontal ($p < 0.05$, Test de Duncan).
s.e. = écart type de la moyenne.

Tableau III-16. Composantes morphogénétiques de la taille finale des feuilles.

Périodes	<i>Lolium multiflorum</i>					
	LER		Ph		FLL	
	FH/HH	MH/HH	FH/HH	MH/HH	FH/HH	MH/HH
Hiver	0.50	0.65	1.03	1.05	0.54	0.65
Début du printemps	0.53	0.69	0.98	1.00	0.52	0.71
Moyennes s.e.±	0.50 0.01	0.65 0.03	1.01 0.02	1.03 0.02	0.53 0.03	0.68 0.04
Périodes	<i>Paspalum dilatatum</i>					
	LER		Ph		FLL	
	FH/HH	MH/HH	FH/HH	MH/HH	FH/HH	MH/HH
Début du printemps	0.72	0.94	0.83	0.91	0.58	0.84
Fin du printemps	0.70	0.73	0.77	0.90	0.56	0.67
Moyennes s.e.±	0.71 0.01	0.84 0.12	0.80 0.03	0.90 0.01	0.57 0.02	0.76 0.09
Périodes	<i>Cynodon dactylon</i>					
	LER		Ph		FLL	
	FH/HH	MH/HH	FH/HH	MH/HH	FH/HH	MH/HH
Fin du printemps	0.67	0.72	0.77	0.84	0.77	0.61

FH, MH et HH signifient respectivement faible, moyenne et haute hauteur d'herbe.

LER, Ph et FLL indiquent respectivement la vitesse d'allongement, l'intervalle phyllochronique et la taille finale des feuilles.

s.e. = écart type de la moyenne.

Ainsi, pour les différentes espèces l'effet des traitements de hauteur d'herbe sur la taille finale des feuilles peut être décomposé entre l'effet sur le LER et l'effet sur l'intervalle phyllochronique (Ph). Cette analyse est représentée dans le Tableau III-16. On voit que pour *Lolium multiflorum*, le passage d'une hauteur élevée d'herbe (HH) à une hauteur d'herbe basse (FH) se traduit en moyenne par une diminution de 47% de la taille finale des feuilles qui est entièrement expliquée par un effet sur la vitesse d'allongement des feuilles. Cette réduction est similaire en valeur relative pour les deux périodes étudiées hiver et début de printemps. Pour *Paspalum dilatatum*, pour l'ensemble des deux saisons étudiées, début et fin

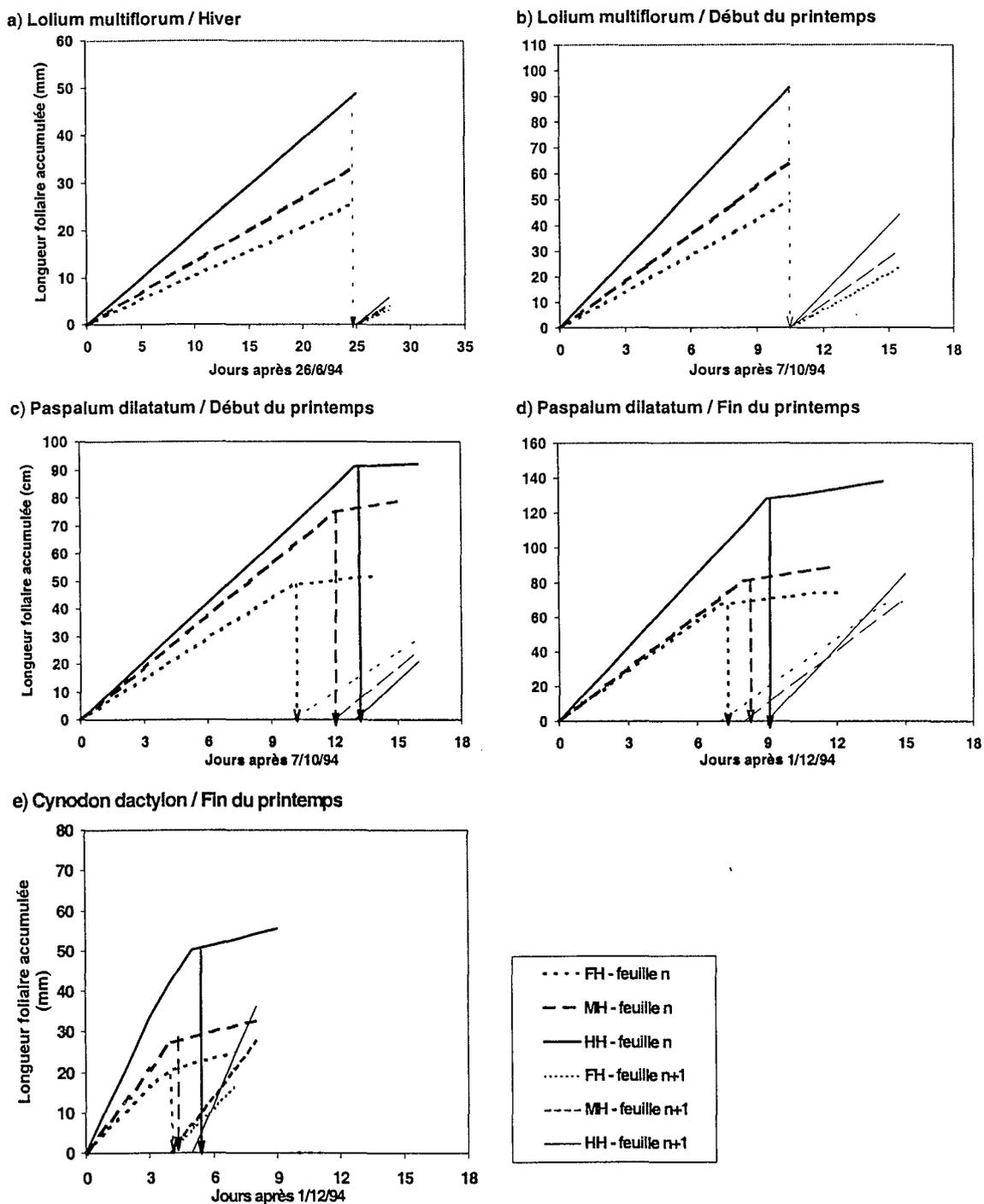


Figure III-10. Effet des traitements de hauteur d'herbe sur la longueur finale des feuilles (FLL) (les flèches indiquent l'apparition d'une nouvelle feuille n+1 ; FH, MH et HH indiquent les traitements de hauteur d'herbe (faible, moyenne et haut)).

de printemps, le passage d'un couvert à hauteur d'herbe élevée (HH) à un couvert à hauteur d'herbe faible (FH) se traduit par une diminution de 44% environ de la taille finale des feuilles. Cet effet global se répartit entre une diminution de 27% environ de la vitesse d'allongement des feuilles à laquelle s'ajoute un raccourcissement de 20% environ de la durée du phyllochrone et donc de la durée pendant laquelle l'allongement de la feuille s'effectue rapidement. La répartition de ces effets relatifs entre les deux variables LER et Ph est assez stable entre les deux saisons étudiées. Pour *Cynodon dactylon* on retrouve une répartition des effets de la hauteur d'herbe entre les deux variables LER et Ph assez similaire à celle obtenue sur *Paspalum dilatatum*. La Figure III-10 permet de visualiser les effets des traitements de hauteur d'herbe sur la croissance moyenne des feuilles aux différentes périodes et pour les trois espèces.

III- 4 Discussion générale et essai de modélisation

En situation d'équilibre, c'est à dire lorsque l'on a atteint le nombre maximum de feuilles par talle, et en condition de températures relativement constante, les processus de croissance et de sénescence des feuilles sont relativement coordonnés. Ainsi le taux d'allongement des feuilles (LER) et le taux de sénescence (LSR) devraient apparaître directement liés. En réalité les résultats présentés ci-dessus montrent que durant leur cycle de croissance, les espèces étudiées sont rarement en situation d'équilibre. Ceci est particulièrement marqué pour *Paspalum dilatatum*, mais est également vrai pour une espèce morphogénétiquement plus stable comme *Lolium multiflorum* qui produit des feuilles de différentes tailles en fonction de l'évolution de la température. Ainsi, durant les périodes d'augmentation ou de diminution de la température (printemps ou automne) il y a un découplage entre les valeurs instantanées de LER et de LSR.

Cependant, les résultats indiquent que la durée des périodes de mesures que nous avons utilisées dans nos expériences pour estimer le bilan entre les deux flux de croissance et de sénescence foliaire était toujours très nettement inférieure à la durée de vie des feuilles des différentes espèces. Ceci est dû au fait que notre objectif initial était de montrer dans quelle mesure les concepts initialement élaborés pour les graminées tempérées (Bircham et Hodgson, 1983 ; Grant *et al.*, 1983 ; Binnie et Chesnut, 1994 ; Mazzanti et Lemaire, 1994) pouvaient s'appliquer à des espèces à morphogenèse contrastée et dans des conditions variées de croissance, c'est à dire correspondant aux différentes saisons. Nous avons donc privilégié une étude permettant de couvrir les différences entre saisons des variations des flux de tissus foliaires engendrées par les variations de températures à l'intérieur de chacune des périodes. Pour pouvoir expliquer et analyser l'absence d'équilibre dans la dynamique de flux de tissus foliaires au sein des différentes périodes de mesures, une approche de la modélisation de la dynamique de croissance et de sénescence des feuilles en fonction des variations de températures devient indispensable. Cette modélisation est basée sur le cadre d'analyse proposé par Lemaire et Chapman (1996).

III-41 Simulation des flux de tissus foliaires au niveau d'une talle

III-41-1 Bases du modèle

Le modèle tente de reproduire à l'échelle d'une talle la dynamique de croissance et de sénescence des tissus foliaires en fonction de l'évolution des températures journalières.

Pour cela nous avons utilisé les relations entre la vitesse d'allongement des feuilles (LER) et la température moyenne qui ont été établies dans l'Expérimentation I. Seules les deux espèces

Lolium multiflorum et *Paspalum dilatatum* communes aux deux expérimentations seront donc considérées dans cette tentative de modélisation.

III-41-11 Allongement et taille finale des feuilles

Le premier problème qu'il nous a fallu résoudre concernait les différentes modalités d'expression de l'allongement foliaire (LER) dans les deux expérimentations. Dans l'Expérimentation I, la vitesse d'allongement mesurée représente la somme de l'allongement de toutes les feuilles en croissance d'une même talle moyennée sur une population d'échantillonnage, soit LER_t. Dans le cas où il y a plus d'une feuille en croissance simultanément sur une même talle (cas de *Paspalum dilatatum*), il est possible d'exprimer la vitesse d'allongement moyenne par talle de la population (LER_t) à partir des vitesses d'allongement LER₁ et LER₂ correspondant aux deux phases de croissance d'une feuille évaluées au niveau des talles individuelles conformément au schéma de la Figure III-8 :

$$\text{LER}_t = \text{LER}_1 + (a-1)\text{LER}_2 \quad (\text{III-12})$$

avec a = nombre de feuilles en croissance. Il est alors aisé de démontrer qu'en absence de mesure directe de LER₁ et de LER₂, il est possible d'estimer la taille finale d'une feuille (FLL) en faisant l'hypothèse qu'elle s'allonge à une vitesse constante de LER_t pendant la durée d'un phyllochrone :

$$\text{FLL} = \text{Ph} \cdot [\text{LER}_1 + (a-1)\text{LER}_2] \quad (\text{III-13})$$

$$\text{FLL} = \text{LER}_t \cdot \text{Ph} \quad (\text{III-14})$$

Ce qui permet de retrouver l'Equation III-11. Ainsi il est possible d'utiliser les relations entre LER_t et LAR et la température journalière moyenne établies dans l'Expérimentation I et de l'utiliser pour simuler la dynamique de croissance foliaire dans les conditions climatiques de l'Expérimentation II pour les deux espèces *Lolium multiflorum* et *Paspalum dilatatum*.

Ainsi pour chaque journée (i) il a été possible de simuler l'apparition d'un segment de feuille déterminé égal à LER_t (i). Pour *Lolium multiflorum*, conformément aux résultats de l'Expérimentation I, deux relations ont été utilisées, une pour la période hivernale (avant le 1^{er} Août) :

$$\text{LER}_t(i) = 0.38 e^{(0.21\theta_i)} \quad (\text{III-15})$$

et une autre pour la période de début printemps :

$$\text{LER}_t(i) = 1.2 e^{(1.40\theta_i)} \quad (\text{III-16})$$

avec LER_t(i) : longueur de segment de feuille élaborée le jour « i », et θ_i : température moyenne du jour « i ».

Pour *Paspalum dilatatum*, une relation unique avec la température a été utilisée :

$$\text{LER}_t(i) = 0.90 e^{(1.40\theta_i)} \quad (\text{III-17})$$

Ainsi la longueur de la feuille en croissance (LLg) a pu être incrémentée chaque jour de la valeur de LERt(i) correspondante selon la formule :

$$LLg(i+1) = LLg(i) + LERt(i) \cdot \Delta t \quad (III-18)$$

En début de simulation (i=0), la valeur de LLg a été mise arbitrairement égale à 0. Ceci revient à faire coïncider le début de la simulation avec l'apparition d'une nouvelle feuille en croissance. Chaque jour le modèle effectue un cumul des températures journalières ($\Sigma\theta_i$). Lorsque la valeur de $\Sigma\theta_i$ devient égale à l'intervalle phyllochronique Ph de l'espèce considérée, la taille de la feuille en croissance atteint sa valeur finale et est maintenue constante (FLL), une nouvelle feuille en croissance est initiée, et le compteur de température $\Sigma\theta_i$ est remis à la valeur 0.

Pour prendre en compte l'effet des traitements de hauteur d'herbe, il a été admis que la structure du couvert végétal de l'Expérimentation I pouvait être considérée comme similaire à celle du traitement HH (hauteur d'herbe élevée) de l'Expérimentation II. Ainsi, les équations ci-dessus ont été considérées comme pouvant représenter la réaction de l'allongement foliaire (LERt) à la température pour ce traitement. Pour prendre en compte les effets de hauteurs d'herbe plus courtes sur l'allongement foliaire, nous avons appliqué des coefficients correcteurs tels que ceux qui sont présentés dans le Tableau III-16.

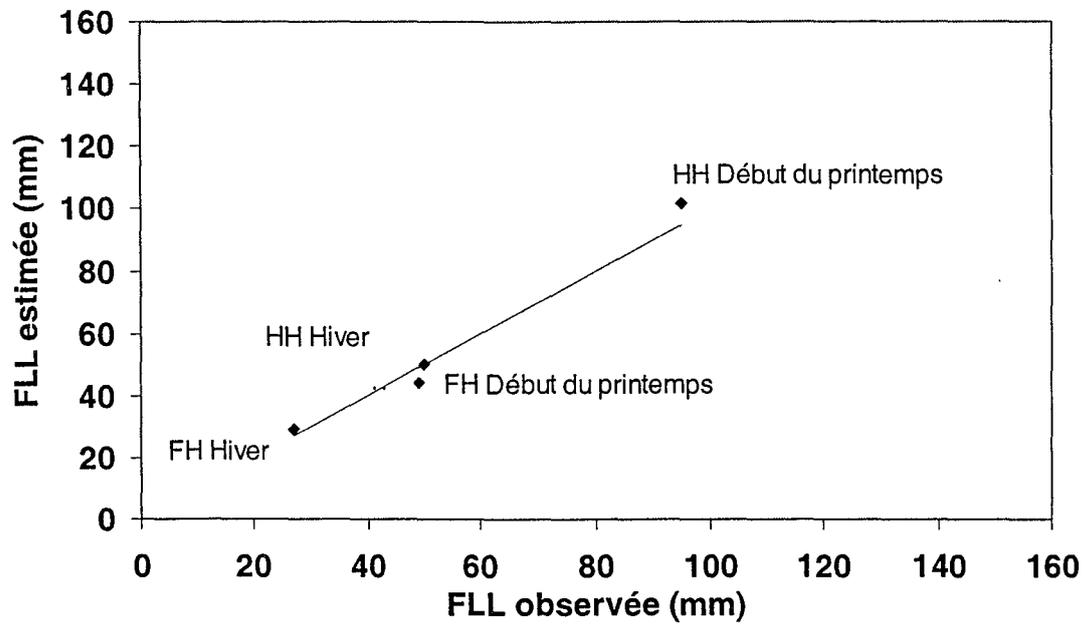
III-41-12 Vitesse d'apparition des feuilles

Pour *Lolium multiflorum* un intervalle phyllochronique (Ph) constant de 170°C-jours a été utilisé conformément aux résultats du Tableau III-8 qui montrent l'absence de variation entre l'hiver et le printemps.

Pour *Paspalum dilatatum*, l'intervalle phyllochronique n'apparaît pas constant : 200°C-jours en début de printemps pour le traitement HH et 180°C-jours en fin de printemps pour ce même traitement Tableau III-8. Pour prendre en compte cette variation nous avons opté pour une intrapolation linéaire de la valeur de l'intervalle phyllochronique avec la température moyenne de la période. En effet la période de début de printemps est caractérisée par une température moyenne de 13.9°C avec une amplitude de variation allant de 11.5 à 16.1°C alors que la température moyenne de la période de fin de printemps est de 20.4°C avec une amplitude de 14.3 à 25.8°C. Si l'on considère que la différence des valeurs des intervalles phyllochroniques moyennes déterminées aux deux périodes (205 degrés-jours en début de printemps contre 182 degrés-jours en fin de printemps pour le traitement HH) est inversement proportionnelle à l'écart de température moyenne entre les deux périodes c'est à dire 6.5°C, on peut alors en déduire une diminution de 3.5 degrés jours de l'intervalle phyllochronique Ph pour une augmentation de la température moyenne journalière de 1°C. Ainsi par cette méthode d'interpolation il est possible de prendre en compte les fluctuations saisonnières de la température moyenne journalière pour déterminer les variations de l'intervalle phyllochronique. Cette méthode de correction n'est qu'approchée, mais elle nous paraît suffisante pour modéliser les effets des variations de températures sur la taille finale des feuilles.

Comme pour la variable LERt, les effets des différents traitements de hauteur d'herbe sur l'intervalle phyllochronique ont été introduits par le biais de coefficients correcteurs tels que présentés dans le Tableau III-16.

a) *Lolium multiflorum*



b) *Paspalum dilatatum*

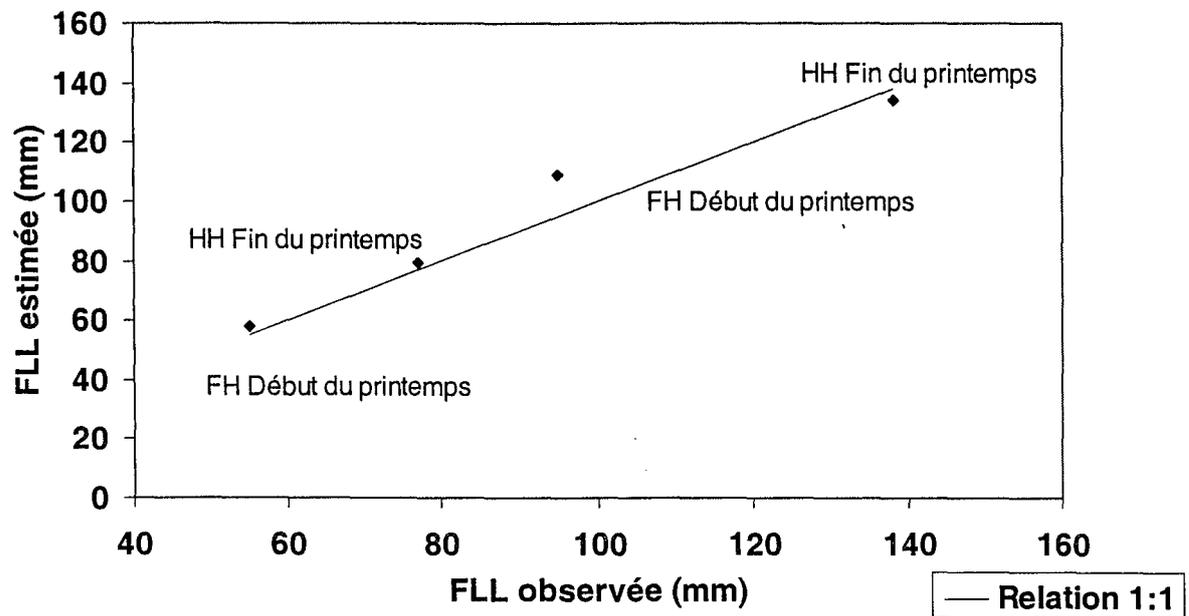


Figure III-11. Résultats de la simulation de la longueur finale des feuilles (FLL).

III-41-13 *Durée de vie des feuilles et sénescence*

Pour *Lolium multiflorum*, une durée de vie constante des feuilles de 476°C-jours a été utilisée pour l'ensemble de la période automne-hiver-début de printemps. Cette valeur a été calculée comme le produit entre le nombre maximum de feuilles par talle (NLL) et l'intervalle phyllochronique Ph (Equation I-4) observé pour cette espèce durant la période de l'hiver et du début de printemps lors de l'Expérimentation II, soit 2.8 et 170 degrés-jours respectivement. Cette valeur est sensiblement plus élevée que celle déterminée dans l'Expérimentation I (396°C). Nous avons cependant préféré garder cette valeur estimée du fait que les conditions expérimentales, et notamment le niveau de nutrition minérale, pouvaient avoir une influence non-négligeable sur la durée de vie des feuilles.

Pour *Paspalum dilatatum*, nous avons choisi une durée de vie des feuilles de 550°C-Jours constante pour toute la période de simulation. Cette valeur estimée à partir de l'Expérimentation I (Tableau III-4) semble assez réaliste pour les conditions de l'Expérimentation II car elle reste approximativement égale au produit entre les valeurs de phyllochrone Ph (Tableau III-8) et le nombre de feuilles vivantes par talle NLL (Tableau III-9). Cette valeur constante de LLS implique donc une certaine indépendance de la durée de vie des feuilles de cette espèce vis à vis de la température, ce qui couplé à une certaine augmentation du LAR permet d'expliquer l'augmentation du nombre de feuilles vivantes par talle pour cette espèce avec l'augmentation générale des températures en fin de printemps.

Pour l'ensemble des deux espèces, la sénescence de la pointe d'une feuille était initiée au bout d'un temps égal à la durée de vie LLS exprimée en somme de températures moyennes journalières après son apparition. Par la suite chaque jour « j » la sénescence du segment de feuille fabriqué le jour j-LSS (exprimée en jours) est effectuée ce qui conduit à établir une progression des tissus foliaires de la pointe de la feuille à sa base à âge constant.

III-41-2 *Résultats de simulation et discussion*

III-41-21 Taille des feuilles

La Figure III-11 montre que la simulation de la longueur finale des feuilles (FFL) pour les deux espèces *Lolium multiflorum* et *Paspalum dilatatum* est en bonne concordance avec les valeurs mesurées. Ceci confirme la possibilité de simuler la taille finale des feuilles à partir de la connaissance de la vitesse d'allongement des feuilles (LER), de la vitesse d'apparition des feuilles (LAR) et d'une hypothèse simple concernant la constance du rapport entre la durée d'élongation d'une feuille (LED) et le phyllochrone ($Ph = 1/LAR$). Par rapport aux résultats présentés dans la Figure III-9, cette simulation peut être considérée comme une véritable validation du modèle et par conséquent des hypothèses sous-jacentes. En effet nous avons introduit dans cette simulation les lois de réponse de l'allongement foliaire à la température qui ont été ajustées sur les données de l'Expérimentation I, et nous avons comparé les valeurs simulées aux données de l'Expérimentation II qui sont totalement indépendantes. Il est intéressant de noter que la simulation reproduit bien les différences saisonnières de la taille finale des feuilles qui sont essentiellement dues aux variations de température. La simulation des effets des traitements de hauteur d'herbe, HH et FH n'a en soi que peu d'intérêt dans la mesure où nous avons appliqué les coefficients correcteurs du Tableau III-16 sur les différentes variables, l'analyse de ces deux traitements doit donc être seulement considérée comme une simple répétition de la validation de la prise en compte de l'effet « température » par le modèle.

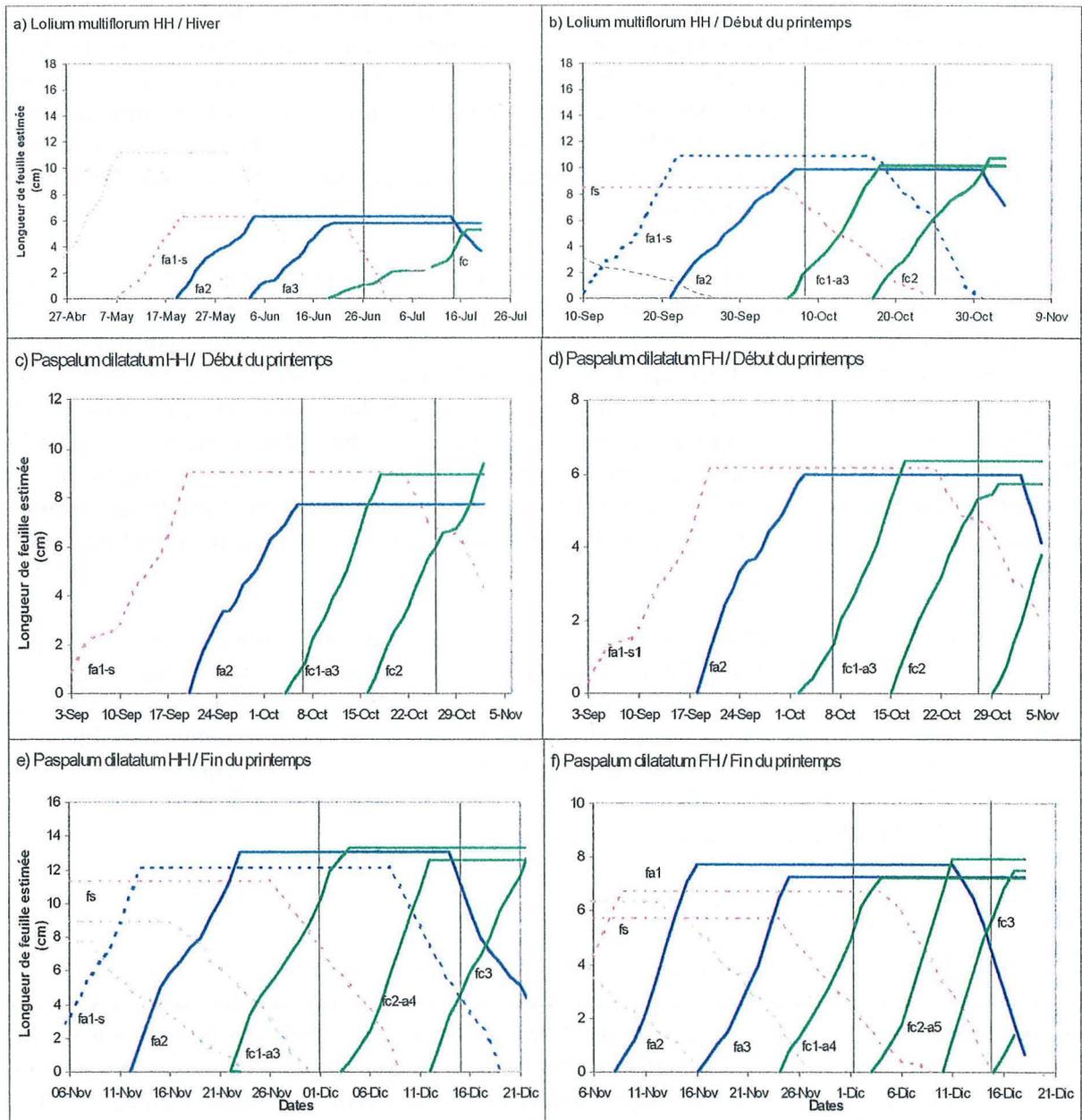


Figure III-12. Simulation de la dynamique de “ turnover ” foliaire d’une talle individuelle.

- (1) fc, fa et fs indiquent les feuilles en croissance, adultes et sénescentes ; les catégories sont numérotées en ordre croissant du plus âgés aux plus jeunes.
- (2) Les lignes verticales indiquent les périodes expérimentales.

III-41-22 Dynamique de croissance foliaire et température

Le modèle de simulation permet de reproduire la longueur verte de chaque feuille individuelle depuis sa date d'apparition jusqu'à sa sénescence complète. De plus il permet de reproduire sur une même talle les apparitions de feuilles successives, de leur croissance et de leur sénescence dans des conditions variables de températures. Les diagrammes de la Figure III-12 représentent la dynamique de croissance et de sénescence des tissus foliaires de la talle « moyenne » représentative de la population de talles baguées non défoliées pendant la période de mesure correspondante. Le modèle a été initié à la date du 1^{er} Septembre pour *Paspalum dilatatum* et du 1^{er} Mars pour *Lolium multiflorum*. A chacune de ces deux dates le modèle a fait apparaître une nouvelle feuille (F1) puis successivement les feuilles F2, F3...Fn. La cinétique de croissance de chaque feuille ainsi formée a été simulée en fonction de la température pendant le temps imparti (LED) jusqu'à l'obtention de la taille finale (FLL), la longueur de la feuille étant alors maintenue constante jusqu'au déclenchement de la sénescence qui se traduit par une perte progressive de longueur jusqu'à la disparition totale de la feuille. Ainsi, sur une talle donnée et pendant une période donnée, les différentes feuilles peuvent être classées en trois catégories :

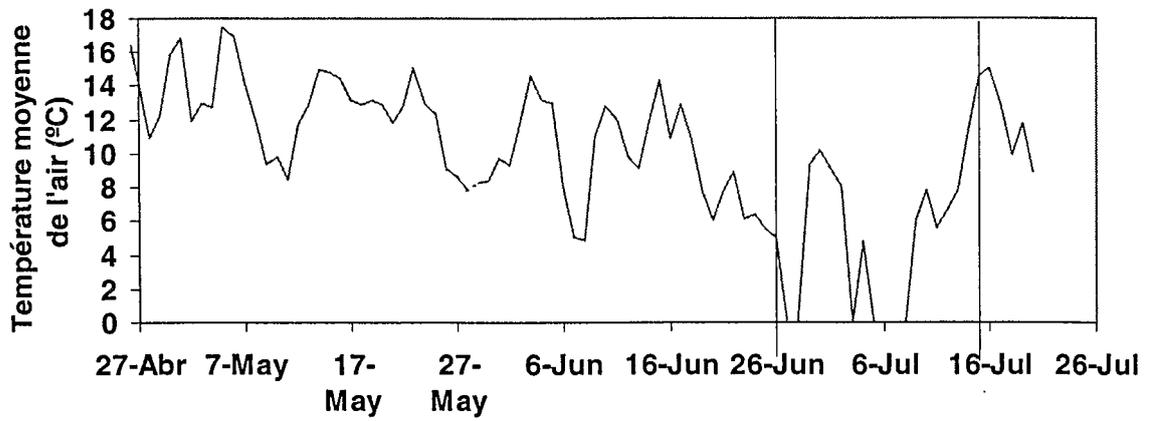
- les feuilles en croissance dont la longueur verte augmente ;
- les feuilles adultes dont la longueur est constante ;
- les feuilles sénescentes dont la longueur verte diminue.

L'accumulation de nouveaux tissus foliaires par les feuilles en croissance est directement dépendante de la température instantanée qui détermine la vitesse d'allongement des feuilles en croissance (LER), tandis que la disparition des tissus foliaires est en grande partie déterminée par les conditions de température des périodes précédentes qui ont déterminé la taille des feuilles qui rentrent en sénescence dans la période d'observation considérée. Ainsi les diagrammes de la Figure III-12 permettent également une lecture « instantanée » de la structure d'une talle. En effet à chaque date, il est possible d'avoir une lecture « verticale » du graphe permettant de décomposer la contribution de chaque catégorie de feuilles à la longueur (ou surface, ou masse) totale de tissus foliaires d'une talle.

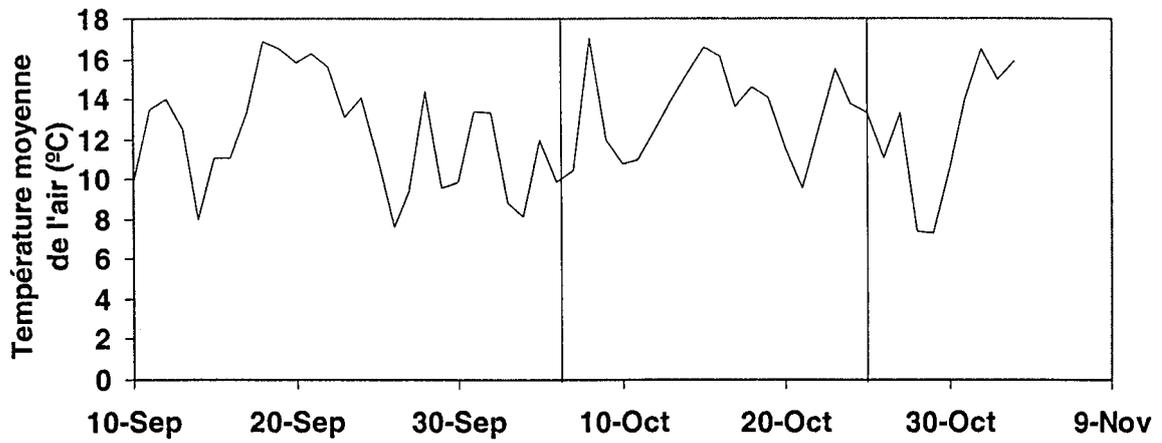
Les Figures III-12a et III-12b représentent la dynamique de tissus foliaires pour *Lolium multiflorum* pour le traitement HH et pour les deux saisons d'hiver et de printemps. Pour cette espèce nous n'avons pas représenté la simulation pour le traitement FH. En effet l'absence d'effet significatif du traitement de hauteur d'herbe sur les vitesses d'apparition (LAR) et sur les durées d'allongement (LED) des feuilles de cette espèce rend cette deuxième simulation peu informative. Pour la période d'hiver, on peut s'apercevoir que le gradient de températures décroissantes depuis l'automne a engendré une diminution importante de la taille finale des feuilles de 10 à 11cm en moyenne au mois de Mai, à 6 cm environ au mois de Juillet. Ceci correspond à une diminution des températures de 12°C à 5°C environ (Figure III-13a). Pour la période de printemps, les températures ayant retrouvé des valeurs de 11 à 12°C environ (Figure III-13b), la taille finale des feuilles atteint également des valeurs de l'ordre de 10 à 11cm. L'examen de la structure de la talle (analyse verticale du graphique) nous permet de constater que celle-ci est composée de manière constante de : une feuille en cours de croissance (Fc), deux feuilles adultes (Fa) et une feuille en cours de sénescence (Fs). C'est ce total qui à quelques fluctuations près donne la valeur constante de 2.9 feuilles vivantes par talle telle qu'elle est indiquée dans le Tableau III-9

Les Figures III-12c et III-12d représentent la dynamique de tissus foliaires pour *Paspalum dilatatum* en début de printemps. Le choix d'un début de simulation le 1^{er} Septembre pour cette espèce est quelque peu arbitraire, mais cela correspond en réalité au début de croissance

a) Hiver



b) Début du printemps



c) Fin du printemps

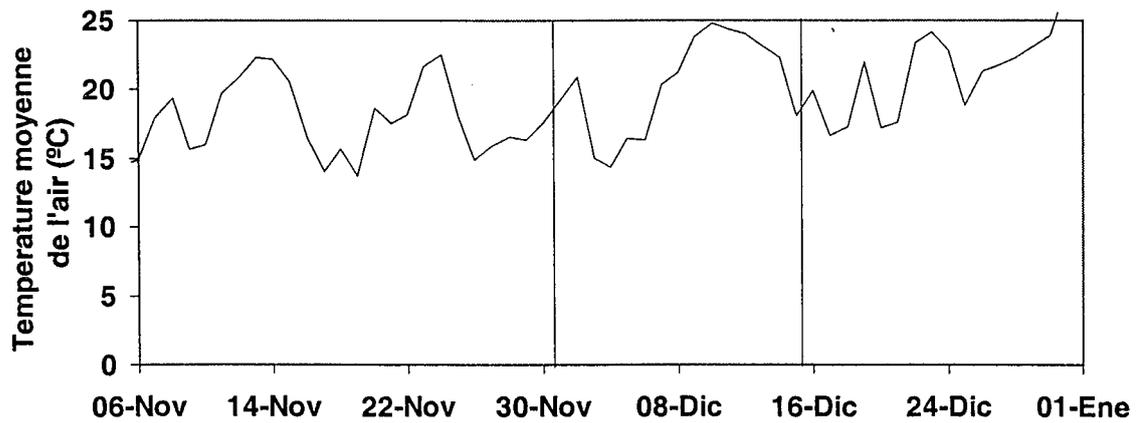


Figure III-13. Evolution saisonnière de la température moyenne de l'air (°C) (les lignes verticales indiquent les périodes expérimentales).

habituellement observable sur cette espèce (Leon et Bertiller, 1982). Dans ces conditions le nombre maximum de feuilles par talle n'est pas encore atteint sur cette espèce pendant la période d'observation. Ceci a pour conséquence un flux de sénescence de tissus foliaires très faible à cette période. Pour le traitement HH, la taille finale des feuilles est d'environ 10 cm pour des températures moyennes oscillant entre 10 et 14°C (Figure III-13b). On peut noter cependant de petites variations de la taille finale des feuilles successives selon que celles-ci ont effectué leur croissance en période « chaude » ou « froide ». Pour la période de fin de printemps (Figures III-12e et III-12f) les températures augmentent régulièrement de 14°C à 24°C (Figure III-13b). On peut voir que les feuilles adultes présentes au début du mois de Novembre (fa1 par exemple) et ayant effectué leur croissance durant le mois d'Octobre à des températures moyennes de 13-14°C environ ont atteint des tailles finales de 10cm, alors que les feuilles suivantes (fa2) ayant effectué leur croissance à 18-20°C atteignent des longueurs de 14cm. On peut également noter pour la suite du printemps que la coïncidence entre la croissance d'une feuille et une période « chaude » ou « froide » engendre des variations significatives de la taille finale des feuilles.

La lecture verticale du graphique permet de montrer que *Paspalum dilatatum* a atteint son nombre maximum de feuilles par talle vers le début du mois de Novembre. Pour le traitement HH, la structure foliaire d'une talle est la suivante : une feuille en croissance (fc), trois feuilles adultes (fa) et une feuille en sénescence (fs) ce qui correspond en moyenne à 4 feuilles par talle. Ce chiffre est proche de celui qui est montré dans le Tableau III-9 et qui est de 3.9. Le phyllochrone plus court observé sur le traitement maintenu à faible hauteur d'herbe (Tableau III-8) se traduit bien par une augmentation du nombre de feuilles sur ce traitement. Ainsi sur la Figure III-12f, on peut noter la présence d'une feuille en croissance (fc), de 3.5 feuilles adultes en moyenne, et d'une feuille sénescente, ce qui donne un total moyen de 4.5 feuilles par talle.

Les graphiques des Figures III-14 (a-f) représentent des simulations effectuées sur des périodes plus longues et tentent de représenter l'évolution de la dynamique de tissus foliaires à l'échelle de la population de talles en faisant l'hypothèse fortement probable qu'il n'y a pas de « synchronie » entre talles dans le rythme d'apparition des feuilles. Ainsi le modèle permet de simuler la dynamique de croissance et de sénescence des différentes feuilles qui apparaissent chaque jour dans le peuplement. Ainsi pour *Lolium multiflorum*, (Figures III-14a et III-14b) du mois de Mars au mois de Juillet les températures diminuent de manière graduelle de 15°C à 5°C, entraînant une réduction progressive de la taille des feuilles de 11 à 6 cm. Ainsi, on peut voir sur ce graphique que la taille des feuilles qui contribuent au flux de sénescence durant la période d'observation était en moyenne de 8 cm alors que la taille des feuilles ayant effectué leur croissance durant cette période n'était que de 6 cm. Il en découle évidemment une différence de même ampleur entre le flux de croissance de tissus foliaires et le flux de sénescence, si l'on admet que pour *Lolium multiflorum* le nombre maximum de feuilles par talle n'a pas varié significativement. Ceci revient donc dans ce cas à remplacer des « grandes » feuilles par des feuilles plus petites.

La tendance inverse est retrouvée lors de la remontée des températures au printemps. Cependant à cette saison l'effet de l'accroissement progressif des températures est amplifié par le fait que la réponse de l'allongement des feuilles à la température s'accélère (Figure III-3b). Ce phénomène abondamment décrit dans la littérature pour les graminées tempérées (Peacock, 1975 ; Robson, 1967 ; Gastal et al., 1992) permet d'expliquer la dissymétrie de croissance entre l'automne et le printemps. Ainsi des températures moyennes de 16°C de la fin du mois de Mars conduisent à des tailles finales de feuilles de 11cm, alors que cette même taille de feuille est obtenue pour des températures moyennes de seulement 12°C pour des feuilles effectuant leur croissance au début du mois d'Octobre. Il s'ensuit donc une forte

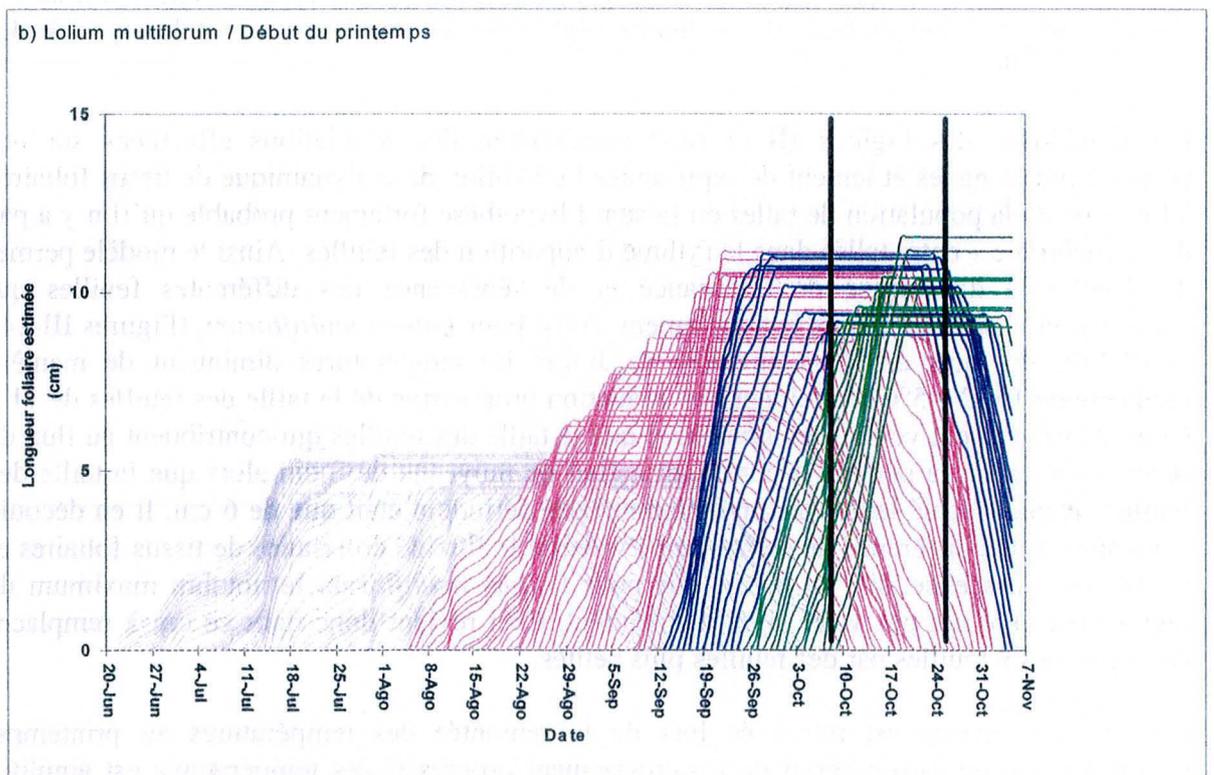
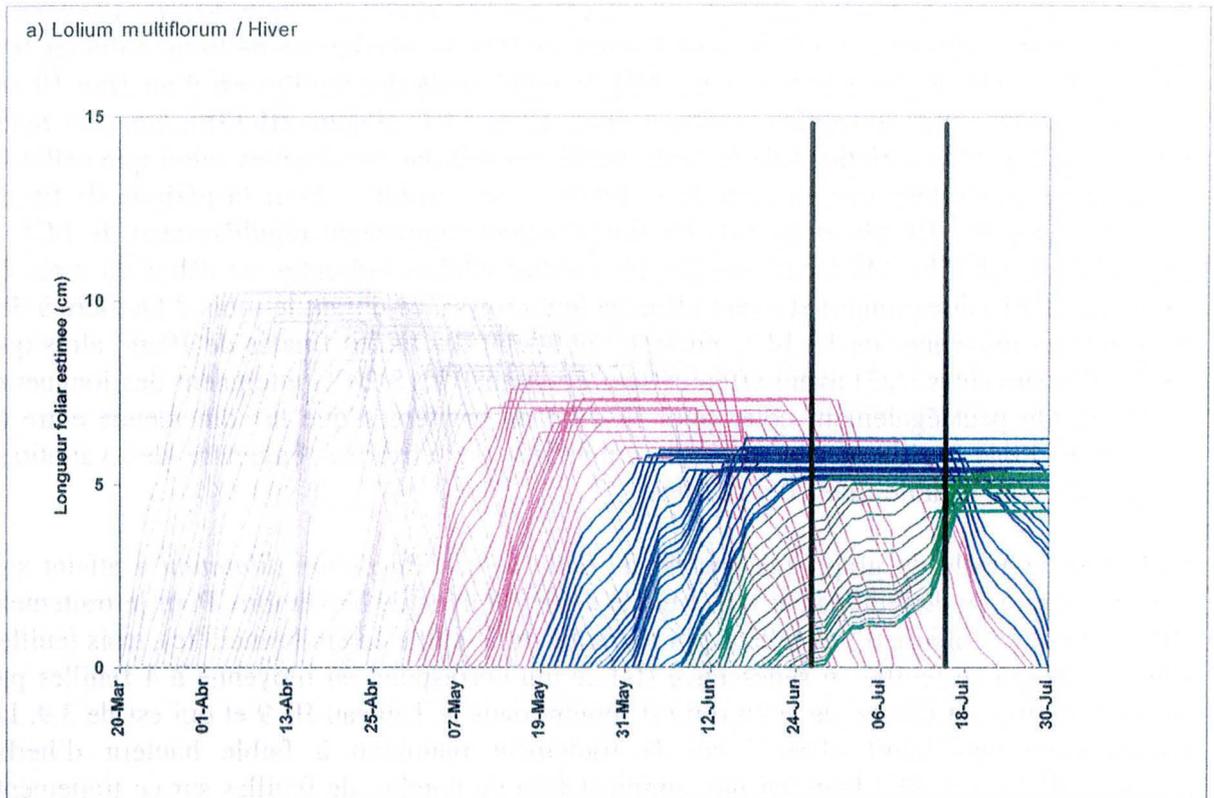


Figure III-14. Simulation de l'évolution de la dynamique de "turnover" foliaire de la population de talles.

- En vert : les feuilles qui ont contribué à la croissance pendant les périodes expérimentales,
- En bleu : feuilles adultes pendant la période
- En rouge : feuilles sénescentes pendant la période

distorsion en faveur du flux de croissance de tissus foliaires pour cette espèce dans le courant du mois de Septembre lorsque des feuilles de 6cm sont remplacées par des feuilles de 10 à 11cm. A une date donnée la lecture verticale du graphique permet d'avoir une idée de la variabilité de la taille des feuilles adultes engendrée uniquement par la variation de la température de croissance des différentes générations de feuilles. Cet écart représente environ 2cm en période hivernale pour des feuilles qui ont une taille moyenne de 6cm, soit environ 30 % de variation, il est de 3cm en période de début de printemps pour une taille moyenne des feuilles de 10cm soit 30% de variation également. A cette variation, engendrée par les fluctuations de températures, doit bien entendu s'ajouter la variabilité génétique entre individus et la variabilité environnementale locale (nutrition N et P entre autres).

Pour *Paspalum dilatatum* la simulation permet de montrer une stabilisation de la taille des feuilles à 9-10cm pour le traitement HH durant le mois d'Octobre ce qui correspond à une période de relative stabilité des températures oscillant entre 10 et 15°C. Pour le traitement FH, la taille finale des feuilles se stabilise à 6cm environ. En fin de printemps (Figures III-14e et III-14f), la remontée progressive des températures de 12 à 20°C entraîne une augmentation progressive de la taille des feuilles de 7-8cm fin Octobre-début Novembre à 12-13cm au début du mois de Décembre. Par la suite les fortes températures de la fin du mois de Décembre ne semblent pas avoir engendré une augmentation de la taille finale des feuilles. Bien au contraire on observe une tendance à la diminution de la longueur des feuilles à cette période. En effet pour cette espèce le modèle simule une diminution linéaire de l'intervalle phyllochronique avec la température afin de prendre en compte la réponse du LAR à la température (voir paragraphe III-41-12). Ainsi, lorsque la température s'élève l'effet positif sur la vitesse d'élongation des feuilles est en grande partie compensé par la réduction de la durée d'élongation des feuilles (LED). Il est possible que les ajustements empiriques que nous avons effectué pour paramétrer l'effet de la température sur l'intervalle phyllochronique (Ph) doivent être reconsidérés à la lumière d'un jeu de données permettant une analyse plus fine de la relation $LAR = f(\theta)$.

Il est cependant intéressant de noter que la forme de cette relation, selon qu'elle est linéaire ou concave, et selon l'intensité de la concavité, déterminera le type de réaction de la morphologie des plantes en réponse à la température. Une relation de type linéaire comme dans le cas de *Lolium multiflorum*, implique que la plante réagit à une augmentation de la température essentiellement par une augmentation de la taille de ses feuilles en maintenant quasiment constant son nombre de feuilles. Pour une relation de type concave, comme dans le cas de *Paspalum dilatatum*, une augmentation de température se traduit à la fois par une augmentation de la taille et du nombre de feuilles. Pour une concavité accentuée de cette relation, il est même possible d'imaginer que la taille des feuilles puisse être réduite au profit d'une accélération de la vitesse d'apparition des feuilles. Le type de données dont nous disposons dans le cadre de ce travail ne permettait pas d'aller au-delà de cette simple remarque. En effet le modèle prévoit que la taille finale des feuilles est déterminée par le rapport LER/LAR , il en ressort que l'effet de la température sur la taille des feuilles est extrêmement dépendant de la forme mathématique des courbes de réponses $LER = f(\theta)$ et $LAR = g(\theta)$. Or nous avons introduit des ajustements empiriques qui peuvent induire des déviations importantes notamment pour les températures les plus hautes en fin de printemps qui sont à l'extrémité de la gamme explorée. Il convient donc d'être prudent dans l'extrapolation de ce modèle qui doit être considéré comme un « exercice » préliminaire permettant de tester le degré de robustesse des hypothèses de base sous-jacentes et non comme un « simulateur » permettant de quantifier l'effet de la température sur la croissance foliaire.

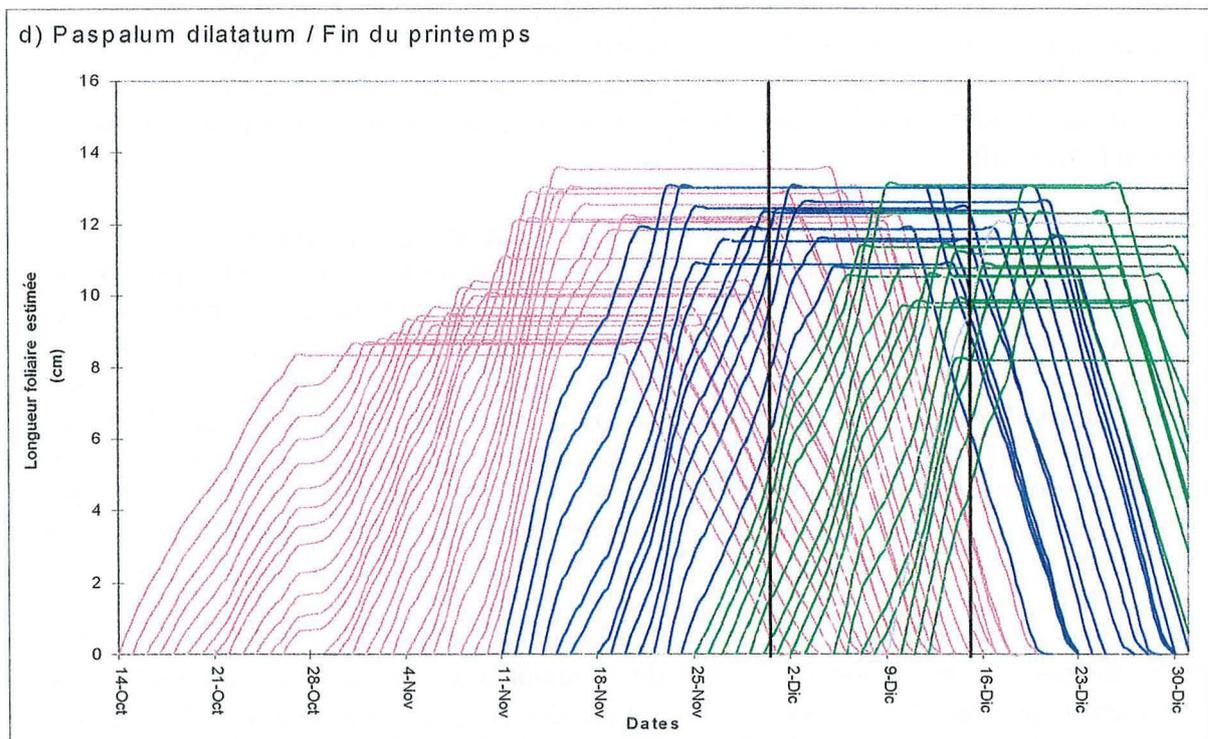
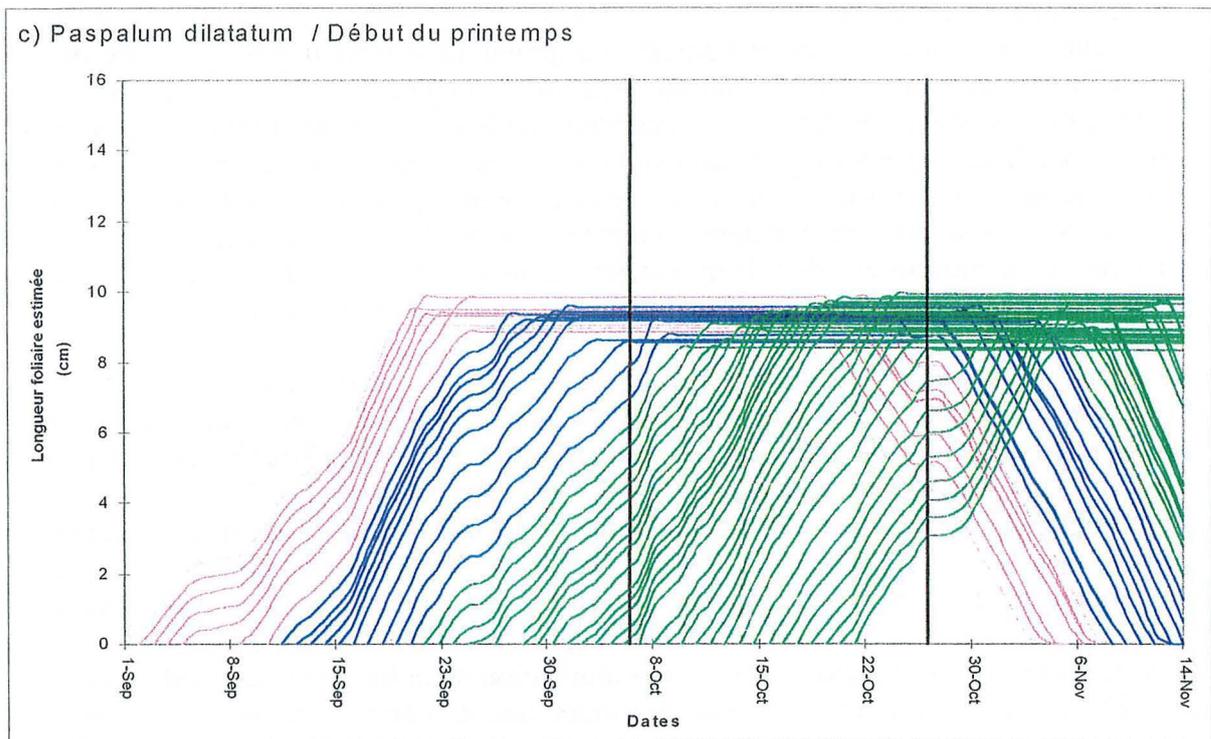


Figure III-14. Simulation de l'évolution de la dynamique de "turnover" foliaire de la population de talles.

En vert : les feuilles qui ont contribué à la croissance pendant les périodes expérimentales,

En bleu : feuilles adultes pendant la période

En rouge : feuilles sénescents pendant la période

III-41-23 Flux de tissus foliaires

Les simulations des Figures III-15 (a-f), permettent de calculer des flux de croissance et de sénescence de tissus foliaires à l'échelle d'une population de talles pour chacune des périodes de mesure. Ces flux correspondent à la moyenne de la population de talles qui n'ont pas été défoliées durant la période. Pour *Lolium multiflorum* (Figures III-15a et III-15b), et pour les deux périodes d'hiver et de début de printemps, les flux de croissance et de sénescence foliaires étaient différents, la croissance foliaire nette étant négative en hiver (-0.5 mm/talle /jour) et légèrement positive au printemps (+0.1 mm/talle/jour). Pour *Paspalum dilatatum* en début de printemps (Figures III-15b et III-15c), la croissance foliaire nette est très largement positive : +4.2 mm/talle /jour pour le traitement HH et +3.3 mm/talle/jour pour le traitement FH. La sénescence foliaire ne débute que très tardivement vers le 20 Octobre, ce qui correspond à la durée de vie des premières feuilles formées à partir du 1er Septembre. Il est intéressant de noter que pour la même période *Paspalum dilatatum* a une croissance nette très supérieure à celle de *Lolium multiflorum*, alors que sa croissance foliaire brute est bien inférieure : 6.3 contre 8.2 mm/talle/jour. En fin de printemps (Figures III-15e et III-15f) bien que la sénescence foliaire devienne élevée, la croissance nette reste légèrement positive : 3 mm/talle/jour pour le traitement HH, et 3 mm/talle/jour pour le traitement FH. Ceci traduit la forte réactivité de cette espèce à la température, ce qui augmente à la fois la taille finale et le nombre de feuilles en croissance.

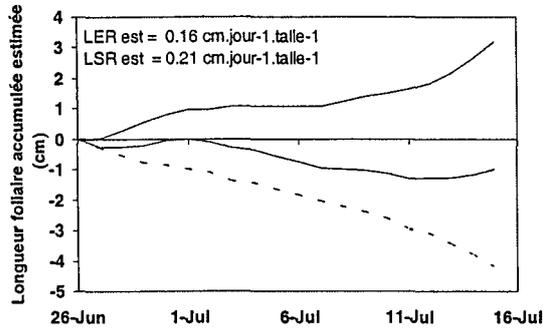
III- 41-3 Conclusions

Les résultats mettent en évidence des interactions entre traitements de hauteur d'herbe et espèces ou entre espèces et saisons sur les valeurs du phyllochrone (Ph) ou de son inverse la vitesse d'apparition des feuilles (LAR). Tandis que *Lolium multiflorum* montre un phyllochrone exprimé en somme de températures relativement constant et indépendant du traitement de hauteur d'herbe et de la saison, les deux espèces C4 ont des phyllochrones qui augmentent avec la hauteur d'herbe et qui sembleraient diminuer lorsque les températures augmentent au cours de la saison.

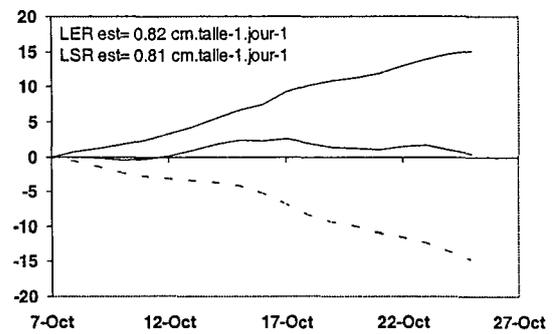
L'équilibre démographique d'une espèce peut être estimé par le bilan entre le nombre de feuilles apparues et le nombre de feuilles mortes au cours d'une période de temps ($N_{la} - N_{lm}$). Pour *Lolium multiflorum* il apparaît que cet équilibre démographique est atteint dès la période hivernale et qu'il se poursuit pendant le printemps : l'apparition d'une nouvelle feuille étant entièrement compensée par la disparition d'une plus ancienne. Pour les deux espèces C4, l'équilibre démographique n'est pas atteint, et le nombre de feuilles vivantes par talle a tendance à augmenter pendant tout le printemps. Ceci résulte du fait que la croissance foliaire de ces deux espèces étant plus tardive, les premières feuilles mises en place au cours du printemps ne sont pas encore rentrées en phase de sénescence. Ce phénomène est de plus amplifié par l'accélération de la vitesse d'apparition des feuilles avec la hausse progressive des températures dont l'effet « démographique » sur la mortalité des feuilles n'a pas encore pu s'exprimer dans le laps de temps limité des deux périodes expérimentales.

La vitesse d'allongement des feuilles (LER) est augmentée pour chacune des espèces lorsque la hauteur du couvert végétal augmente. Cependant cet effet de la hauteur d'herbe semble plus marqué pour *Paspalum dilatatum* et *Cynodon dactylon* que pour *Lolium multiflorum*. Les variations de taille finale des feuilles (FLL) de chacune des espèces peuvent être parfaitement expliquées par les effets des traitements de hauteur d'herbe et par les effets de la température sur les différentes composantes de la croissance des feuilles : vitesse d'apparition, durée d'élongation et vitesse d'allongement, tel que cela avait été formulé par Lemaire et Chapman (1996).

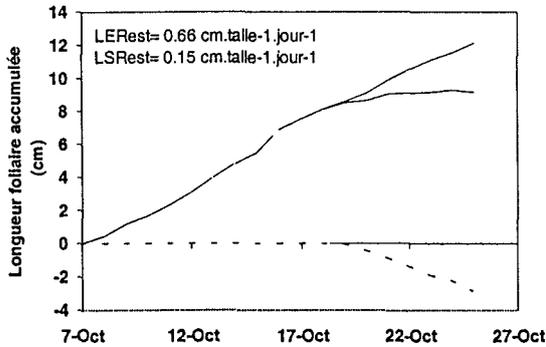
a) *Lolium multiflorum* HH / Hiver



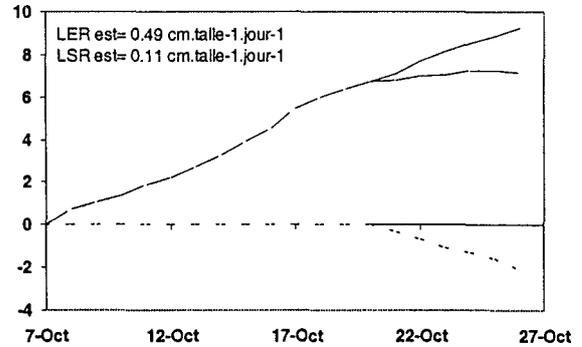
b) *Lolium multiflorum* HH / Fin du printemps



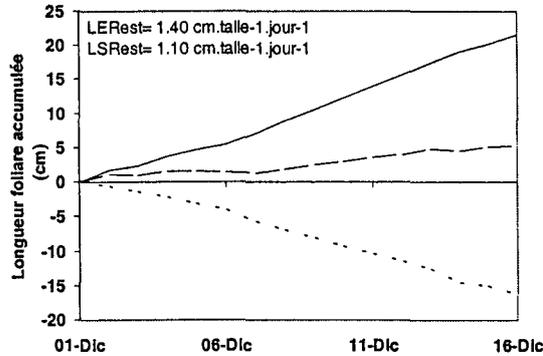
c) *Paspalum dilatatum* HH / Début du printemps



d) *Paspalum dilatatum* FH / Début du printemps



e) *Paspalum dilatatum* HH / Fin du printemps



f) *Paspalum dilatatum* FH / Fin du printemps

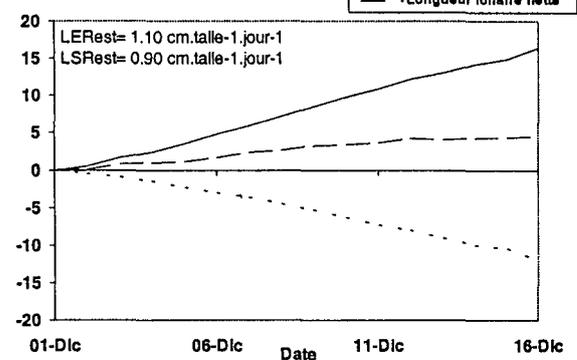


Figure III-15. Simulation des cumuls des allongements et des sénescences de feuilles par taille et des variations de la longueur de feuilles nette pendant les différentes périodes expérimentales (les vitesses d'allongement et de sénescence moyennes journalières estimées sont indiquées sur chacune des figures).

Ainsi selon le modèle que nous avons développé, même pour une espèce qui se trouve en équilibre démographique foliaire comme *Lolium multiflorum*, c'est à dire lorsque chaque feuille qui meurt par sénescence est remplacée numériquement par une jeune feuille en croissance, toute variation de température qui engendre une variation de la taille des feuilles formées se traduit par un décalage entre le flux de croissance de tissus foliaires et le flux de sénescence. En effet lorsque la température augmente en début de printemps, la taille des jeunes feuilles formées est plus grande que celle des feuilles plus anciennes qui rentrent en sénescence et qui ont effectué leur croissance à des températures plus faibles. Il s'ensuit un décalage temporel dans la valeur des deux flux de croissance et de sénescence, l'équilibre n'étant rétabli que par un retour à des températures constantes et au bout d'une période de temps correspondant à environ la durée de vie moyenne d'une feuille (LLS). En situation de diminution progressive des températures comme à l'automne, nous pourrions observer l'effet inverse, à savoir un remplacement des grandes feuilles sénescentes ayant été formées à des températures élevées en fin d'été par des feuilles plus petites au fur et à mesure de la baisse des températures. Il y a donc une « corrélation temporelle » entre le flux de croissance au jour « J » et le flux de sénescence au jour « J + LLS » mais en conditions de températures fluctuantes, il n'y a pas obligatoirement de corrélation entre les valeurs concomitantes de ces deux flux, et ceci malgré l'existence d'un équilibre démographique. Pour les deux espèces C4 *Paspalum dilatatum* et *Cynodon dactylon* le découplage des deux flux de croissance et de sénescence dû à l'élévation de température au printemps est amplifié du fait de la réponse extrêmement sensible de ces deux espèces à l'augmentation de température. Cet effet « explosif » de la température sur le décalage entre croissance et sénescence foliaire tel qu'il est observé à l'échelle des talles baguées est accentué à l'échelle de la population de chacune de ces deux espèces par la dynamique de production de nouvelles talles qui contribuent ainsi à amplifier le flux de croissance de tissus foliaires à l'échelle du couvert végétal sans contribuer encore à cette période au flux de sénescence de tissus foliaires du fait que leur équilibre démographique n'est pas atteint.

A cet égard, du point de vue méthodologique, il est important de noter ici que la mesure des deux flux de croissance et de sénescence effectuée dans une période de temps relativement étroite ne permet pas à elle seule de caractériser la dynamique générale et le fonctionnement d'un couvert végétal car selon les fluctuations de températures on peut obtenir des distorsions importantes dans les valeurs respectives des deux flux de croissance et de sénescence de tissus foliaires. Il est donc important dans ce type d'étude d'adopter des périodes de mesure suffisamment longues, c'est à dire dont la durée dépasse sensiblement la durée de vie moyenne des feuilles des espèces qui composent la communauté végétale étudiée. Dans le cas de notre étude, il est clair qu'une prolongation des observations au-delà de la période de fin de printemps, lorsque les températures se seraient stabilisées en été, aurait été nécessaire pour observer le « flush » de sénescence que l'on devrait s'attendre à observer consécutivement au « flush » de croissance du printemps. Cependant les interactions entre température et déficit hydrique pouvant exister à cette période risqueraient de compliquer très sérieusement l'interprétation des données.

CHAPITRE IV

INTERACTIONS PLANTE-ANIMAL

IV-1 Analyse des modes de défoliation et des flux de tissus foliaires des talles pâturées

IV-11 Introduction

L'optimisation entre la captation d'énergie pour la croissance des plantes et la proportion de l'herbe produite qui est consommée par les animaux au pâturage est le problème agronomique et écologique central de la conduite du pâturage en ce sens que cela détermine la productivité du système aussi bien que la persistance des différentes espèces dans les communautés végétales pâturées.

En conditions de pâturage continu, le résultat de cette optimisation dépend de l'équilibre entre trois processus dynamiques : la croissance, la sénescence et le prélèvement des tissus foliaires par les animaux. Dans le cas des graminées prairiales, l'unité biologique au niveau de laquelle ces trois processus doivent être étudiés est la talle individuelle, ce qui de ce fait représente le niveau d'analyse des interactions entre la plante et l'animal. Au sein de la talle individuelle, c'est au niveau de chacune des catégories de feuilles (feuilles en croissance, feuilles adultes et feuilles sénescentes) que l'équilibre entre les différents flux de tissus doit s'étudier (Parsons *et al.*, 1991a ; Mazzanti et Lemaire, 1994).

Les études sur la physiologie de la croissance des plantes (Parsons *et al.*, 1983) et sur les flux de tissus foliaires à l'échelle du couvert végétal (Bircham et Hodgson, 1983) ont permis de comprendre l'impact des processus de défoliation sur la dynamique de génération des surfaces foliaires et sur la dynamique de consommation de ces surfaces foliaires par les animaux dans des peuplements monospécifiques en pâturage continu. Ces connaissances ont servi de base à plusieurs modèles mécanistes décrivant la dynamique des interactions plante-animal au pâturage (Noy-Meyr, 1975 ; Johnson et Parsons, 1985). A partir de là des informations importantes sur les flux de tissus foliaires ont été obtenues pour des prairies à base de mélange ray-grass anglais-trèfle blanc (Parsons *et al.*, 1991a et b ; Carrère, 1994) et pour des prairies de fétuque élevée (Mazzanti et Lemaire, 1994).

La difficulté essentielle dans la compréhension des interactions entre la plante et l'animal au pâturage, réside dans le fait que les processus de base à étudier sont confinés à l'échelle de la talle individuelle et que la résultante de ces processus doit être évaluée à l'échelle de la totalité du peuplement, faisant donc intervenir un changement d'échelle et une spatialisation des processus élémentaires. Ce type d'étude requiert donc en premier lieu une analyse intégrée, à l'échelle du peuplement pâturé, des processus de la morphogenèse foliaire et des processus déterminant les modalités et la dynamique de défoliation de la population de talles. Dans le Chapitre III, nous avons développé une analyse de la dynamique de la croissance et de la sénescence foliaire des talles non perturbées par les défoliations. Notre objectif dans ce chapitre est d'intégrer le processus de défoliation à travers ses deux composantes : la fréquence et l'intensité (Wade, 1991), à l'échelle des talles individuelles et des différentes catégories de feuilles.

La fréquence de défoliation peut être définie comme l'intervalle moyen entre deux événements successifs de défoliation sur une même talle (FDt) ou sur une même feuille (FDf).

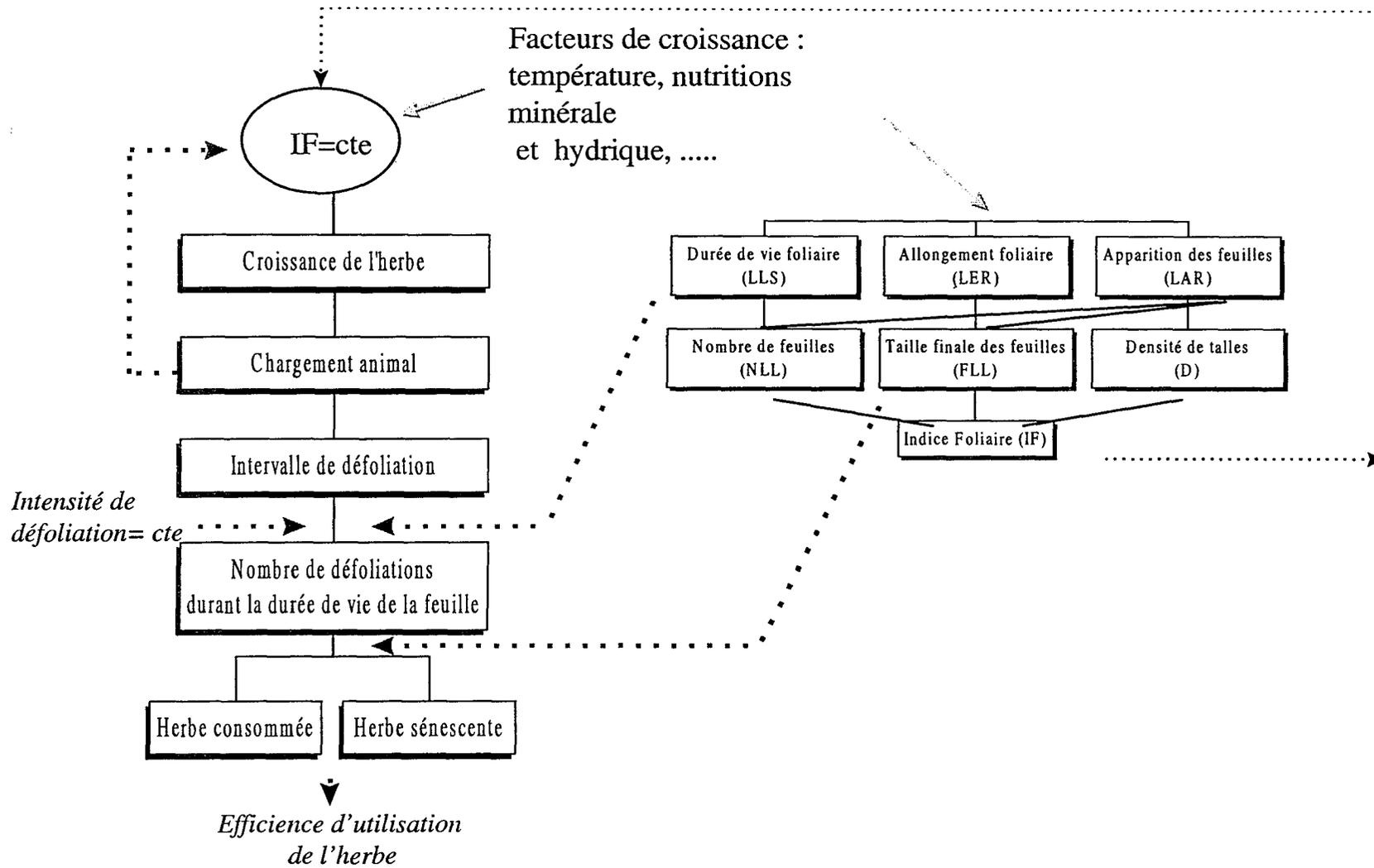


Figure IV-1. Représentation du modèle de morphogenèse foliaire (Lemaire et Chapman, 1996) en relation avec le modèle de flux de tissus foliaires au pâturage (Mazzanti et Lemaire, 1994)

Cet intervalle est en général calculé en nombre de jours. L'inverse de la fréquence de défoliation représente la probabilité de défoliation (PDt ou PDf) qui s'exprime en nombre d'évènements de défoliation (talle ou feuille) par jour. Ceci représente en réalité la proportion de talles (ou de feuilles) d'une population donnée qui est en moyenne défoliée chaque jour.

L'intensité de défoliation (Idf) peut être définie à l'échelle de la feuille individuelle comme le rapport entre longueur moyenne de feuille consommée à chaque défoliation (LLc) et la longueur de la feuille avant la défoliation (LL). Cette grandeur exprime donc la proportion de la longueur de la feuille qui est consommée.

En premier lieu, dans ce chapitre, nous présenterons l'évolution des chargements animaux qui ont été appliqués tout au long de l'expérience afin de maintenir les trois traitements de hauteur d'herbe à des états constants. Ensuite les effets des trois traitements sur les composantes de la défoliation seront analysés à la fois au niveau des talles individuelles et au niveau des différentes catégories de feuilles. Enfin les dynamiques de croissance et de sénescence des feuilles et les dynamiques de défoliation seront intégrées conformément au modèle conceptuel développé par Mazzanti et Lemaire (1994) et par Lemaire et Chapman (1996) dans le but d'analyser les flux de tissus foliaires et l'efficacité d'utilisation de l'herbe à l'échelle de la talle individuelle pour les différentes espèces étudiées. Ce modèle tel qu'il est représenté sur le schéma de la Figure IV-1 est basé sur l'hypothèse que le nombre de défoliation qu'une feuille individuelle est susceptible de subir avant sa sénescence complète est fonction d'une part de sa durée de vie propre (LLS) et d'autre part de la fréquence moyenne de défoliation de la population de feuilles à laquelle elle appartient (FDf). Le flux de tissus foliaires qui peut alors retourner au sol par sénescence est alors déterminé par la proportion des tissus foliaires qui n'aura pas subi de défoliation avant son entrée en sénescence. Selon cette approche, la séparation entre les flux de sénescence et les flux de consommation de tissus foliaires sur une talle d'une espèce donnée dépendrait en réalité du rapport entre la durée de vie des feuilles (LLS) et leur fréquence de défoliation (FDf) si l'on fait l'hypothèse d'une intensité de défoliation constante (Idf) en valeur relative (Mazzanti et Lemaire, 1994).

L'objectif de ce chapitre est de vérifier dans quelle mesure ce modèle élaboré à partir de mesures de flux de tissus foliaires effectuées sur des peuplements mono-spécifiques peut être utilisé en peuplements pluri-spécifiques composés d'espèces à morphogènes contrastées, et rendre compte ainsi de la contribution réelle de chaque espèce aux différents flux de tissus foliaires. Dans ce chapitre, l'analyse sera en premier lieu restreinte à l'échelle de la talle individuelle et sera uniquement effectuée sur la base de la longueur des tissus foliaires affectés par chacun des trois flux de croissance, sénescence et de consommation. Dans la deuxième partie de ce chapitre une analyse à l'échelle du peuplement végétal sera effectuée, permettant de quantifier la contribution spécifique des différentes espèces à chacun de ces trois flux en essayant d'expliquer d'éventuels choix alimentaires effectués entre espèces par les animaux. Enfin une analyse plus globale des ces trois flux de tissus foliaires exprimés en terme de masse par unité de surface de sol sera réalisée dans le Chapitre V et permettra d'interpréter les résultats expérimentaux en terme d'efficacité d'utilisation de l'herbe produite au pâturage et en terme d'efficacité globale des différents traitements.

IV-12 Matériels et méthodes

IV-12-1 *Les conditions expérimentales*

Les données utilisées dans ce chapitre proviennent de l'Expérimentation II mise en place dans une prairie naturelle de la Pampa humide près d'Ayacucho dans la province de Buenos Aires. Les conditions générales de cette expérimentation ont été décrites dans le Chapitre II.

En résumé, l'étude a été réalisée dans une prairie naturelle représentative de la région considérée, caractérisée par la coexistence d'un grand nombre d'espèces natives ou naturalisées C3 et C4. La surface expérimentale totale de 20 hectares a été divisée de manière à obtenir deux séries de 3 parcelles de 2-3 et 5 hectares correspondant aux deux répétitions des trois traitements d'états du couvert végétal définis sur la base du maintien d'une hauteur constante de l'herbe, soit HH (hauteur élevée), MH (hauteur intermédiaire) et FH (faible hauteur) dans le but d'établir des Indices Foliaires (IF) contrastés entre traitements. Depuis le mois d'Août 1993, les Indices Foliaires de chaque traitement ont été maintenus approximativement constants par des ajustements périodiques du chargement animal sur la base d'un contrôle bihebdomadaire de la hauteur d'herbe de chaque parcelle. Les variations de hauteurs d'herbe ainsi maintenues sont représentées dans le Tableau II-2 du Chapitre II.

Comme cela a été déjà exposé dans les chapitres précédents, nous rappelons ici que trois périodes de mesures ont été réalisées :

- la première, dénommée hiver, du 26 juin au 15 juillet ;
- la deuxième, dénommée début de printemps, du 7 au 25 octobre ;
- la troisième, dénommée fin de printemps, du 1 au 15 décembre.

Les espèces qui ont été étudiées étaient : *Lolium multiflorum* en hiver, *Lolium multiflorum* et *Paspalum dilatatum* en début de printemps, et *Paspalum dilatatum* et *Cynodon dactylon* en fin de printemps.

IV-12-2 *Les mesures effectuées sur les talles individuelles*

Entre 80 et 100 talles de *Paspalum dilatatum* et de *Lolium multiflorum* et autant de stolons individuels de *Cynodon dactylon* (également appelés « talles » dans la suite du texte) ont été bagués dans chaque traitement pour chacune des périodes de mesure correspondantes. La disposition et le repérage des talles sur le terrain ainsi que la procédure de baguage ont été décrits dans le Chapitre III.

IV-12-21 Mesure des composantes de la défoliation

IV-12-211 **Fréquence de défoliation des talles et des feuilles individuelles**

Deux fois par semaine durant les différentes périodes de mesure, les différents événements de défoliation ont été enregistrés sur chacune des talles de la population qui avait été baguées en début de période. Lorsqu'une feuille était défoliée pour la première fois, cet événement était repéré par la disparition de la pointe de la feuille. Pour pouvoir repérer les défoliations ultérieures sur la même feuille, une « encoche » était pratiquée à l'extrémité de la feuille qui venait d'être pâturée. La disparition de cette cicatrice caractéristique lors des inspections ultérieures indiquait qu'une défoliation supplémentaire avait eu lieu sur cette même feuille dans l'intervalle entre les deux observations (Hodgson et Ollerenshaw, 1969).

Les feuilles d'une même talle étaient numérotées en ordre croissant depuis les feuilles les plus anciennes présentes en début de période de mesures jusqu'aux feuilles les plus jeunes au fur et à mesure de leur apparition. Ainsi à chaque date d'observation chaque feuille pouvait être

repérée et classée dans sa catégorie d'âge : feuille en croissance (fc), feuille adulte (fa) et feuille sénescence (fs).

A partir de ces informations élémentaires il était possible de calculer les variables suivantes :

- le nombre de talles baguées ayant eu au moins l'une de ses feuilles défoliée entre deux dates d'observations successives (NTd) ;
- le nombre de feuilles de chacune des trois catégories d'âge qui ont effectivement subi une défoliation durant ce même intervalle (NFd).

A partir de ces deux variables, il était possible de déterminer la probabilité de défoliation d'une talle (PDt) ou d'une feuille d'une catégorie donnée « i » (PDf_i) de la manière suivante :

$$PDt = (NTd/NT)/\Delta t \quad (IV-1)$$

$$PDf_i = (NFd_i/NF_i) / \Delta t \quad (IV-2)$$

NT étant le nombre total de talles baguées, et NF_i étant le nombre total de feuilles de la catégorie « i » présentes sur l'ensemble des talles baguées et « Δt » étant le nombre de jours séparant les deux observations successives.

Les fréquences ou intervalles de défoliation moyens correspondants (FDt pour les talles et FDF_i pour les différentes catégories de feuilles) étaient ensuite déterminées en calculant les inverses des valeurs des probabilités de défoliation ainsi déterminées.

IV-12-212 Intensité de défoliation des feuilles

La longueur verte de chaque feuille de toutes les talles baguées était enregistrée à chaque date d'observation. Pour les feuilles adultes ayant terminé leur croissance, chaque événement de défoliation se traduisait par une diminution de la longueur :

$$\Delta LLc = LL_j - LL_{j+1} \quad (IV-3)$$

où LL_j représente la longueur de la feuille lors de l'observation « j » et LL_{j+1} la longueur de la feuille lors de l'observation « j+1 ». Ainsi l'intensité de défoliation qui a eu lieu entre les deux observations peut être calculée comme suit :

$$IDf = \Delta LLc/LL_{ji} \quad (IV-4)$$

Lorsque la défoliation a lieu sur une feuille en croissance, la variation de longueur de la feuille entre deux observations provient d'une part de l'ablation de la portion de longueur de feuille consommée ΔLLc et de l'allongement de la feuille qui a eu lieu pendant la période séparant les deux observations. Dans ce cas il était effectué une correction en ajoutant à la mesure de la différence de longueur observée (ΔLLc) une longueur (ΔLL) égale à l'allongement moyen des feuilles mesuré sur les feuilles en croissance qui n'avaient pas subi de défoliation durant ce même intervalle de temps (Arosteguy, 1982). Cette correction est faite en supposant, qu'en moyenne, la défoliation qui a eu lieu entre deux observations se situe au milieu de cet intervalle. Il est donc nécessaire dans ce cas d'augmenter la valeur de LL_j d'une valeur égale à 0.5 ΔLL pour estimer la longueur de la feuille au moment de la défoliation et pour calculer la valeur de IDf pour cette catégorie de feuilles.

IV-12-22 Mesure du flux d'ingestion de tissus foliaires

Les estimations faites ci-dessus de l'intensité de défoliation pour les deux catégories de feuilles permettent de calculer l'intensité du flux d'ingestion (LCRF) exprimé en mm/feuille/jour :

$$\text{-pour les feuilles adultes : } \quad \text{LCRF}_i = \Delta \text{LLc}_i / \Delta t \quad (\text{IV-5})$$

$$\text{-pour les feuilles en croissance : } \quad \text{LCRF}_i = (\Delta \text{LLc}_i + \Delta \text{LL}) / \Delta t \quad (\text{IV-6})$$

Δt étant le nombre de jour correspondant à l'intervalle entre deux observations.

A partir de ces données par catégories de feuilles, il est possible de calculer un flux d'ingestion de tissus foliaires à l'échelle de la talle (LCRt) exprimé en mm/talle/jour en faisant la somme des défoliations ayant eu lieu sur chacune des catégories de feuilles d'une même talle.

IV-12-23 Mesure des flux de sénescence

L'estimation des flux de sénescence foliaire a été réalisé par la mesure de la réduction de la longueur verte des feuilles (ΔLLs) pour lesquelles la progression de la zone sénescente de la partie distale de la feuille vers la partie basale avait pu être identifiée :

$$\text{LSRt} = \Delta \text{LLs} / \Delta t \quad (\text{IV-7})$$

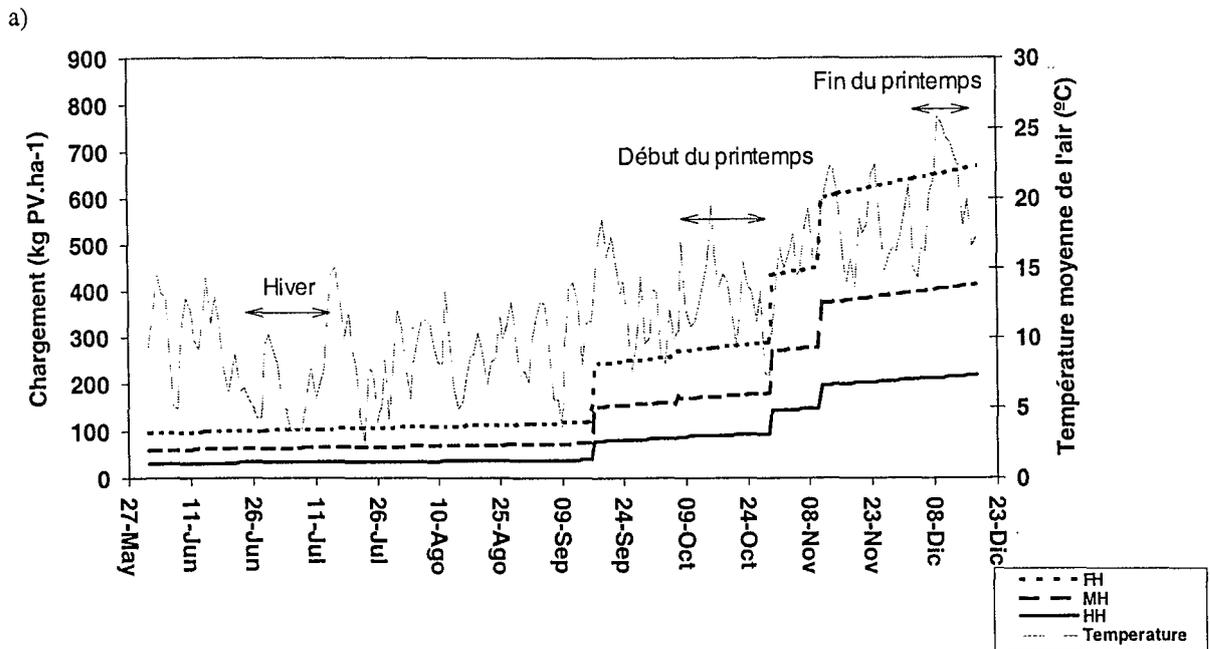
Cette mesure a pu conduire à une certaine sous estimation du flux réel de sénescence dans la mesure où des feuilles sénescentes ont pu être consommées par les animaux dans l'intervalle entre deux observations. Cependant, l'occurrence de tels événements a pu être mesurée (voir paragraphe IV-13-3 et Figure IV-5) et il se révèle relativement faible. Son incidence sur l'estimation des flux de sénescence peut donc être négligée en première approximation.

IV-12-24 Mesure du flux de croissance foliaire

Comme cela a été expliqué dans le Chapitre III, le flux de croissance foliaire a été estimé pour chaque intervalle de défoliation sur la sous population de talles baguées dont les feuilles en croissance n'avaient pas été défoliées durant cet intervalle. La croissance foliaire a été estimée par l'augmentation de longueur (ΔLLg) de ces feuilles, et le flux de croissance a été exprimé par talle :

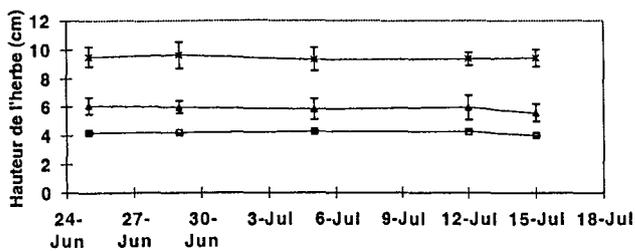
$$\text{LGRt} = \Delta \text{LLg} / n \quad (\text{IV-8})$$

Cette estimation de la croissance foliaire à partir de la population de talles non défoliées peut conduire à une surestimation sensible du flux de croissance réel, si la défoliation partielle de la feuille en croissance réduit pendant quelques jours sa vitesse d'allongement. Cependant, les animaux ayant tendance à défolier préférentiellement les feuilles les plus hautes, donc celles appartenant aux talles ayant les croissances les plus élevées, on peut aussi considérer que, en moyenne, la population des talles non défoliées pourrait présenter des vitesses d'allongement foliaire légèrement moindre, ce qui viendrait en partie contrebalancer l'effet précédent. Ceci a été discuté par Grant *et al.* (1989), et nous avons considéré que les biais occasionnés par cette méthode d'estimation, s'ils existent réellement, sont relativement faibles et peuvent être négligés.

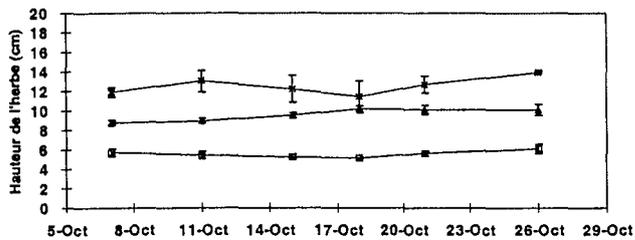


b)

a) Hiver



b) Début du printemps



c) Fin du printemps

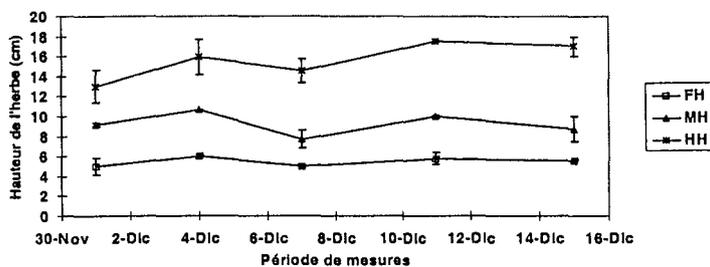


Figure IV-2. Evolution du chargement animal au cours du cycle expérimental (a) et de la hauteur d'herbe durant les périodes de mesures (b).

(FH, MH et HH indiquent les différents traitements de hauteur d'herbe : faible, moyen et haut ; les barres verticales indiquent l'erreur standard)

IV-13 Résultats et discussion

IV-13-1 Le chargement animal et les états du couvert végétal aux différentes périodes

L'évolution des chargements animaux moyens qui ont été nécessaires pour maintenir des états contrastés et stables du couvert végétal entre les différents traitements et pour les trois périodes de mesures sont présentés sur la Figure IV-2a. En moyenne, pour les trois périodes le chargement du traitement HH était trois fois plus faible que celui du traitement FH. On peut voir sur ce graphique qu'avec des températures évoluant d'une gamme de 5-10°C en hiver à une gamme de 15-20°C en fin de printemps, le chargement de chacun des traitements est multiplié par un facteur 6 environ. Une analyse plus détaillée des chargements moyens appliqués durant chacune des périodes expérimentales est donnée dans le Tableau IV-1. L'examen de l'écart type des valeurs moyennes donne une idée de l'ampleur des ajustements qui ont été nécessaires pour maintenir la hauteur d'herbe constante à l'intérieur d'une période de mesures.

Tableau IV-1. Chargement animal durant les périodes expérimentales (kg poids vif.ha⁻¹).

Périodes	FH	MH	HH	s.e.±
Hiver	103	64	34	13
Début du printemps	278	173	91	34
Fin du printemps	650	404	212	80

FH, MH et HH signifient respectivement faible, moyenne et haute hauteur d'herbe.
s.e. = écart type de la moyenne.

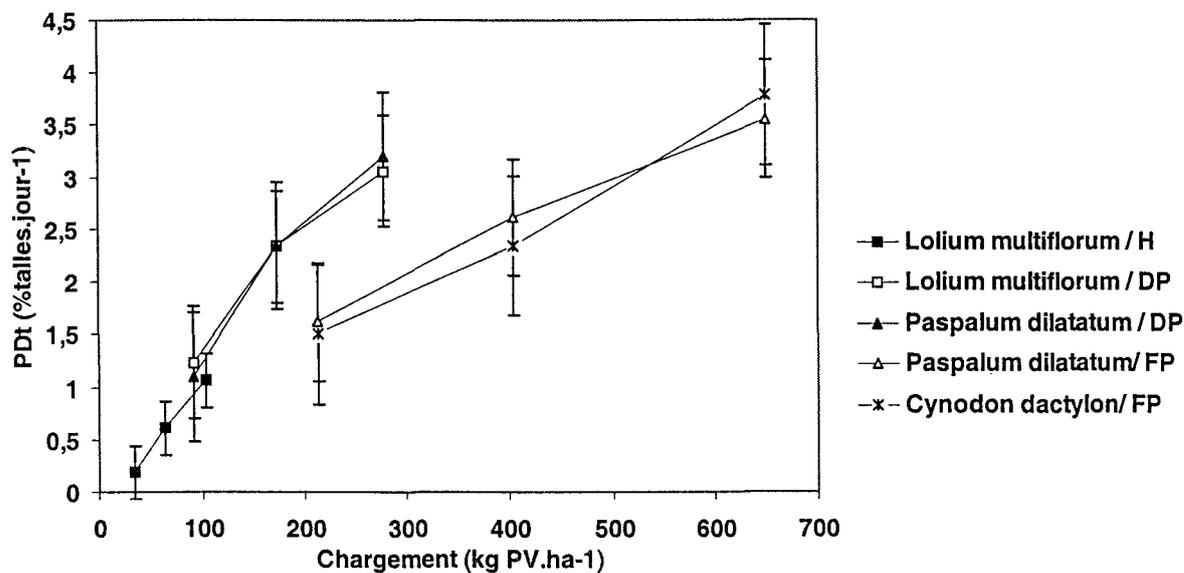
L'augmentation très importante du chargement entre l'hiver et le printemps donne une idée globale de la réactivité de ce type de prairie aux conditions de milieu déterminées par la saison. Comme nous l'avons vu dans le Chapitre III, cette réactivité est en premier lieu déterminée par la réponse de la croissance foliaire des différentes espèces à la température. La présence de graminées C4 dans cette communauté végétale explique en partie l'ampleur de cette réponse. Cependant il est important de noter ici que l'accroissement de température entre l'hiver et le printemps s'accompagne très probablement d'une augmentation de la fourniture de ressources d'azote et de phosphore à la végétation par la minéralisation de la matière organique du sol (Echeverria et Bergonzi, 1995), et que la réponse intrinsèque des espèces à la température doit être amplifiée par une réponse à l'augmentation de la nutrition minérale des plantes. Mais en l'absence de toute étude sur le statut nutritif exact des plantes, il est impossible de séparer ces deux effets concomitants.

Les valeurs des hauteurs d'herbe telles qu'elles ont été maintenues pour les différents traitements durant les trois périodes de mesures sont données sur la Figure IV-2b.

IV-13-2 Fréquence de défoliation des talles

La probabilité de défoliation des talles (PDt) paraît avoir été relativement similaire entre les différentes espèces pour une même saison (Tableau IV-2). Elle diminue en général avec la hauteur d'herbe. L'effet de la hauteur d'herbe est très important pendant la période hivernale sur *Lolium multiflorum* puisque pour les hauteurs d'herbe élevées (HH) il n'y a que 0.2% de talles défoliées par jour, alors qu'il y en a presque 6 fois plus (1.1%) pour le traitement FH. Cependant, il est extrêmement difficile de faire des comparaisons quantitatives d'occurrence d'événements aussi peu fréquents et le nombre de talles baguées pour la période hivernale

a)



b)

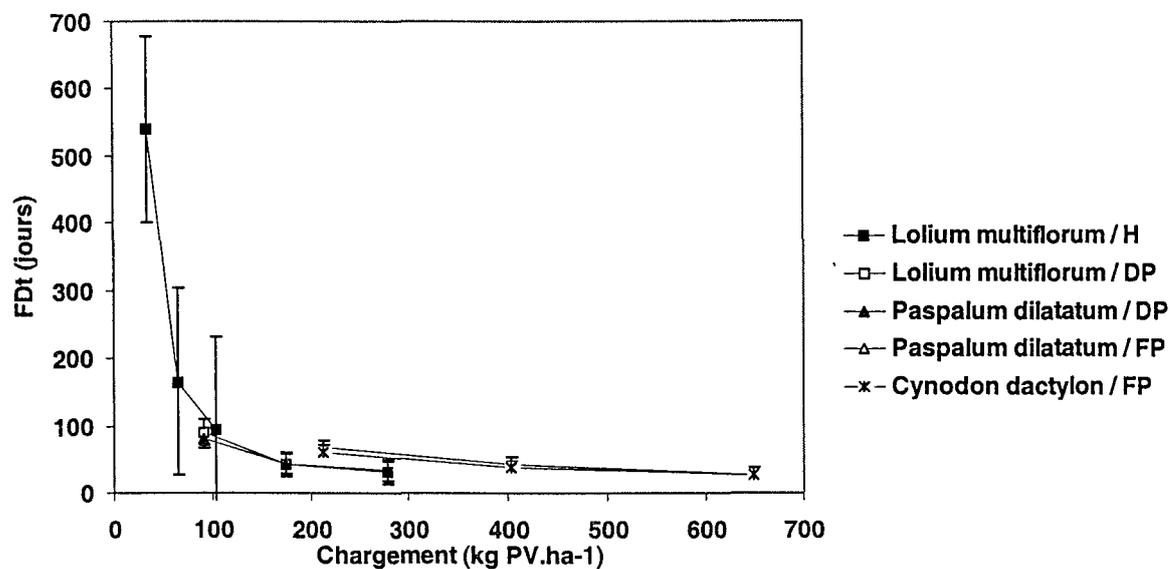


Figure IV-3.

a) Relation entre la probabilité de défoliation des talles (PDt) et le chargement animal.

b) Relation entre l'intervalle de défoliation des talles (FDt en jours) et le chargement animal.

(H = hiver ; DP = début du printemps ; FP = fin du printemps – les barres verticales indiquent l'erreur standard de la moyenne)

était sans doute un peu trop faible pour assurer une précision satisfaisante des mesures de probabilités de défoliation à cette période. Ainsi pour le traitement HH, on obtient une valeur estimée de l'ordre de grandeur de l'écart type. Pour les deux autres périodes de début et de fin de printemps, les probabilités de défoliation du traitement HH sont environ 2.4 fois plus faibles que pour le traitement FH. Ces différences entre traitements sont en accord avec les différences de chargement présentées dans le Tableau IV-1. Une liaison entre la probabilité de défoliation des talles (PDt) et le chargement peut être obtenue pour l'ensemble des traitements et des périodes expérimentales (Figure IV-3a). Ceci reflète la dépendance de la fréquence de défoliation des talles vis à vis du chargement instantané qui avait déjà été montrée par Wade et Baker (1979). Pour *Lolium multiflorum*, la réponse de la probabilité de défoliation à l'accroissement de chargement apparaît presque linéaire dans la gamme 0-300 kg de poids vif par hectare. Ceci est conforme aux résultats de Wade (1991) obtenus sur ray-grass anglais. Pour *Paspalum dilatatum*, on obtient également une relation linéaire en début de printemps assez semblable à celle obtenue pour *Lolium multiflorum*. En fin de printemps la pente de cette relation est plus faible que celle obtenue en début de printemps. Pour *Cynodon dactylon*, nous obtenons une relation analogue à celle de *Paspalum dilatatum* en fin de printemps.

Tableau IV-2. Effet du traitement « hauteur d'herbe » sur la probabilité de défoliation des talles (PDt) exprimé en %talles.jour⁻¹ et sur l'intervalle de défoliation (FDt) correspondant en jours.

Espèces	Hiver				Début du printemps				Fin du printemps			
	FH	MH	HH	s.e.±	FH	MH	HH	s.e.±	FH	MH	HH	s.e.±
Lolium multiflorum PDt	1.1A	0.6B	0.2B	0.2	3.1aA	2.3aA	1.2aB	0.4				
FDt	96	441	604		36	43	82					
Paspalum dilatatum PDt					3.2 aA	2.3aA	1.1 B	0.8	3.8aA	2.3aB	1.5aB	0.7
FDt					44	69	92		28	39	68	
Cynodon dactylon PDt									3.6aA	2.6aA	1.5aB	0.4
FDt									29	43	68	
s.e.±					0.7	0.7	0.5		0.5	0.1	0.4	

FH, MH et HH signifient respectivement faible, moyenne et haute hauteur d'herbe.

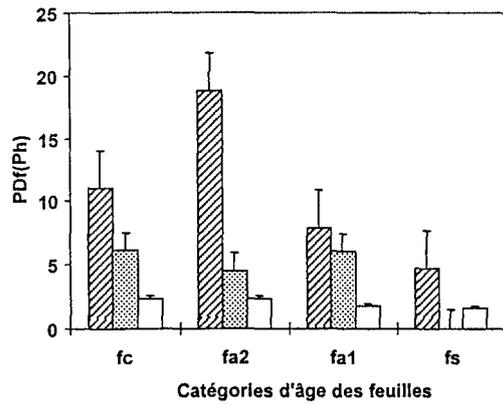
Les moyennes suivies par la même lettre minuscule ou majuscule expriment les différences non significatives au sens verticale ou horizontale ($p < 0.05$, Test de Duncan), respectivement.

s.e. = écart type de la moyenne.

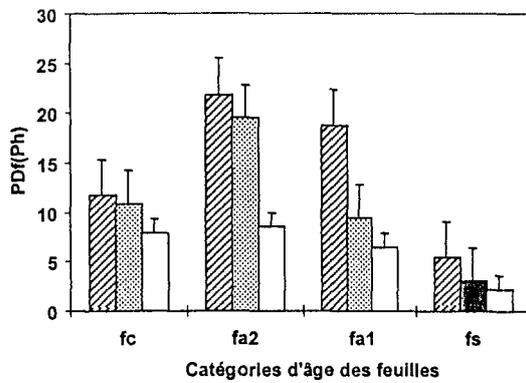
Une relation linéaire entre probabilité de défoliation et chargement instantané a déjà été proposée par Wade (1991) pour des peuplements mono-spécifiques. Cet auteur interprétait la probabilité de défoliation des talles de ce type de peuplement comme une estimation de la proportion de la surface de la parcelle qui était pâturée chaque jour. Pour cela il suffit d'accepter que les talles baguées sont réparties au hasard sur l'ensemble de la surface. Selon cette hypothèse, la pente de la relation représente la proportion de la surface pâturée par unité de poids vif. Cela représente donc la dimension « horizontale » de l'activité des animaux.

Dans le cas de peuplements pluri-spécifiques, il n'est plus possible d'avoir une correspondance univoque entre la probabilité de défoliation des talles et la proportion de la surface pâturée chaque jour. Pour cela il faudrait pondérer le nombre de talles pâturées d'une espèce par leur contribution relative à la surface totale. Ceci peut expliquer le changement de la pente entre le début et la fin du printemps pour les deux espèces *Paspalum dilatatum* et *Cynodon dactylon*. L'analyse des contributions relatives des différentes espèces à la défoliation totale de la surface sera faite dans la deuxième partie de ce chapitre.

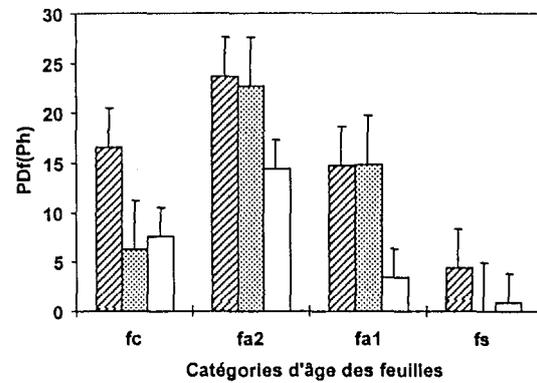
a) *Lolium multiflorum* / Hiver



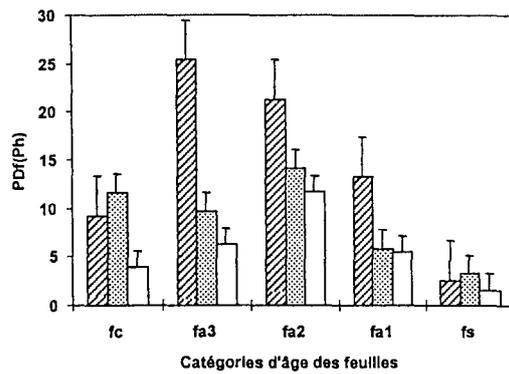
b) *Lolium multiflorum* / Début du printemps



c) *Paspalum dilatatum* / Début du printemps



d) *Paspalum dilatatum* / Fin du printemps



e) *Cynodon dactylon* / Fin du printemps

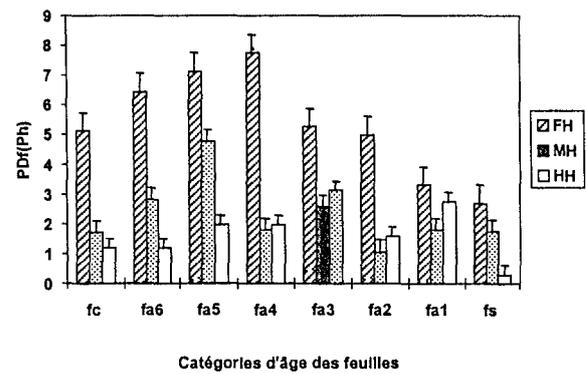


Figure IV-4. Effet des traitements de hauteur d'herbe sur la probabilité de défoliation des différentes catégories d'âge des feuilles durant la durée d'un phyllochrone ($PDF_{(Ph)}$) exprimé comme $\%talles.jour^{-1}$.

(fa = feuilles adultes ; fc = feuille en croissance ; fs = feuille sénescente – les barres indiquent l'erreur standard de la moyenne).

La Figure IV-3b représente la relation entre la fréquence de défoliation, mesurée par l'intervalle moyen entre deux défoliations successives sur la même talle (FDt) et le chargement animal. Comme cela avait déjà été proposé par Wade (1991) on obtient une diminution de l'intervalle de défoliation avec le chargement. Les données du Tableau IV-2 permettent de montrer que deux défoliations successives sont séparées de 91 jours en moyenne en hiver pour *Lolium multiflorum*, et de 32 jours seulement en début de printemps pour le traitement FH. Pour cette même période de début de printemps, l'intervalle de défoliation des talles du traitement HH pour cette espèce est de 83 jours, ce qui donne une idée de l'importance du chargement sur la dynamique de défoliation puisque, à cette même période, l'intervalle phyllochronique moyen pour cette espèce est de 13 à 15 jours environ et que la durée de vie moyenne des feuilles est de 40 à 45 jours. Il s'ensuit qu'un nombre relativement important de talles vont pouvoir émettre plusieurs générations de feuilles sans être défoliées. De la même manière on peut observer que pour la période de fin de printemps, l'intervalle moyen de défoliation des talles de *Paspalum dilatatum* et de *Cynodon dactylon* passe de 27 jours environ à 65 jours pour les traitements FH et HH respectivement alors que l'intervalle phyllochronique et la durée de vie moyenne des feuilles de ces deux espèces est d'environ 30 jours. Ceci permet donc de mesurer à l'aide de la relation de la Figure IV-3b le poids prépondérant que le niveau de chargement instantané peut avoir dans la détermination des flux de tissus foliaires du fait de son effet direct sur l'intervalle de défoliation des talles. Pour pouvoir effectuer une analyse plus complète de cet effet, il est nécessaire d'examiner plus précisément les fréquences de défoliation au niveau des différentes catégories de feuilles.

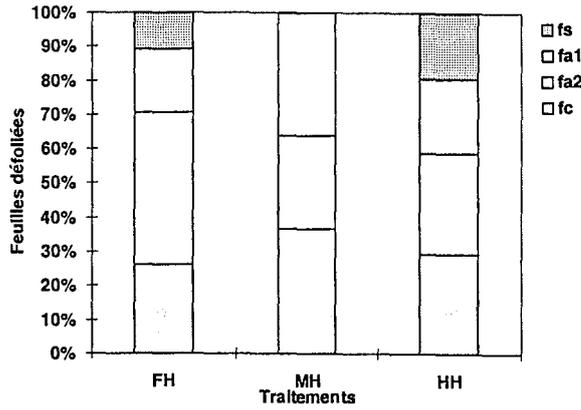
IV-13-3 Fréquence de défoliation des feuilles

Tableau IV-3. Proportion moyenne des feuilles défoliées par jour (PDf) exprimée comme %feuilles.talle⁻¹.jour⁻¹.

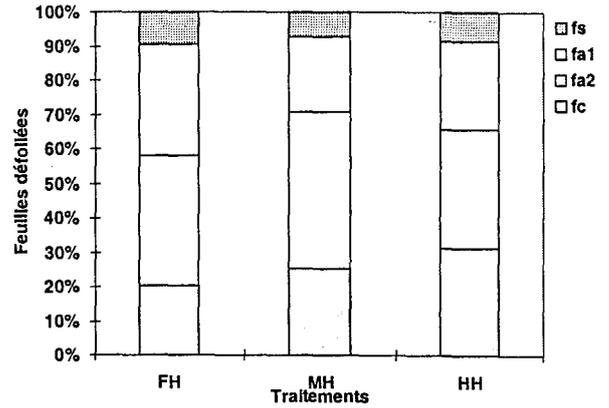
Espèces	Catégorie d'âge foliaire	Hiver				Début du printemps				Fin du printemps			
		FH	MH	HH	s.e.±	FH	MH	HH	s.e.±	FH	MH	HH	s.e.±
<i>Lolium multiflorum</i>	fc	0.4	0.2	0.1	0.1	1.1	1.0	0.7	0.4				
	fa2	0.8	0.2	0.1	0.1	2.0	1.8	0.8	0.5				
	fa1	0.3	0.2	0.1	0.1	1.7	0.9	0.6	0.4				
	fs	0.2	0.0	0.1	0.1	0.5	0.3	0.2	0.1				
	s.e.±	0.1	0.1	0.1		0.3	0.2	0.1					
<i>Paspalum dilatatum</i>	fc					15	05	0.6	0.2	1.3	1.4	0.4	0.2
	fa3					3.6	1.2	0.7	0.6
	fa2					2.1	1.9	1.1	0.3	3.0	1.8	1.3	0.4
	fa1					1.3	1.2	0.3	0.2	1.9	0.7	0.6	0.3
	s.e.±					0.4	0.0	0.1	0.1	0.4	0.4	0.2	0.1
<i>Cynodon dactylon</i>	fc									1.5	0.5	0.3	0.3
	fa6									1.9	0.8	0.3	0.4
	fa5									2.1	1.3	0.4	0.4
	fa4									2.3	0.5	0.4	0.5
	fa3									1.5	0.7	0.7	0.2
	fa2									1.5	0.3	0.4	0.3
	fa1									1.0	0.5	0.6	0.1
	fs									0.8	0.5	0.1	0.2
s.e.±									0.2	0.1	0.1		

FH, MH et HH signifient respectivement faible, moyenne et haute hauteur d'herbe.
s.e. = écart type de la moyenne

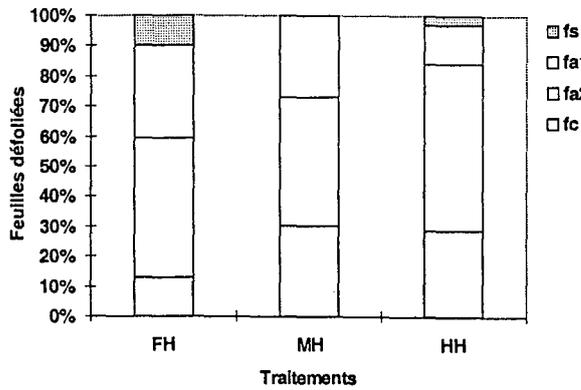
a) *Lolium multiflorum* / Hiver



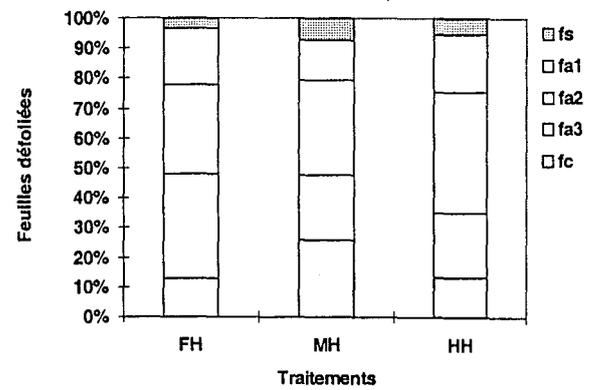
b) *Lolium multiflorum* / Début du printemps



c) *Paspalum dilatatum* / Début du printemps



d) *Paspalum dilatatum* / Fin du printemps



e) *Cynodon dactylon* / Fin du printemps

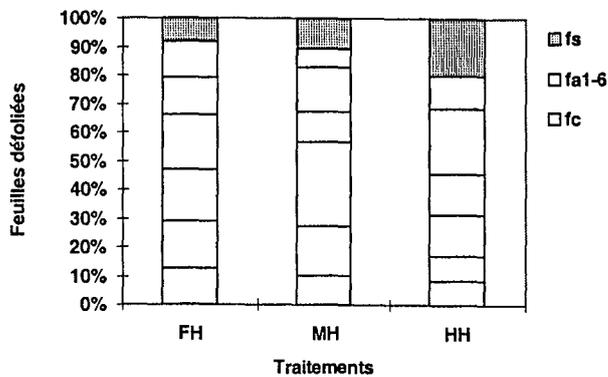


Figure IV-5. Contribution de chaque catégorie d'âge des feuilles au nombre total des défoliations journalières.

(fa = feuilles adultes ; fc = feuille en croissance ; fs = feuille sénescence – FH, MH et HH indiquent les différents traitements de hauteur d'herbe : faible, moyen et haut).

Les feuilles ont été identifiées selon les trois catégories :

- feuilles en croissance (fc) ;
- feuilles adultes (fa) ;
- feuilles sénescentes (fs).

Lorsqu'il y avait plusieurs feuilles d'une même catégorie sur une même talle, celles-ci étaient numérotées de manière croissante selon leur ordre d'apparition (c'est à dire de manière décroissante avec l'âge). Le tableau IV-3 donne les valeurs de la probabilité de défoliation de chaque classe d'âge de feuilles sur une base journalière.

Pour chacune de ces catégories et classes d'âge de feuilles, il a été possible de calculer une probabilité de défoliation exprimée en % de feuilles défoliées durant un intervalle phyllochronique correspondant (PDF_{Ph}). Ceci représente donc en réalité la proportion de feuilles qui subit au moins une défoliation pendant la durée d'un intervalle phyllochronique. Les résultats de ces calculs sont représentés dans les Figures IV-4.

D'une manière générale, on retrouve l'effet des traitements de hauteur d'herbe sur les probabilités de défoliation des feuilles individuelles. Pour toutes les espèces, les différentes périodes et les différentes catégories de feuilles, la probabilité de défoliation croît de manière importante lorsque l'on passe du traitement HH au traitement MH et du traitement MH au traitement FH.

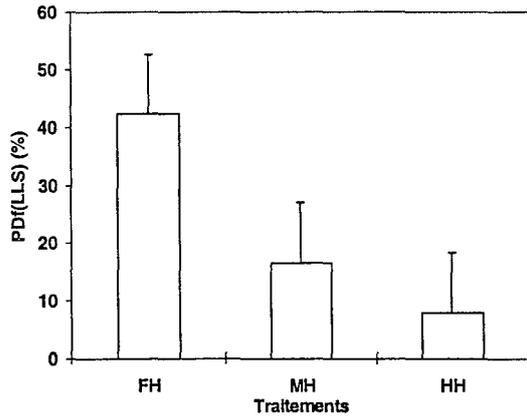
L'examen des « profils » de défoliation selon les classes d'âge de feuilles (Figure IV-4) montrent que, pour l'ensemble des espèces, les probabilités de défoliation sont plus élevées pour les feuilles adultes les plus jeunes, fa_2 par rapport à fa_1 pour *Lolium multiflorum* et fa_3 par rapport à fa_2 et fa_1 pour *Paspalum dilatatum*. Pour *Cynodon dactylon*, où l'on peut avoir jusqu'à 6 feuilles adultes ce sont plutôt les feuilles des classes d'âge intermédiaires (fa_4) qui sont défoliées plus fréquemment. On peut observer que les feuilles en croissance (fc) ont une probabilité de défoliation non négligeable qui est environ de la moitié de celle des feuilles adultes les plus fréquemment défoliées. Par contre les feuilles sénescentes (fs) ont une fréquence de défoliation extrêmement faible.

La comparaison entre espèces fait ressortir des probabilités de défoliation assez comparables pour chaque catégorie de feuilles entre *Lolium multiflorum* et *Paspalum dilatatum* en début de printemps. Les plus faibles valeurs trouvées en fin de printemps pour *Cynodon dactylon* en comparaison avec *Paspalum dilatatum* sont dues essentiellement au fait que cette première espèce possède un intervalle phyllochronique nettement plus faible et que le nombre de feuilles par talle est plus important. Une expression de la probabilité de défoliation sur une base journalière atténue fortement cette différence (Tableau IV-3).

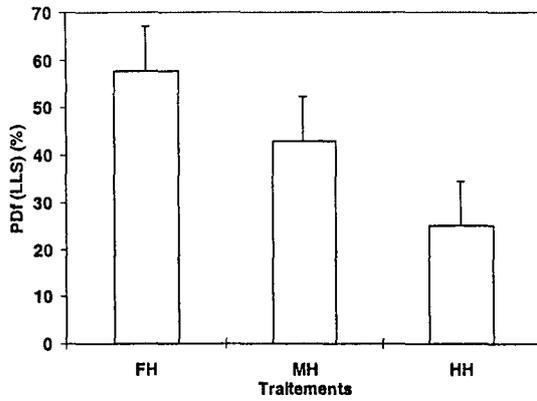
La Figure IV-5 permet de calculer la contribution de chacune des classes d'âge de feuilles à la défoliation globale des talles. Les feuilles en croissance représentent environ 20% des défoliations alors que les feuilles en sénescence ne contribuent en général qu'à moins de 10%.

Si l'on admet qu'une même feuille reste dans une même classe d'âge pendant un phyllochrone, il est possible de cumuler les probabilités de défoliation des différentes catégories de feuilles et d'exprimer la probabilité de défoliation d'une feuille depuis son apparition jusqu'à sa disparition complète par sénescence. Cette probabilité de défoliation calculée sur la base de la durée de vie d'une feuille PDF_{LS} permet d'estimer la proportion des feuilles d'une espèce donnée qui sont défoliées au moins une fois avant de disparaître totalement par sénescence. Le Figure IV-6 permet de constater l'importance des effets des différents traitements et de la saison sur cette variable. Ainsi pour les traitements à faible

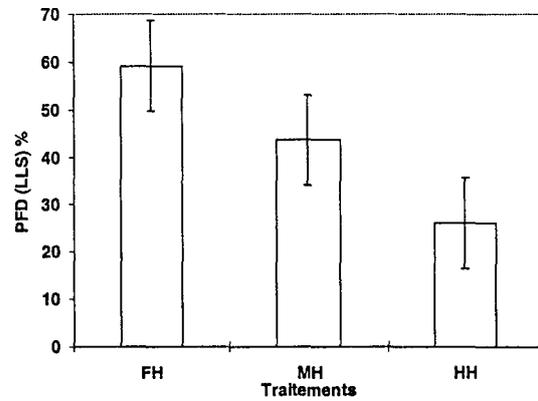
a) *Lolium multiflorum* / Hiver



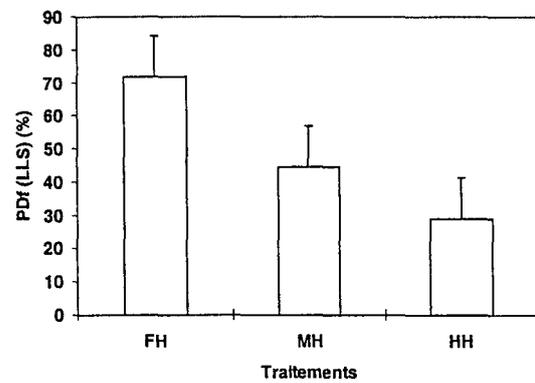
b) *Lolium multiflorum* / Début du printemps



c) *Paspalum dilatatum* / Début du printemps



d) *Paspalum dilatatum* / Fin du printemps



e) *Cynodon dactylon* / Fin du printemps

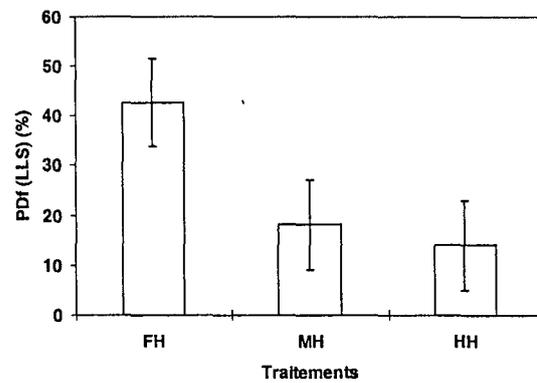


Figure IV-6. Effet de la hauteur d'herbe sur la probabilité de défoliation d'une feuille pendant sa durée de vie ($PDF_{(LLS)}$).

(FH, MH et HH indiquent les différents traitements de hauteur d'herbe : faible, moyen et haut-les barres indiquent l'erreur standard de la moyenne).

hauteur d'herbe FH pour lesquels les chargements sont plus élevés, 40 à 70% des feuilles seulement subissent au moins une défoliation avant de disparaître totalement, ce qui signifie que 30 à 60% des feuilles produites échappent totalement à toute défoliation. Pour les traitements HH seulement de 10 à 20% des feuilles apparues sont susceptibles d'être défoliées, et 80 à 90% des feuilles produites échappent au pâturage. Ceci montre le poids que peut avoir cette variable dans la détermination des flux de tissus foliaires dans les couverts pâturés et dans la détermination de l'efficacité d'utilisation de l'herbe au pâturage.

La probabilité qu'une feuille donnée d'être défoliée durant une période correspondant à sa durée de vie (PDF_{LLS}) peut être comparée à la probabilité de défoliation de la talle durant cette même période (PD_{tLLS}). Le rapport entre ces deux grandeurs indique la proportion de feuilles qui sont défoliées simultanément sur une même talle. Lorsque ce rapport est égal à 1, cela signifie que chaque événement de défoliation enregistré sur une talle concerne l'ensemble des feuilles présentes. Le Tableau IV-4 montre que pour *Lolium multiflorum*, il y a de 50 à 75% des feuilles qui sont défoliées simultanément à chaque défoliation de talle. Si l'on admet qu'il y a en moyenne une feuille en croissance (fc), deux feuilles adultes (fa) et une feuille sénescence (fs) cela correspond donc à une défoliation de 2 à 3 feuilles simultanément à chaque fois que la talle est pâturée par un animal. Pour *Paspalum dilatatum* on obtient des proportions analogues de feuilles défoliées ce qui correspondrait, compte tenu de la variation du nombre de feuilles entre les périodes pour cette espèce, à environ 2 à 3 feuilles pâturées simultanément en début de printemps et 3 à 4 feuilles en fin de printemps. Pour *Cynodon dactylon*, la proportion de feuilles pâturées à chaque défoliation de talle est nettement plus faible, environ 1/4 à 1/3 mais ceci, compte tenu du plus grand nombre de feuilles par talle sur cette espèce, correspond à environ 2 à 3 feuilles défoliées par talle pâturée. Cette analyse est cependant assez grossière car elle n'est que le résultat d'une estimation basée sur les valeurs moyennes, et elle ne prend pas en compte la variabilité entre talles qui est extrêmement importante. Nos données permettraient théoriquement de réaliser une analyse détaillée des modes de défoliation des talles individuelles en caractérisant la distribution des occurrences de défoliation sur l'ensemble des feuilles d'une même talle. Cependant l'échantillonnage que nous avons effectué est trop restreint pour engager ce type d'analyse statistique, et les estimations que nous avons réalisées sur les moyennes n'ont que des valeurs indicatives.

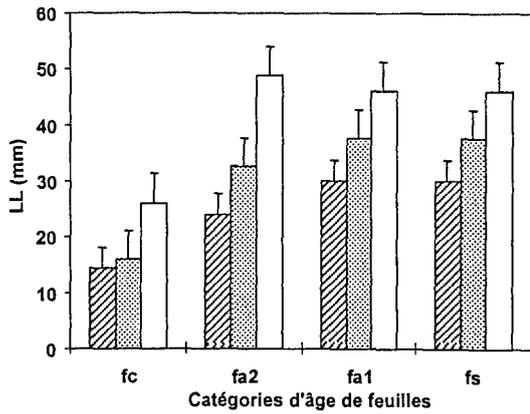
Tableau IV-4. Probabilité de défoliation de la talle et de chaque feuille durant la durée de vie moyenne des feuilles (PD_{tLLS} et PDF_{LLS} , respectivement) et proportion des feuilles défoliées simultanément sur une talle (PDF_{LLS}/PD_{tLLS})

Espèces	PD_{tLLS}			PDF_{LLS}			PDF_{LLS}/PD_{tLLS}		
	FH	MH	HH	FH	MH	HH	FH	MH	HH
Hiver									
Lolium multiflorum	0.70	(0.15)	(0.11)	0.42	(0.17)	(0.08)	0.57	*	*
Début du printemps									
Lolium multiflorum	1.06	0.81	0.43	0.58	0.43	0.25	0.55	0.50	0.75
Paspalum dilatatum	0.95	1.29	0.44	0.44	0.60	0.26	0.44	0.46	0.75
Fin du printemps									
Paspalum dilatatum	0.96	0.71	0.44	0.59	0.48	0.26	0.60	0.71	0.75
Cynodon dactylon	1.12	0.67	0.43	0.43	0.18	0.14	0.36	0.29	0.25

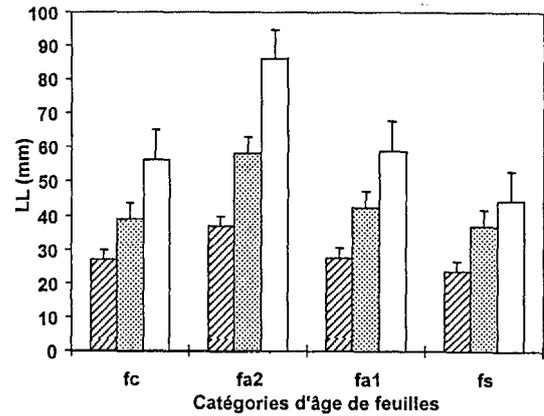
FH, MH et HH signifient respectivement faible, moyenne et haute hauteur d'herbe.

Les résultats obtenus sur la fréquence de défoliation des différentes catégories de feuilles (Tableau IV-3) coïncident relativement bien avec ceux qui ont déjà été rapportés dans la littérature pour le ray-grass anglais (Hodgson, 1966 ; Grant *et al.*, 1983 ; Barthram et Grant, 1984), pour la fétuque élevée (Mazzanti et Lemaire, 1994) et pour des associations ray-grass

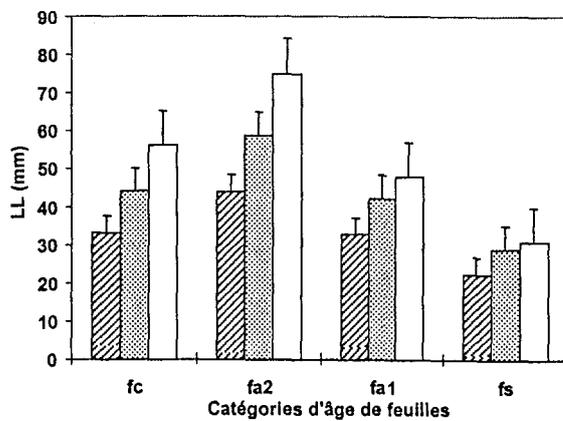
a) *Lolium multiflorum* / Hiver



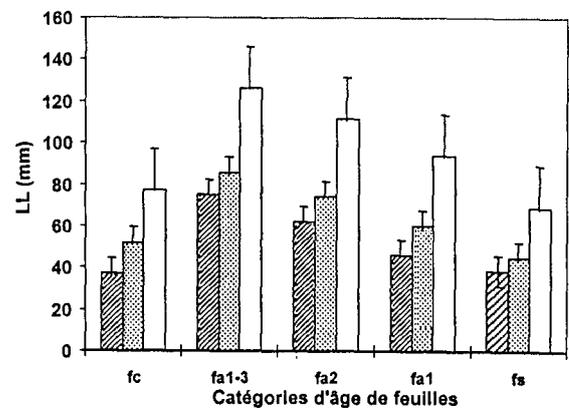
b) *Lolium multiflorum* / Début du printemps



c) *Paspalum dilatatum* / Début du printemps



c) *Paspalum dilatatum* / Fin du printemps



e) *Cynodon dactylon* / Fin du printemps

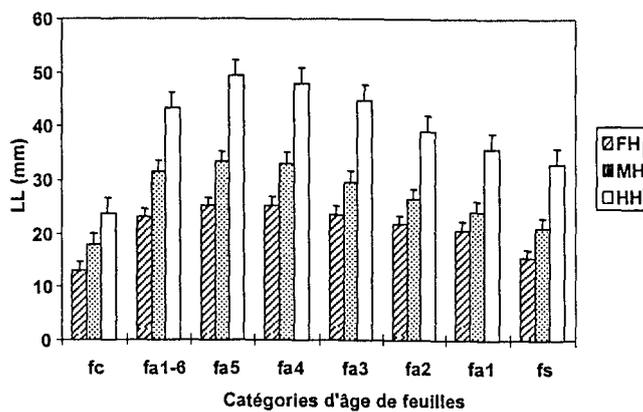
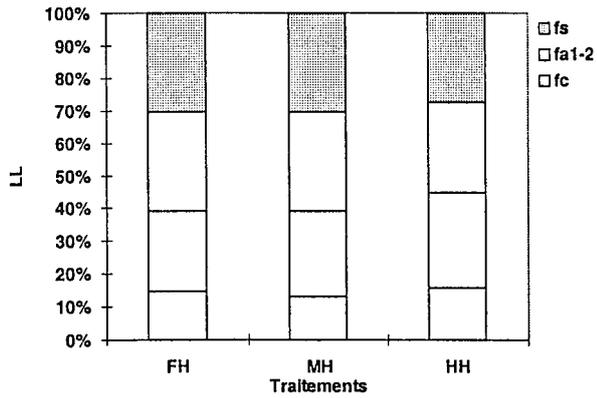
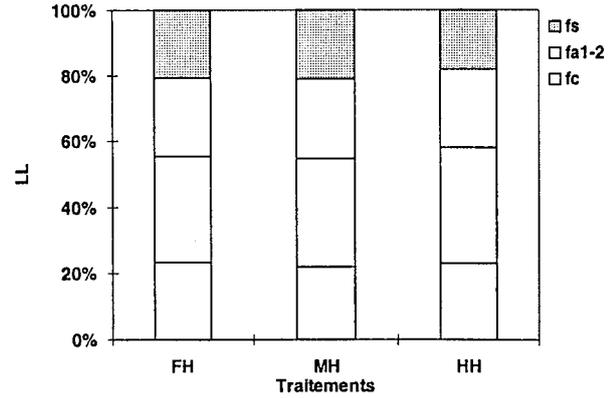


Figure IV-7. Effet des traitements de hauteur d'herbe sur la taille des feuilles (LL). (fa = feuilles adultes ; fc = feuille en croissance ; fs = feuille sénescente – les barres indiquent l'erreur standard de la moyenne).

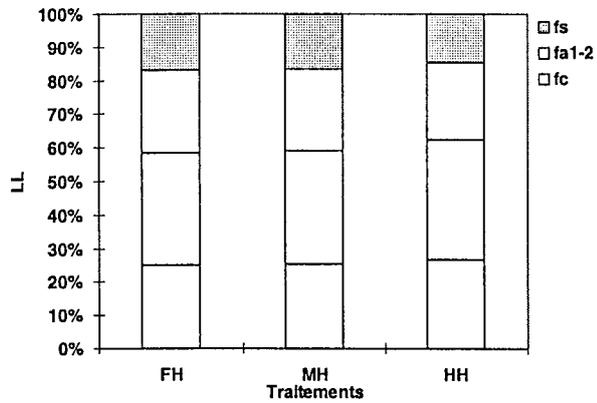
a) *Lolium multiflorum* / Hiver



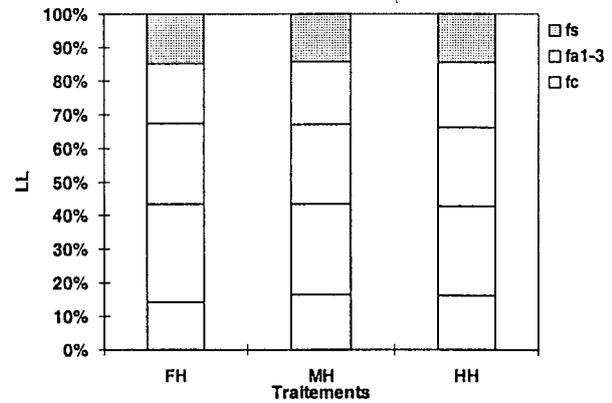
b) *Lolium multiflorum* / Début du printemps



c) *Paspalum dilatatum* / Début du printemps



d) *Paspalum dilatatum* / Fin du printemps



e) *Cynodon dactylon* / Fin du printemps

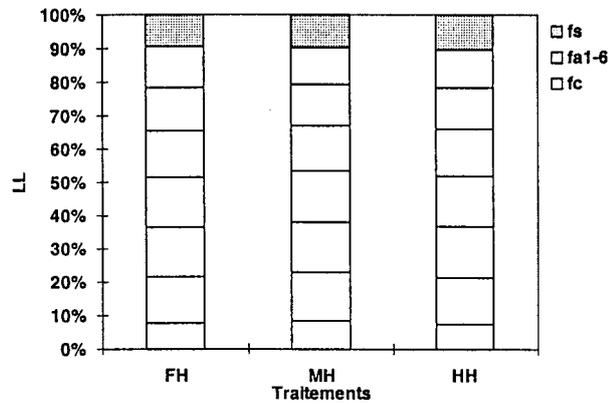
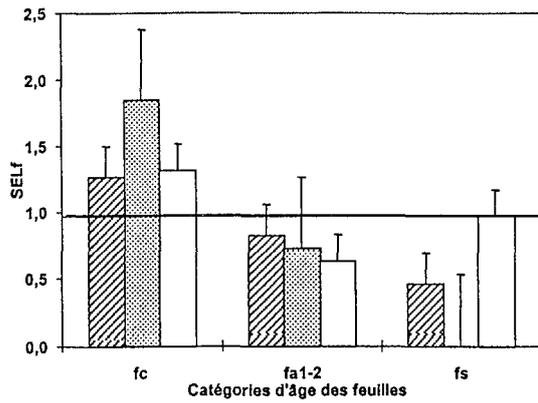


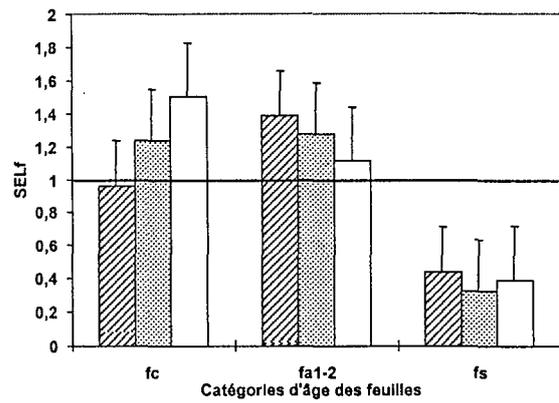
Figure IV-8. Contribution de chaque catégorie d'âge des feuilles à la longueur totale de feuille présente sur une talle.

(fa = feuilles adultes ; fc = feuille en croissance ; fs = feuille sénescente)

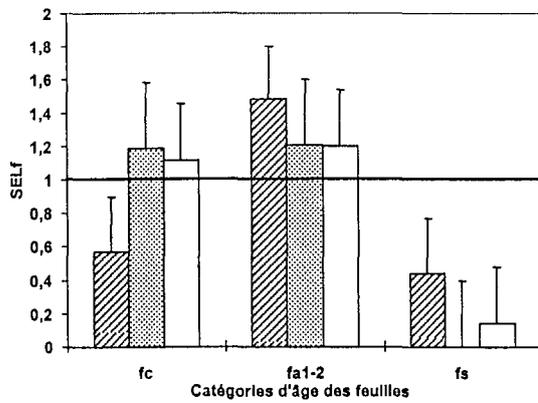
a) *Lolium multiflorum* / Hiver



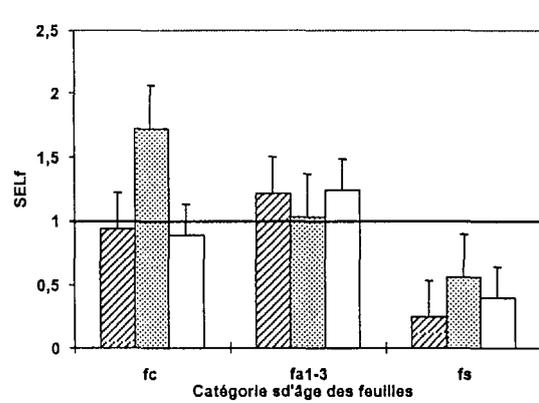
b) *Lolium multiflorum* / Début du printemps



c) *Paspalum dilatatum* / Début du printemps



d) *Paspalum dilatatum* / Fin du printemps



e) *Cynodon dactylon* / Fin du printemps

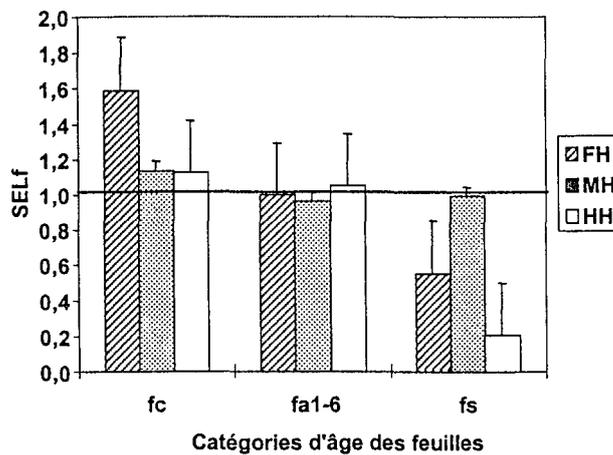


Figure IV-9. Effet de la hauteur d'herbe sur la sélectivité des différentes catégories d'âge des feuilles (SELf : voir texte). (FH, MH et HH indiquent les différents traitements de hauteur d'herbe : faible, moyen et hautes barres indiquent l'erreur standard de la moyenne).

anglais et trèfle blanc (Parsons *et al.*, 1991a ; Carrère, 1994). Pour ces espèces, les fréquences de défoliations sont en règle générale plus élevées pour les plus jeunes des feuilles adultes. Cependant, nos données semblent indiquer une différence beaucoup plus nette entre les feuilles adultes et les feuilles en croissance, comme si dans nos conditions ces dernières semblaient « échapper » à la défoliation. Il faut cependant noter que les fréquences de défoliation que nous avons enregistrées dans notre expérimentation sont relativement faibles. Pour le traitement HH elles sont comprises entre 0.1 et 1.3 % ce qui correspond à des intervalles de défoliation de 1000 à 77 jours. Bien entendu, compte tenu des problèmes de précision pour les faibles valeurs de probabilité de défoliation, on peut douter de la valeur de 1000 jours. Pour le traitement FH ces valeurs sont comprises entre 0.2 et 3.6% ce qui correspond à des intervalles de défoliation compris entre 500 et 28 jours. A titre de comparaison, Mazzanti et Lemaire (1994) ont observé des intervalles de défoliation de 50 à 13 jours sur fétuque élevée selon les niveaux de chargement, et Carrère (1994) a signalé une gamme de variations de 20 à 15 jours pour le ray-grass anglais et le trèfle blanc avec des chargements assez élevés. La gamme de chargements qui a été utilisée dans nos conditions, de 50 à 700 kg de poids vif par hectare, était relativement faible par rapport à celle qui était utilisée dans les études référencées ci-dessus.

De nombreux auteurs ont expliqué les différences de fréquence de défoliation entre les différentes catégories de feuilles par les différences de contribution de ces différentes feuilles à la masse de tissus foliaires offerte aux animaux. La Figure IV-7 présente la contribution de chaque catégorie de feuilles en terme de longueur. En règle générale, la classe des plus jeunes feuilles adultes possède la longueur moyenne la plus élevée. En effet, les feuilles adultes des classes d'âge plus anciennes, peuvent avoir subi en moyenne un nombre de défoliations plus élevé, ce qui contribue à réduire la moyenne de leur longueur. Les feuilles en croissance, bien qu'ayant subi en moyenne un nombre plus faible de défoliation, ont une longueur moyenne plus faible du fait qu'elles n'ont pas terminé leur croissance. On retrouve bien sur cette figure que les différences de hauteur d'herbe induites par les traitements FH, MH et HH se traduisent par des différences en terme de longueur des feuilles pour les différentes catégories. La Figure IV-8 permet de représenter la contribution relative de chacune des catégories de feuilles à la longueur totale de feuilles présentes sur les talles pour les différentes espèces, et les trois traitements de hauteur d'herbe. Il ressort de ce calcul que la totalité des feuilles adultes représente environ 65% de l'offre foliaire par talle, les feuilles en croissance et les feuilles sénescents en représentant respectivement 15 et 20% en moyenne.

Ainsi il est possible de calculer un indice de préférence ($SELf_i$) pour chaque catégorie de feuille « i » :

$$SELf_i = (PDF_i/PDF_{total})/(LL_i/LL_{total}) \quad (IV-9)$$

Lorsque cet indice est égal à 1 cela signifie que les différences de probabilité de défoliation entre catégories de feuilles sont strictement égales aux différences de contribution de ces catégories à la longueur totale de feuilles par talle et qu'en conséquence il n'y a pas de sélectivité de l'animal entre les différentes feuilles d'une même talle. Si la valeur de $SELf_i$ est plus faible que 1 cela indique que cette catégorie de feuilles a tendance à être refusée par l'animal, et pour des valeurs de l'indice plus grandes que 1 il y a au contraire une « préférence ». La Figure IV-9 montre qu'en règle générale les feuilles en croissance et les feuilles adultes sont défoliées « préférentiellement » aux feuilles en sénescence. Hormis pour *Lolium multiflorum* en hiver, on ne met pas en évidence de différence de sélectivité nette entre les feuilles en croissance et les feuilles adultes. Il semble donc que la sélectivité des animaux s'exerce surtout entre les feuilles sénescents et les autres. Cette différence essentielle peut être interprétée comme un effet direct de la position de l'extrémité de chaque catégorie de

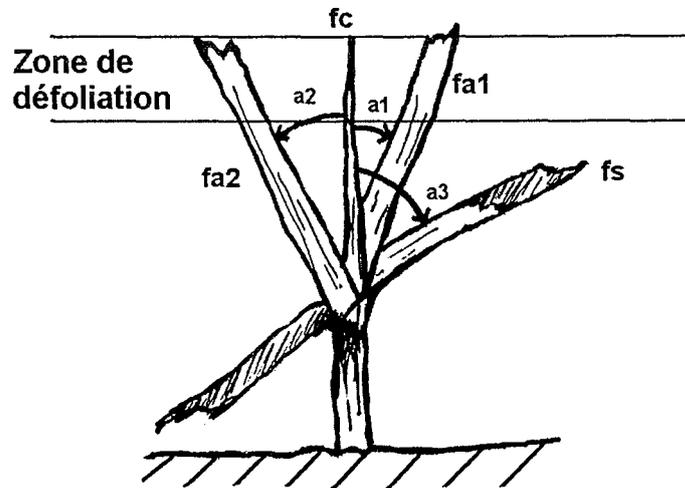
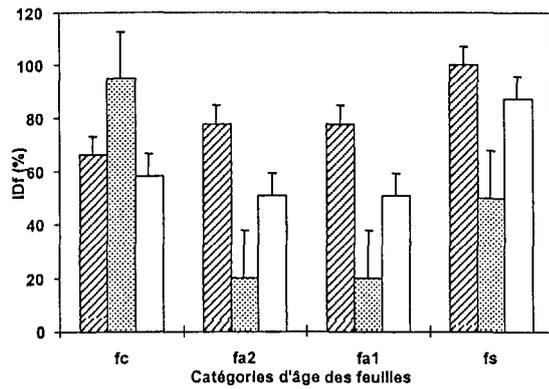


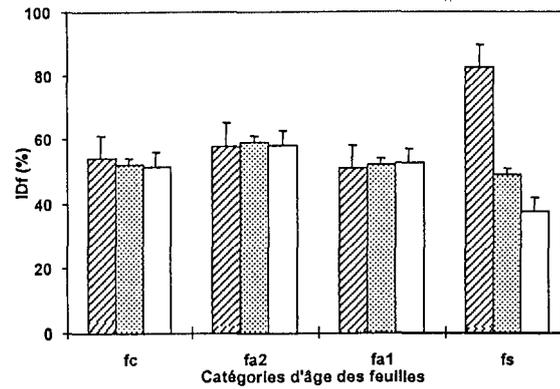
Schéma IV-1. Représentation schématique de la position des différentes catégories d'âge des feuilles dans le couvert végétal :

fa1 – fa2 : feuilles adultes
fc : feuille en croissance
fs : feuille sénescence

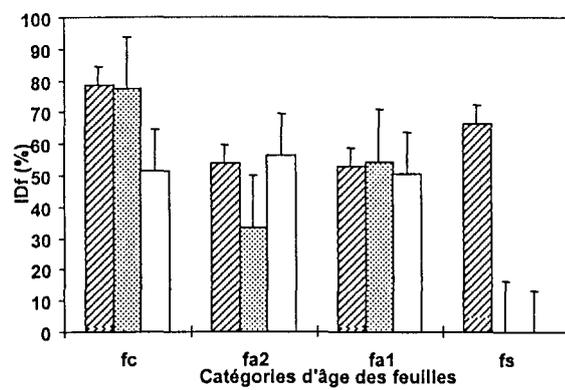
a) *Lolium multiflorum* / Hiver



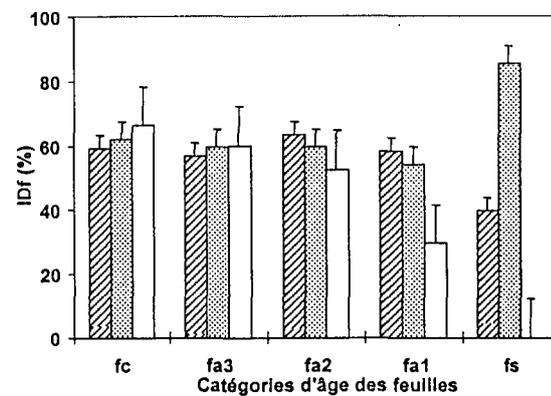
b) *Lolium multiflorum* / Début du printemps



c) *Paspalum dilatatum* / Début du printemps



d) *Paspalum dilatatum* / Fin du printemps



e) *Cynodon dactylon* / Fin du printemps

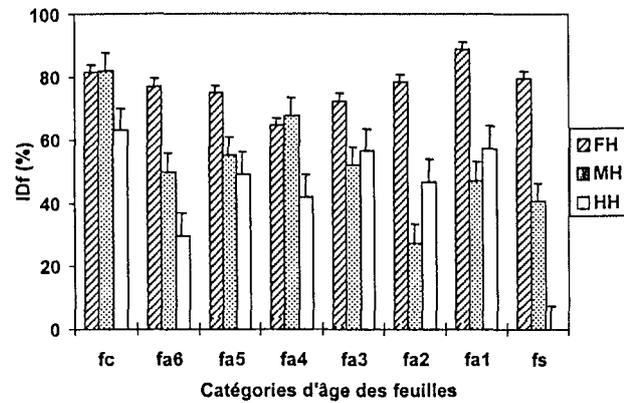
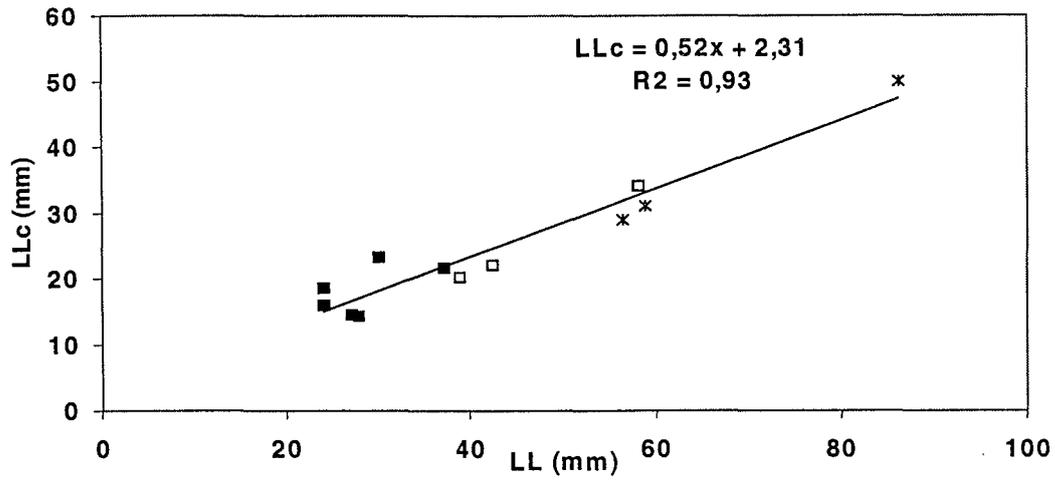
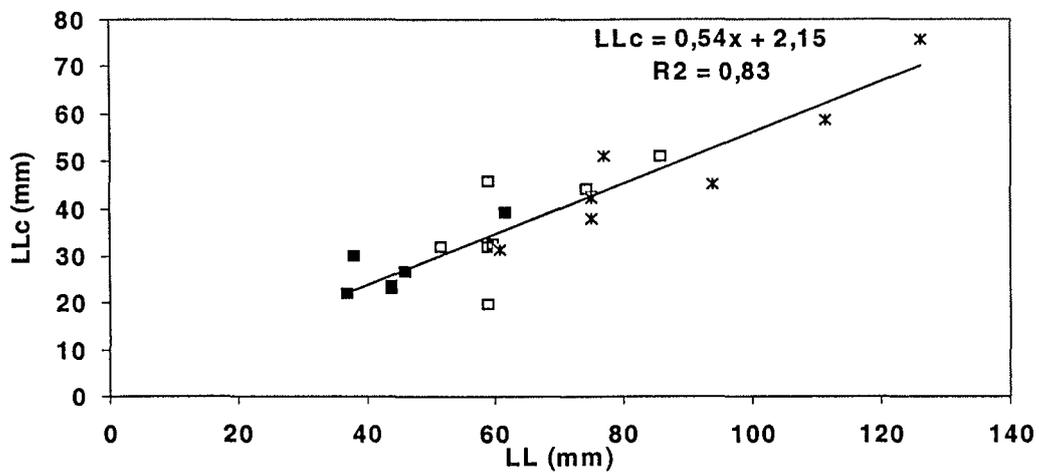


Figure IV-10. Effet des traitements de hauteur d'herbe sur la proportion de la longueur de limbe de chaque catégorie d'âge de feuilles consommée à chaque défoliation (Idf). (fa = feuilles adultes ; fc = feuille en croissance ; fs = feuille sénescente – les barres indiquent l'erreur standard de la moyenne).

a) *Lolium multiflorum*



b) *Paspalum dilatatum*



c) *Cynodon dactylon*

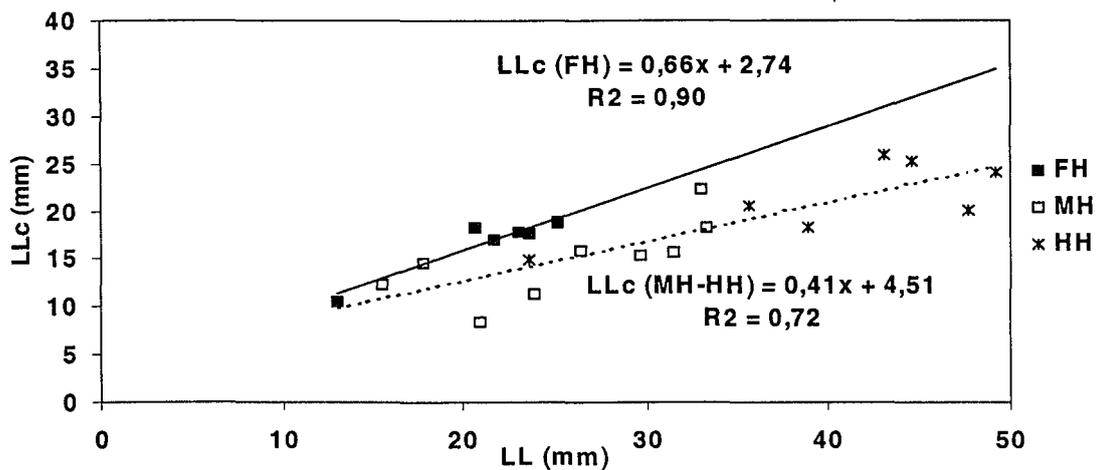


Figure IV-11. Relation entre la longueur de limbe consommée à chaque défoliation (LLc) et la longueur de la feuille avant défoliation. (FH, MH et HH indiquent les différents traitements de hauteur d'herbe : faible, moyen et haut)

feuilles dans les différentes strates du couvert végétal, les feuilles défoliées de manière préférentielle étant celles qui se trouvent au sommet du couvert végétal (Schéma IV-1). En effet pour une même longueur de feuilles offerte, les feuilles les plus âgées, donc les feuilles qui sont en sénescence, ont des angles d'insertion sur la talle de plus en plus horizontaux, ce qui réduit d'autant leur accessibilité aux strates les plus hautes du couvert végétal, par rapport aux feuilles adultes plus jeunes qui ont un port nettement plus vertical (Davies, 1977 ; Grant et King, 1984 ; Mazzanti et Lemaire, 1994). Il est intéressant de noter que les feuilles en croissance ont un indice de sélectivité à peu près équivalent à celui des feuilles adultes, elles sont cependant moins fréquemment défoliées que les feuilles adultes (Figure IV-4) du fait de leur plus petite taille et de leur moindre contribution à la longueur totale de feuille offerte. Il s'ensuit donc que cette catégorie de feuilles ne commence à être défoliée que lorsque leur croissance leur permet de rejoindre la strate du couvert végétal la plus haute et qu'elles atteignent des longueurs sensiblement égales aux feuilles adultes. Cette interprétation de la défoliation en terme de strate est tout à fait cohérente avec les études de Wade (1991) sur la dynamique de défoliation par strates successives du ray-grass anglais. Le port plus prostré de *Cynodon dactylon* qui lui est conféré par sa morphologie et son architecture de type « stolonifère » ne permet pas de distinguer clairement entre les différentes classes d'âge de feuilles adultes.

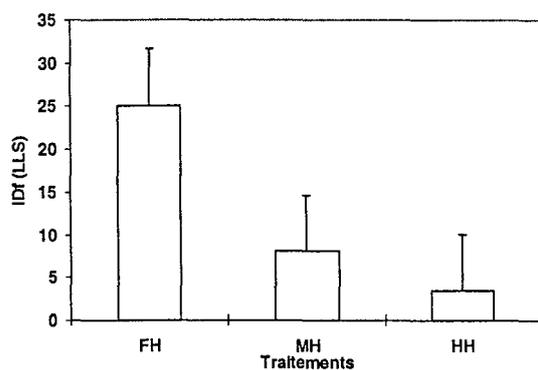
Ces résultats montrent l'importance de la structure du couvert végétal (Jackson, 1975) et en particulier de la taille finale des feuilles, de leur angle d'insertion et de leur position dans le couvert végétal (Hodgson, 1986) pour comprendre les éventuelles différences dans les fréquences de défoliation de différentes espèces au sein d'un peuplement multispécifique.

IV-13-4 Intensité de défoliation

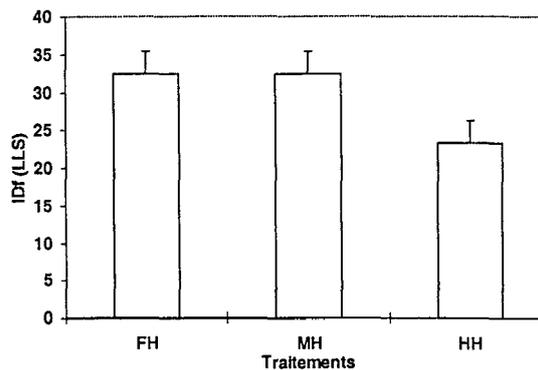
L'intensité de défoliation a été calculée pour chaque événement de défoliation « i » (IDf_i) comme le rapport entre la longueur de limbe consommée (LLc) et la longueur de limbe de chaque feuille avant défoliation (LL). La Figure IV-10 représente les valeurs de IDf_i pour les différentes catégories de feuilles. L'analyse des données montre que l'effet du traitement de hauteur d'herbe est peu important sur *Lolium multiflorum* et *Paspalum dilatatum* si l'on excepte les données obtenues sur les feuilles sénescentes qui portent sur un nombre trop restreint d'événements de défoliation pour être représentatives. Ceci est également le cas pour les traitements HH et MH de *Lolium multiflorum* en hiver pour lesquels les probabilités de défoliation des feuilles étaient extrêmement réduites (Tableau IV-3) et ne permettaient pas d'estimation fiable de IDf_i . Ainsi, lorsque l'échantillonnage a permis une évaluation correcte de l'intensité de défoliation des feuilles, il n'apparaît plus d'effet significatif de la hauteur d'herbe sur cette variable pour ces deux espèces. Par contre, pour *Cynodon dactylon*, il semble bien que le traitement à faible hauteur d'herbe (FH) ait conduit à une intensité de défoliation plus importante.

La Figure IV-11, permet de représenter la relation qui existe entre la longueur de feuille qui est consommée par l'animal à chaque défoliation (LLc) et la longueur de la feuille avant défoliation (LL). Nous avons exclu de cette relation les données correspondant à des fréquences de défoliation trop faibles pour lesquelles des problèmes d'échantillonnage étaient évidents : traitements HH et MH pour *Lolium multiflorum* en hiver, et l'ensemble des feuilles sénescentes pour tous les autres traitements et espèces. On peut observer que pour les deux espèces à port « érigé » *Lolium multiflorum*, et *Paspalum dilatatum*, nous retrouvons une relation de proportionnalité unique entre LLc et LL dont la pente nous renseigne sur l'intensité moyenne de défoliation de ces deux espèces qui est d'environ 55% et donc assez voisine de celle qui a été trouvée par Mazzanti et Lemaire (1994) sur fétuque élevée et Carrère (1994) sur ray-grass anglais. Cette relation est assez similaire à celle qui a été

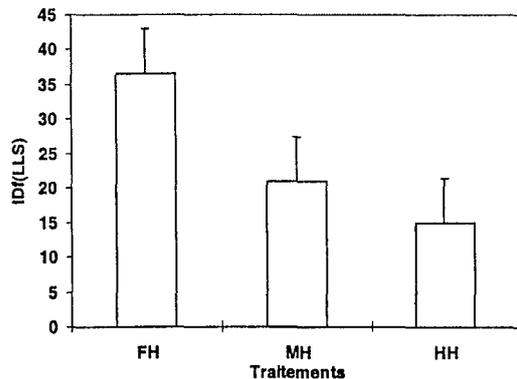
a) *Lolium multiflorum* / Hiver



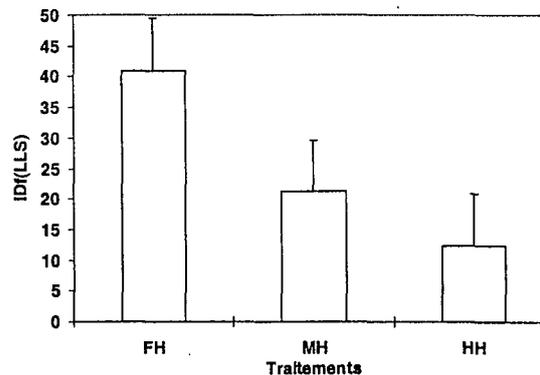
b) *Lolium multiflorum* / Début du printemps



c) *Paspalum dilatatum* / Début du printemps



d) *Paspalum dilatatum* / Fin du printemps



e) *Cynodon dactylon* / Fin du printemps

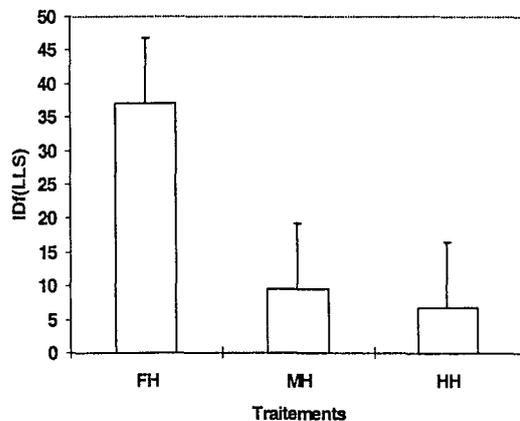


Figure IV-12. Effet des traitements de hauteur d'herbe sur la proportion de la longueur totale d'une feuille qui est consommée pendant la durée de sa vie (ID_{fLLS}). (FH, MH et HH indiquent les différents traitements de hauteur d'herbe : faible, moyen et haut-les barres indiquent l'erreur standard de la moyenne).

proposée par Wade (1991) pour le ray-grass anglais. La pente de 0.35 trouvée par cet auteur est inférieure à celle que nous avons obtenue, mais elle correspondait à une intensité de défoliation calculée par rapport à la longueur totale de la talle étirée, ce qui inclut la longueur de la gaine. On peut donc conclure que sur les espèces à port érigé, la longueur de feuille qui est consommée en moyenne à chaque défoliation est proportionnelle à la longueur de la feuille avant défoliation et que environ 50% de la longueur de la feuille est consommée à chaque défoliation par l'animal. Pour *Cynodon dactylon*, espèce stolonifère, l'intensité de défoliation est très dépendante de la hauteur d'herbe : environ 70% de la longueur des feuilles sont consommés lorsque le couvert est maintenu à faible hauteur d'herbe par un fort chargement, tandis que 40% seulement de la longueur des feuilles sont consommés dans des couverts à plus forte hauteur d'herbe (Figure IV-10f). Cette variation pourrait provenir d'une modification du port de la plante en fonction du traitement de hauteur d'herbe. En effet, dans un couvert maintenu à faible hauteur les stolons qui portent les feuilles ont tendance à se maintenir en position horizontale, tandis qu'ils prennent une position verticale lorsque la hauteur d'herbe augmente. L'absence d'analyse fine de l'architecture des plantes ne nous permet pas de confirmer cette hypothèse.

IV-13-5 Effets des modalités de défoliation sur le rapport entre les flux de consommation de tissus foliaires et les flux de sénescence à l'échelle de la talle

Le rapport entre les deux flux de consommation (LCRt) et de sénescence (LSRt) à l'échelle d'une talle individuelle est directement dépendant de la fréquence et de l'intensité de défoliation qui sont appliquées au niveau des différentes feuilles individuelles. En effet la destinée finale de toute unité de longueur de feuille produite est d'être soit consommée par l'animal, soit de retourner au sol sous forme de litière. Conformément au schéma de la Figure IV-1, la proportion de la longueur d'une feuille (ID_{fLLS}) qui est consommée durant la période séparant son apparition de sa sénescence complète dépend du nombre de défoliation qu'elle subit (PD_{fLLS}) et de l'intensité moyenne de chaque défoliation « i » (ID_{fi}) :

$$ID_{fLLS} = (PD_{fLLS}) \cdot (ID_{fi}) \quad (IV-10)$$

Ces deux grandeurs ont été calculées précédemment. La Figure IV-12 présente les valeurs de ID_{fLLS} pour les différentes espèces et les trois traitements de hauteur d'herbe. Nous pouvons voir que pour les traitement maintenus à faible hauteur d'herbe (FH) il y avait environ de 25 à 35 % de la longueur des feuilles qui étaient prélevés par les animaux. Ceci impliquait donc une perte par sénescence de 75 à 65% de la longueur totale de la feuille. Pour les traitements maintenus à une hauteur d'herbe élevée du fait d'un plus faible chargement, le taux de consommation des feuilles n'était que de 5 à 20% au maximum, ce qui implique une perte par sénescence de 80 à 95% de la longueur des feuilles formées. Hormis dans le cas de *Paspalum dilatatum* en début de printemps, le traitement MH se situe en position intermédiaire.

Ce calcul de ID_{fLLS} représente en réalité la proportion des tissus foliaires qui est consommée en moyenne sur une talle. Pour *Lolium multiflorum* et *Paspalum dilatatum*, les différences de hauteur d'herbe n'ayant eu que très peu d'effets sur les intensités de défoliation des feuilles individuelles, le taux de défoliation des talles suit assez exactement la probabilité de défoliation. Pour *Cynodon dactylon*, l'effet du traitement de hauteur d'herbe est beaucoup plus marqué puisqu'il y a une chute de 35 à moins de 10% de la proportion de tissus foliaires qui sont ingérés. Ceci est dû au fait que l'intensité de défoliation des feuilles individuelles est moins élevée lorsque la hauteur du couvert végétale est plus élevée. La comparaison de *Cynodon dactylon* avec *Paspalum dilatatum* en fin de printemps, montre que cette première espèce supporte beaucoup moins bien les faibles chargements conduisant à des hauteurs d'herbe élevées. En effet les traitements MH et HH ne permettent aux animaux de récolter

Tableau IV-5. Effet de la hauteur d'herbe sur l'allongement (LERt), la sénescence (LSRt), la consommation (LCRt) journalière de tissus foliaires par talle (mm.talle⁻¹.jour⁻¹) et sur le bilan entres les trois flux (ΔLL).

Espèces		LERt	LSRt	LCRt	ΔLL
HIVER					
Lolium multiflorum	FH	1.03 B	1.08 B	0.31 A	-0.36 A
	MH	1.34 B	1.31 B	0.08 B	-0.05 A
	HH	1.95 B	2.01 A	0.08 B	-0.14 A
moyennes		1.44	1.47	0.16	-0.18
s.e.±		0.19	0.19	0.06	0.19
DEBUT DU PRINTEMPS					
Lolium multiflorum	FH	4.69 C	3.75 B	1.20 A	-0.26 A
	MH	6.09 B	5.20 A	1.15 A	-0.06 A
	HH	8.87 A	9.28 A	1.09 A	-1.50 A
moyennes		6.55	6.08	1.15	-0.61
s.e.±		0.78	1.07	0.13	0.38
Paspalum dilatatum	FH	5.00 B	1.54 B	1.81 A	1.79 B
	MH	6.50 A	1.62 B	1.01 A	3.87 A
	HH	6.87 A	2.43 A	1.24 A	3.20 A
moyennes		6.12	1.86	1.35	2.95
s.e.±		0.38	0.28	0.40	0.55
FIN DU PRINTEMPS					
Paspalum dilatatum	FH	10.19 B	1.25 B	3.98 A	4.96 B
	MH	10.65 B	1.80 B	3.35 A	5.50 B
	HH	14.61 A	3.37 A	2.24 B	9.00 A
moyennes		11.82	2.14	3.19	6.49
s.e.±		0.92	0.46	0.36	0.83
Cynodon dactylon	FH	6.19 B	2.22 B	2.52 A	1.45 C
	MH	7.60 B	2.15 B	0.89 B	4.56 B
	HH	14.14 A	2.93 A	0.78 B	9.43 A
moyennes		9.31	2.43	1.40	5.15
s.e.±		1.60	0.42	0.47	1.76

FH, MH et HH signifient respectivement faible, moyenne et haute hauteur d'herbe.
s.e. = écart type de la moyenne.

que seulement 8 et 6% des longueurs de feuilles qui sont produites, alors que ces mêmes traitements permettent une efficacité d'utilisation de l'herbe de 20 et 14% respectivement, soit plus du double pour *Paspalum dilatatum*.

Ces valeurs calculées de IDf_{LLS} représentent des estimations théoriques de l'efficacité d'utilisation de l'herbe au pâturage à l'échelle d'une talle individuelle, c'est à dire du rapport entre la quantité de tissus foliaires produite sur une talle et la quantité qui est ingérée par les animaux. Cependant cette estimation n'est que théorique dans la mesure où l'on suppose que la talle est en équilibre démographique et que toutes les feuilles successives produites ont la même taille. Or comme nous l'avons analysé dans le Chapitre III, cet équilibre peut ne pas être atteint sur certaines espèces à certaines périodes. Il est donc nécessaire d'analyser séparément les flux de croissance foliaire (LERt), les flux de sénescence (LSRt) et les flux de consommation (LCRt) et d'en faire le bilan pour chacune des trois périodes d'observation.

IV-13-6 Flux de tissus foliaires et efficacité d'utilisation de l'herbe à l'échelle de la talle

IV-13-61 Les flux et leur bilan à l'échelle de la talle individuelle

A l'échelle d'une talle individuelle baguée, pour chacune des périodes expérimentales considérées il est possible d'établir un bilan moyen des trois flux de tissus foliaires de croissance (LERt), de sénescence (LSRt) et de consommation (LCRt) exprimé en mm/talle/jour :

$$\Delta LLt = LERt - LSRt - LCRt \quad (IV-11)$$

Les valeurs de ces trois flux ainsi que leur résultante nette (ΔLLt) sont présentées dans le Tableau IV-5 pour les différentes périodes, les trois espèces et les trois traitements de hauteur d'herbe. Les valeurs de LERt sont celles qui ont été présentées dans le Chapitre III. Elles ont été mesurées sur les feuilles qui n'ont pas subi de défoliation durant leur période de croissance. Comme cela a été discuté dans ce Chapitre, ceci peut conduire à une légère surestimation de l'élongation moyenne si l'on admet qu'une défoliation de l'extrémité d'une feuille en croissance peut réduire momentanément sa vitesse d'allongement. Cependant, comme le montre la Figure IV-4, la probabilité de défoliation d'une feuille en croissance pendant un intervalle phyllochronique est de 10% au maximum. La surestimation de LERt, si elle existe, reste donc tout à fait négligeable. On retrouve pour chaque période l'effet positif des traitements de hauteur d'herbe sur la croissance foliaire par talle. Ceci peut être mis en parallèle avec l'augmentation de la longueur et, par là, de la surface de feuille par talle ainsi que cela a été montré sur les prairies tempérées (Bircham et Hodgson, 1983 ; Grant *et al.*, 1983 ; Binnie et Chesnut, 1994 ; Mazzanti et Lemaire, 1994).

Les valeurs de flux de sénescence (LSRt) augmentent elles aussi avec la hauteur d'herbe. Elles sont en moyenne presque deux fois plus élevées pour les traitements HH que pour les traitements FH. Ceci est également conforme aux résultats de la littérature (Hodgson et Ollerenshaw, 1969 ; Grant *et al.*, 1983 ; Binnie et Chesnut, 1994). Cette augmentation du flux de sénescence avec la hauteur d'herbe est la conséquence partielle d'une diminution de la consommation.

L'analyse de l'allongement foliaire net par talle (ΔLLt) pour les trois espèces et aux trois périodes de mesure montre que l'équilibre entre les trois flux n'était pratiquement jamais atteint. Pour *Lolium multiflorum*, en période hivernale et pour les trois traitements de hauteur d'herbe, il y a quasi-équilibre entre les flux de croissance et de sénescence. Le flux de

consommation étant très faible, le flux net (ΔLL_t) demeure très légèrement négatif en valeur absolue. Durant la période de début de printemps, on assiste à une augmentation très importante des trois flux, le flux net restant encore légèrement négatif. Pour *Paspalum dilatatum* à cette même période on obtient des flux de croissance globalement équivalents à ceux de *Lolium multiflorum* : 6.12 mm/jour contre 6.33 mm/jour. Les flux de consommation sont également peu différents entre les deux espèces : 1.34 mm/jour contre 1.15 mm/jour respectivement. Cependant les flux de sénescence de *Paspalum dilatatum* sont très inférieurs à ceux de *Lolium multiflorum* : 1.83 mm/jour en moyenne contre 6.00 mm/jour respectivement. Ainsi, alors que l'équilibre des flux est pratiquement établi à cette période pour *Lolium multiflorum*, il y a une accumulation nette très importante de tissus foliaires pour *Paspalum dilatatum* d'environ 3 mm/jour soit près de 50% de la croissance journalière. On retrouve le même phénomène sur les deux espèces C4 lors de la période de fin de printemps durant laquelle on assiste également à une accumulation nette importante de tissus foliaires de l'ordre de 50% environ de la croissance brute.

L'interprétation de cette différence de comportement entre *Lolium multiflorum* en hiver et début de printemps d'une part et *Paspalum dilatatum* et *Cynodon dactylon* en début et fin de printemps d'autre part peut se faire à l'aide des études sur les caractéristiques morphogénétiques de ces espèces réalisées dans le Chapitre III. En effet, comme nous l'avons montré dans ce chapitre, *Lolium multiflorum*, espèce à croissance hivernale, a déjà atteint son nombre maximum de feuilles par talle dès la période hivernale et, dans ce cas, cette espèce était donc en équilibre démographique : la croissance des jeunes feuilles étant accompagnée par la sénescence des plus anciennes. De plus comme cela a été montré dans le Chapitre III, les réponses à la température de la vitesse d'apparition des feuilles (LAR) et de la durée de vie des feuilles (LLS) à la température étant linéaires toutes les deux, il n'y a pas de variation notable du nombre maximum de feuilles vivantes par talle lorsque la température augmente de l'hiver au printemps. Il y a donc sur cette espèce une relative concomitance des flux de tissus foliaires entre croissance et sénescence. Par contre, pour les espèces C4 à repos hivernal marqué le flux de sénescence des feuilles est décalé d'une durée égale à la durée de vie des feuilles de l'espèce. De plus comme les résultats du Chapitre III tendent à le montrer, la réponse de la vitesse d'apparition des feuilles à la température tend à augmenter le nombre de feuilles vivantes par talle sur ces deux espèces. Ainsi, de la période de début de printemps à la période de fin de printemps, le nombre de feuilles vivantes de *Paspalum dilatatum* est passé de 3 à 4. Il est possible que ce nombre ne soit pas encore stabilisé lors de la période de fin de printemps. Enfin, la production de nouvelles talles de ces deux espèces étant continue depuis la fin de l'hiver, il est fort probable que nous ayons inclus dans notre échantillonnage de talles baguées au début de chacune des deux périodes un nombre important de talles plus jeunes qui n'avaient pas encore atteint leur équilibre démographique foliaire.

IV-13-62 L'efficience d'utilisation de l'herbe à l'échelle de la talle

L'efficience d'utilisation par l'animal des tissus foliaires produits au niveau d'une talle individuelle peut être mesurée par la proportion des tissus foliaires produits par la talle qui sont effectivement consommés par l'animal et qui échappent ainsi à la sénescence. Cette efficience d'utilisation peut donc être calculée par le rapport entre le flux de consommation (LCR_t) et le flux de croissance (LER_t).

A partir de l'équation du flux net foliaire (Equation IV-11), il est possible de déterminer les composantes de l'efficience d'utilisation :

$$LCR_t/LER_t = 1 - LSR_t/LER_t - \Delta LL_t/LER_t \quad (IV-12)$$

Lorsque la talle est maintenue en strict équilibre ($\Delta LL_t = 0$), il y a donc une relation directe entre l'efficacité d'utilisation et le taux relatif de sénescence.

Tableau IV-6. Effet de la hauteur d'herbe sur l'efficacité d'utilisation de tissus foliaires observé et estimé par talle (EU_{obs} et EU_{est}), sur le rapport entre la sénescence (LSR_t) et l'allongement (LERT) journalier de tissus foliaires par talle ($\text{mm.talle}^{-1}.\text{jour}^{-1}$), et sur le rapport entre le bilan des trois flux (ΔLL) et LERT.

Espèces		EU _{obs} = (LCR _t /LERT).100	EU _{est} = ID _t	LSR _t / LERT	ΔLL / LERT
HIVER					
Lolium multiflorum	FH	30	25	1.10	-0.40
	MH	7	8	1.00	-0.08
	HH	4	4	1.00	-0.09
moyennes		14	12	1.04	-0.19
DEBUT DU PRINTEMPS					
Lolium multiflorum	FH	29	32	0.80	-0.05
	MH	20	23	0.82	-0.05
	HH	13	14	1.05	-0.17
moyennes		18	23	0.89	-0.19
Paspalum dilatatum	FH	35	37	0.29	0.36
	MH	15	21	0.25	0.60
	HH	18	15	0.36	0.46
moyennes		23	24	0.30	0.47
FIN DU PRINTEMPS					
Paspalum dilatatum	FH	39	41	0.12	0.49
	MH	31	21	0.17	0.52
	HH	15	12	0.23	0.62
moyennes		23	25	0.18	0.54
Cynodon dactylon	FH	43	37	0.36	0.21
	MH	12	10	0.28	0.60
	HH	6	7	0.28	0.67
moyennes		20	18	0.30	0.49

Ce rapport LCR_t/LERT représente l'efficacité d'utilisation réellement observée et calculée à partir des mesures directes de flux observés pour les différentes périodes et les trois traitements de hauteur d'herbe. Une autre estimation de cette efficacité d'utilisation nous est fournie par le calcul de l'indice de consommation foliaire ID_{fLLS}. Le Tableau IV-6 permet de présenter les valeurs de l'efficacité d'utilisation LCR_t/LERT ainsi que celles des deux composantes LSR_t/LERT et ΔLL_t /LERT. De plus les valeurs de l'indice de consommation foliaire ID_{fLLS} présentées dans la Figure IV-11 sont reportées dans ce même Tableau IV-6.

L'examen de ce tableau IV-6 permet de montrer la parfaite cohérence entre l'efficacité d'utilisation observée à l'échelle de la talle et calculée par le rapport des flux de consommation et de croissance, et l'indice de consommation calculé à l'échelle de la feuille individuelle. Ceci permet de généraliser le modèle développé par Mazzanti et Lemaire (1994) sur *Festuca arundinacea* qui est représenté dans le schéma de la Figure IV-1. Ainsi l'indice de consommation foliaire ID_{fLLS} permet d'estimer assez fidèlement la proportion des tissus foliaires produits par une talle qui sont effectivement consommés par les animaux. Parmi les

composantes de IDf_{LLS} définis dans l'Equation IV-10, l'intensité de défoliation est apparue comme une constante proche de 0.55 pour les deux espèces à port dressé *Lolium multiflorum* et *Paspalum dilatatum*. Pour ce type morphologique d'espèce végétale, il semble donc que l'intensité de défoliation, qui représente la composante « verticale » du pâturage soit peu variable et puisse être considérée comme une constante. Dans le cas de *Cynodon dactylon*, comme nous l'avons déjà mentionné, la plus grande plasticité morphologique de cette espèce conduit à une plus grande variation de l'intensité de défoliation, ce qui expliquerait en grande partie l'efficacité d'utilisation très faible de cette espèce pour des couverts maintenus à forte hauteur d'herbe pour lesquels seulement 7% des tissus foliaires produits sont consommés.

Si l'on admet ainsi que l'intensité moyenne de défoliation des feuilles individuelles est assez peu variable, cela revient à dire que, conformément à l'Equation IV-10, l'essentiel des variations de l'efficacité d'utilisation provient du nombre moyen de défoliations qu'une feuille est susceptible de subir durant la durée de sa vie (PDf_{LLS}). Or ce nombre de défoliations subi par une feuille n'est autre que le rapport entre la durée de vie des feuilles (LLS) et l'intervalle de défoliation qui est lui même directement dépendant du chargement animal et qui représente la composante « horizontale » du pâturage.

Il est intéressant de noter ici que ce modèle semble fonctionner indépendamment du fait que les talles aient atteint ou non leur équilibre démographique. Pour les espèces qui n'ont pas encore atteint leur équilibre démographique foliaire, les tissus foliaires non consommés pendant la période de mesure correspondante devraient devenir sénescents par la suite. La valeur faible du rapport $LSRt/LErt$ égale à environ 0.25 observée sur les deux espèces C4 en début et en fin de printemps (Tableau IV-6) ne s'explique pas par un indice de consommation foliaire très important mais par une accumulation nette de tissus foliaires « potentiellement sénescents ».

Ce constat pose donc le problème de la durée des périodes de mesures. En effet, étant donné le décalage existant entre le flux de croissance et le flux de sénescence au sein d'une population de talles soumise à des fluctuations importantes de températures, l'adoption de périodes de mesures trop courtes, ou du moins nettement inférieures à la durée de vie moyenne des feuilles peut contribuer à sous-estimer le flux potentiel de sénescence en situation d'augmentation de la température (cas du printemps pour *Paspalum dilatatum* et *Cynodon dactylon*). L'inverse devrait d'ailleurs être obtenu à l'automne en situation de diminution de température. A cet égard il est important de noter que le flux de consommation ($LCRt$) et l'estimation de l'efficacité d'utilisation qui en est dérivé sont totalement insensibles à cette sous estimation du flux de sénescence du fait que dans la méthodologie utilisée ici $LCRt$ est mesuré totalement indépendamment. Ceci remet donc en grande partie en cause, du moins pour les espèces C4 qui présentent des réponses morphogénétiques très fortes à la température, les analyses simplifiées de flux de tissus foliaires basés sur la seule mesure des flux bruts de croissance et de sénescence de feuilles et qui font l'hypothèse d'un équilibre démographique foliaire pour en déduire indirectement le flux de consommation comme étant égal à la différence entre $LErt$ et $LSRt$ (Hodgson, 1985). Une telle méthode déjà remise en cause par Mazzanti et Lemaire (1994) sur fétuque élevée du fait de la difficulté, voir de l'impossibilité, de contrôler expérimentalement de façon très rigoureuse l'équilibre parfait entre les trois flux de croissance, de sénescence et de consommation, devient totalement inapplicable pour les espèces C4 soumises à des variations saisonnières importantes de températures. Il est donc indispensable dans ces situations de déterminer directement le flux de consommation réel $LCRt$.

Ainsi, le modèle décrit dans la Figure IV-1 montre tout son intérêt. En effet l'efficacité d'utilisation de l'herbe au niveau de la talle peut être estimée indirectement et de façon

réaliste par l'indice de consommation foliaire ID_{fLLS} . L'estimation de cet indice dépend directement de la durée de vie moyenne des feuilles qui est une caractéristique morphogénétique propre à chaque espèce végétale et d'une relation empirique reliant la fréquence de défoliation des talles et des feuilles individuelles au chargement instantané. Cette relation empirique assez bien documentée pour des couverts végétaux monospécifiques (Wade, 1991) permettrait dans ce cas d'estimer directement l'efficacité d'utilisation de l'herbe au pâturage dans ces situations et partant de là, connaissant le flux de croissance d'herbe par unité de surface, d'en déduire le flux de consommation à l'échelle de la surface pâturée. Cependant avant de pouvoir passer des flux à l'échelle de la talle aux flux à l'échelle de la surface pâturée, il est nécessaire pour des couverts plurispécifiques complexes d'analyser le poids éventuel de la sélectivité des animaux entre les différentes espèces qui contribuent à l'offre alimentaire, aspect qui sera analysé dans la partie suivante de ce chapitre.

IV-14 Discussion générale

Les résultats obtenus lors de cette étude mettent en évidence la relation directe qu'il y a entre le chargement animal instantané et le flux de consommation de tissus foliaires par les animaux. C'est cette relation directe qui détermine en retour le flux de tissus foliaires qui échappe à l'animal et retourne au sol par la sénescence. Ainsi, toute augmentation de chargement instantané, qu'elle soit consécutive à une augmentation de la croissance de l'herbe sous l'effet de la température, où qu'elle résulte des ajustements nécessaires pour maintenir expérimentalement les différences de hauteur d'herbe entre traitements conduit à une augmentation de l'efficacité d'utilisation par l'animal des tissus foliaires produits au niveau de la talle individuelle.

Tableau IV-7. Effet de la fertilisation azotée sur l'allongement (LERt), la sénescence (LSRt) et la consommation (LCRt) journalière de tissus foliaires par talle ($\text{mm.talle}^{-1}.\text{jour}^{-1}$), et sur le bilan des flux (ΔLL) pour trois graminées dans une prairie naturelle de la Pampa Deprimada argentina (d'après Rodriguez Palma, 1998).

Espèces	LERt				LSRt				LCRt				ΔLL		
	N0	N50	N100	s.e.±	N0	N50	N100	s.e.±	N0	N50	N100	s.e.±	N0	N50	N100
HIVER															
<i>Lolium multiflorum</i>	3.21	3.49	3.87	0.21	2.32	1.92	2.05	0.11	1.10	1.58	1.98	0.25	-0.22	0.00	0.13
<i>Stipa neesiana</i>	2.20	2.38	2.50	0.05	1.32	0.98	1.10	0.10	0.62	1.53	1.76	0.35	0.26	-0.11	-0.37
DEBUT DU PRINTEMPS															
<i>Lolium multiflorum</i>	3.68	4.12	4.47	0.26	1.86	1.35	1.85	0.17	0.77	1.02	1.85	0.33	1.05	1.73	0.80
<i>Stipa neesiana</i>	4.20	4.11	4.28	0.14	1.50	0.76	1.25	0.21	0.70	1.53	2.06	0.39	2.00	1.81	0.99
<i>Hordeum stenostachys</i>	3.76	3.10	4.58	0.31	2.07	1.55	1.71	0.15	0.86	0.97	1.58	0.22	0.86	0.58	1.31

Les périodes nommées « Hiver » et « Début du printemps » correspondent aux dates suivantes : du 12/8 au 12/9/96 et du 16/9 au 3/10/86, respectivement.

N0, N50 et N100 indiquent les traitements de fertilisation azotée correspondant à 0, 50 et 100 kg N.ha⁻¹ appliqués 50% en Avril et 50% en Juillet (hiver). Une fertilisation P (60 kg.ha⁻¹) a été faite au mois d'Avril.

L'indice foliaire des traitements était en moyenne 1.1 ± 0.06 et la hauteur de l'herbe a été maintenue à 4.9 ± 0.1 cm sur tous les traitements.

Ce mécanisme général se retrouve également lorsque la croissance de l'herbe est augmentée par un apport d'azote et que l'on maintient la hauteur d'herbe constante en augmentant le chargement comme cela a été montré pour des peuplements de fétuque élevée par Mazzanti et Lemaire (1994). Une expérimentation complémentaire à celle que nous venons de décrire, conduite sur une communauté végétale analogue par Rodriguez Palma (1998) a permis de confirmer ces conclusions. Dans cette expérimentation, des apports de 50 et de 100 kgN/ha ont été réalisés avant l'hiver en comparaison avec des traitements non fertilisés. Les différents

traitements ainsi obtenus avaient été maintenus à des indices foliaires et des hauteurs d'herbes équivalents pendant toute la période de d'hiver et de printemps grâce à des différences de chargements. Ces différences de chargements sont reportées dans le Tableau IV-7. Elles reflètent en réalité l'importance de la fertilisation azotée sur les capacités de croissance de la prairie. Les résultats des flux de tissus foliaires observés par Rodriguez Palma au niveau des talles individuelles dans cette expérimentation sont reportés dans le Tableau IV-8. L'effet de la nutrition azotée sur le flux de croissance par talle est significatif mais il reste relativement peu prononcé du moins quand on le compare aux augmentations de chargement qu'il a fallu maintenir entre le traitement non fertilisé et les traitements ayant reçu 50 ou 100 kgN/ha. Ce résultat est tout à fait conforme à celui publié par Mazzanti et *al.* (1994) qui montrait que, en pâturage continu, l'effet de l'azote sur l'allongement foliaire par talle était relativement réduit, mais que la croissance d'herbe du couvert végétal était surtout stimulée par une augmentation importante de la densité de talles. C'est cette augmentation globale de la croissance de l'herbe à l'échelle du couvert végétal qui détermine l'augmentation du chargement animal entre les trois traitements. Ceci se traduit par une augmentation du flux de consommation des tissus foliaires au niveau de la talle individuelle (Tableau IV-8) pour toutes les espèces qui ont été étudiées.

Table IV-8. Chargement animal moyen entre traitements de fertilisation azotée d'une prairie naturelle de la Pampa Deprimada argentina (d'après Rodriguez Palma, 1998).

Périodes	N0	N50	N100
Hiver	200±75	370±70	540±115
Début du printemps	270±25	420±36	900±87

Les périodes expérimentales « Hiver » et « Début du printemps » correspondent aux dates suivantes : du 12/8 au 12/9/96 et du 16/9 au 3/10/86, respectivement.

N0, N50 et N100 indiquent les traitements de fertilisation azotée correspondant à 0, 50 et 100 kg N.ha⁻¹ appliqués 50% en Avril et 50% en Juillet (hiver). Une fertilisation P (60 kg.ha⁻¹) a été faite au mois d'Avril.

L'indice Foliaire des traitements était en moyenne 1.1 0±0.06 et la hauteur de l'herbe a été maintenue à 4.9±0.1 cm sur tous les traitements.

Tableau IV-9. Effet de la hauteur d'herbe sur l'efficacité d'utilisation de tissus foliaires (EU), sur le rapport entre la sénescence (LSRt) et l'allongement (LERT) journalier par talle (mm.talle⁻¹.jour⁻¹), et sur le rapport entre le bilan des flux (Δ LL) et LERT pour trois graminées dans un prairie naturelle de la Pampa Deprimada argentina (d'après Rodriguez Palma, 1998).

Espèces	EU= (LCRt/LERT).100			LSRt / LERT			Δ LL / LERT		
	N0	N50	N100	N0	N50	N100	N0	N50	N100
HIVER									
Lolium multiflorum	34	45	51	0.72	0.55	0.55	-0.07	0.00	-0.03
Stipa neesiana	28	64	71	0.60	0.41	0.41	0.12	-0.05	-0.15
DEBUT DU PRINTEMPS									
Lolium multiflorum									
Stipa neesiana	21	25	41	0.51	0.33	0.33	0.28	0.42	0.18
Hordeum stenostachys	17	37	48	0.36	0.19	0.19	0.48	0.44	0.23
	23	31	34	0.55	0.50	0.50	0.23	0.19	0.29

Les périodes expérimentales « Hiver » et « Début du printemps » correspondent aux dates suivantes : du 12/8 au 12/9/96 et du 16/9 au 3/10/86, respectivement.

N0, N50 et N100 indiquent les traitements de fertilisation azotée correspondant à 0, 50 et 100 kg N.ha⁻¹ appliqués 50% en Avril et 50% en Juillet (hiver). Une fertilisation P (60 kg.ha⁻¹) a été faite au mois d'Avril.

L'indice Foliaire des traitements était en moyenne 1.1 0±0.06 et la hauteur de l'herbe a été maintenue à 4.9±0.1 cm sur tous les traitements.

Le Tableau IV-9 montre que le flux de consommation de tissus foliaires par talle (LCRt) augmente plus rapidement que le flux de croissance (LERT) lorsque l'on apporte de l'azote.

Ceci se traduit donc par une augmentation très significative de l'efficacité d'utilisation de l'herbe qui est estimée par le rapport entre le flux de consommation et le flux de croissance ($LCRt/LERt$). De manière complémentaire on constate une diminution de la proportion de la longueur de feuille produite qui échappe à la consommation et qui retourne au sol par sénescence ($LSRt/LERt$). On peut voir sur ce même Tableau IV-9, que l'équilibre entre les trois flux était pratiquement maintenu pendant la période d'hiver pour les deux espèces considérées, alors qu'il y avait une accumulation d'herbe positive lors de la période de début de printemps, ce qui signifie que les ajustements du chargement à cette période n'ont pas été suffisamment élevés pour faire consommer toute l'herbe qui pouvait l'être. Si l'équilibre des flux ($\cong LL$) avait été atteint à cette période grâce à un chargement plus élevé, une efficacité d'utilisation de l'herbe plus importante aurait été obtenue.

Les résultats de l'expérimentation de Rodriguez Palma (1998) doivent nous permettre d'une part de généraliser à d'autres espèces, les résultats de Mazzanti et Lemaire (1994) obtenus sur fétuque élevée, et d'autre part d'extrapoler nos propres résultats en incluant une source de variation de la croissance d'herbe et du chargement animal supplémentaire à ceux que nous avons étudiés dans notre propre expérimentation, à savoir la saison et la hauteur d'herbe.

IV-15 Conclusions

La fréquence de défoliation des talles individuelles est directement associée au chargement animal, que ce soit entre les trois traitements de hauteur d'herbe ou entre les saisons. Cette loi très générale déjà mise en évidence sur des prairies monospécifiques de régions tempérées (Wade et Baker, 1979, Wade, 1991) reflète en réalité une relation extrêmement simple entre la proportion de la surface d'une parcelle qui est « pâturée » chaque jour par les animaux et la charge instantanée, c'est à dire le nombre d'animaux, exprimé en « équivalent de poids vif », pâturant simultanément par unité de surface. Ainsi, la probabilité de défoliation des talles individuelles représente la dimension « horizontale » de l'activité de défoliation des animaux. L'analyse que nous en avons faite dans ce chapitre est basée sur une approche « probabiliste » et ne permet pas de réaliser une analyse « spatialisée » de la répartition des événements de défoliation.

L'intensité de défoliation, exprimée par la proportion de longueur de feuille qui est consommée par l'animal à chaque événement de défoliation, s'avère être indépendante du chargement animal. Cette intensité de défoliation représente la composante « verticale » de l'activité de pâturage par les animaux. L'intensité de défoliation reflète le comportement de l'animal individuel face à la structure du couvert végétal qui lui est offerte lorsqu'il forme ses bouchées.

L'ingestion d'herbe par l'animal est le résultat de la fréquence de défoliation des feuilles et de l'intensité avec laquelle elles sont défoliées. Ceci se traduit par le nombre moyen de défoliation que subi une feuille avant de disparaître par sénescence, ce qui, comme nous l'avons montré, est en premier lieu dépendant du chargement animal.

Ainsi, lorsque l'on maintient le couvert végétal avec une hauteur d'herbe faible à l'aide d'un chargement élevé, on augmente le nombre moyen de défoliations subi par chaque feuille, ce qui accroît la proportion de chaque feuille qui est ingérée par l'animal, et ce qui augmente du même coup l'efficacité d'utilisation de l'herbe au pâturage. Cependant, la taille des feuilles produites dans ces conditions étant plus courte, le flux de consommation exprimé en valeur absolu n'augmente pas dans les mêmes proportions. On retrouve donc une explication beaucoup plus directe à la réponse assez peu prononcée de l'ingestion d'herbe vis à vis de la

hauteur du couvert végétal classiquement mise en évidence (Bircham et Hodgson, 1983) et qui sera discutée dans le Chapitre V.

IV-2 Analyse de la sélectivité de défoliation entre espèces au sein de la communauté végétale

(Cette partie du mémoire correspond à une adaptation d'un article intitulé «*Selectivity under grazing of native and naturalised species of the Flooding Pampas (Argentina)*» à paraître dans la revue *Grass and Forage Science*)

IV-21 Introduction

Le climat de la région de la Pampa permet la coexistence d'espèces prairiales tempérées et subtropicales (Cabrera, 1970), ce qui confère une forte variation saisonnière dans la structure et le fonctionnement des prairies naturelles. En plus de cette variabilité temporelle importante, la végétation naturelle est spatialement hétérogène du fait de l'adaptation des espèces à des mosaïques de micro-sites de sols alcalins et mal drainés (Tricart, 1973).

La compréhension des interactions entre le comportement de pâturage des animaux et cette hétérogénéité spatiale est largement reconnue comme une des clés pour l'optimisation de la production animale sur ce type de végétation (Hodgson, 1981 ; Stuth, 1991). Les travaux de recherche à caractère régional concernant ce type de prairies sont essentiellement descriptifs et concernent surtout les différences de compositions botaniques associées aux différents modes de conduite du pâturage (Sala *et al.*, 1986 ; Facelli, 1988 ; Hidalgo et Cauhépé, 1991) ou bien la sélectivité de consommation de l'animal à travers les études microhistologiques des fécès (Cauhépé et Fernandez Greco, 1981 ; Brizuela *et al.*, 1981). Jusqu'à présent, aucun article analysant les modes de défoliation des différentes espèces n'a été publié pour ce type de prairies.

Plusieurs études détaillées sur les modalités de défoliation de différentes espèces en communautés multispécifiques ont été réalisées sous d'autres latitudes (Gammon et Roberts, 1978a,b,c ; Hodgkinson, 1980 ; Briske et Stuth, 1982 ; Heitschmidt *et al.*, 1990 ; Tallowin *et al.*, 1995). Ces études ont permis d'analyser les variations de fréquence et de sévérité de défoliation, aussi bien que l'influence des caractéristiques architecturales des plantes dans différentes conditions de pâturage.

Du fait des variabilités spatiale et temporelle très importantes dans la composition botanique des prairies, la question sous-jacente qui émerge est celle de savoir quel est le degré d'extrapolation qui peut être fait des résultats présentés dans la première partie de ce chapitre. En effet, s'il existe de fortes sélectivités pour la défoliation exercée par l'animal entre les différentes espèces de la communauté végétale, il devient alors difficile de pouvoir extrapoler à l'échelle de la surface pâturée les résultats de flux de tissus foliaires qui ont été observés à l'échelle des talles individuelles.

Pour cela, nous avons analysé, durant une période donnée, sur le même dispositif expérimental que précédemment, la sélectivité de pâturage de plusieurs espèces en relation avec leur abondance relative dans la communauté végétale pâturée. Deux espèces de graminées *Paspalum dilatatum* et *Cynodon dactylon* et une légumineuse *Lotus tenuis* ont été choisies comme espèces représentatives dominantes. Une espèce de graminée représentative des micro-sites alcalins a également été incluse dans l'étude, il s'agit de *Leersia hexandra*.

IV-22 Matériels et méthodes

IV-22-1 Les conditions expérimentales

L'expérimentation a été conduite sur le même dispositif que celui qui est décrit dans le Chapitre II et qui a donné lieu à l'analyse développée dans la première partie de ce chapitre. La période expérimentale concernée ici se situait du 4 au 23 Mars 1994, ce qui correspond à la fin de l'été dans l'hémisphère Sud. Pour maintenir les différences de hauteur d'herbe constante entre les trois traitements FH, MH et HH, les chargements ont été respectivement de 848, 446 et 246 kg de poids vif par hectare pendant la période expérimentale. Ces niveaux de chargements étaient donc légèrement plus élevés que ceux qui avaient été appliqués pendant la période de fin de printemps (voir Figure IV-2). Les caractéristiques structurales des différents couverts végétaux ainsi obtenus sur les trois traitements sont présentées dans le Tableau IV-10. La structure des couverts était donc beaucoup plus contrastée que celles obtenues au printemps.

Tableau IV-10. Caractéristiques structurales des pâtures.

	FH	MH	HH
IF	0.80±0.1	1.20±0.14	2.30±0.35
Hauteur de l'herbe (cm)	5 ± 1	12 ± 2	25± 3
Biomasse aérienne (kg.ha ⁻¹ MS)	761±12	976 ± 21	1591±62
Densité des individus (talles ou axes. m ⁻²)	2690± 494	2586 ±416	1908± 64

FH, MH et HH signifient respectivement faible, moyenne et haute hauteur d'herbe.
IF = Indice Foliaire.

IV-22-2 Les mesures effectuées

IV-22-21 La composition botanique

Au début et à la fin de la période expérimentale, deux mesures de la biomasse présente sur les parcelles ont été effectuées. Pour cela 10 placettes de 20x50cm coupées au raz du sol ont été prélevées dans chaque parcelle puis ramenées au laboratoire. Les unités morphologiques (talles, tiges ou stolons) des quatre espèces étudiées : *Paspalum dilatatum*, *Cynodon dactylon*, *Leersia hexandra* et *Lotus tenuis*, étaient ensuite séparées, ainsi que les autres graminées et graminoides, les dicotylédones et la litière. Le nombre d'unités morphologiques de chaque classe était compté de manière à estimer la densité de chacune des espèces par mètre carré (D). Les différentes fractions ainsi séparées étaient ensuite séchées puis pesées pour déterminer la biomasse vivante de chaque espèce par mètre carré (B). De plus la biomasse moyenne d'un individu de chacune des espèces (W) a pu être calculée.

IV-22-22 Les probabilités de défoliation des différentes espèces

Pour chacune des quatre espèces étudiées, 30 unités morphologiques individuelles ont été baguées au début de la période expérimentale selon la procédure déjà décrite. Les unités morphologiques considérées étaient : les talles individuelles pour *Paspalum dilatatum* et *Leersia hexandra*, les stolons primaires ayant émis des racines pour *Cynodon dactylon*, et les tiges primaires pour *Lotus tenuis*. Sur ces talles baguées, les flux de croissance et de

consommation de tissus foliaires ont été enregistrés selon la procédure déjà décrite dans la première partie de ce chapitre. Ainsi, nous avons pu calculer la probabilité journalière de défoliation des différentes unités morphologiques PDt pour chacun des trois traitements de hauteur d'herbe. En accord avec d'autres auteurs (Gammon et Roberts, 1978a ; Heitschmidt *et al.*, 1990), nous avons considéré que la comparaison de la probabilité de défoliation des différentes espèces pouvait être une mesure de leur degré de sélectivité par l'animal. Pour pouvoir effectuer ces comparaisons nous avons alors exprimé la probabilité de défoliation en valeur relative, en affectant la valeur 100 à l'espèce ayant la valeur de PDt la plus élevée.

IV-22-23 La consommation de tissus foliaires et de tiges

Selon la même méthodologie que celle que nous avons développée dans la première partie de ce chapitre, nous avons pu calculer la consommation de tissus foliaires (LCRt) des trois espèces de graminées. Pour *Lotus tenuis*, nous avons adapté la méthode en nous basant sur la mesure de la longueur des tiges. Pour les quatre espèces, nous avons transformé les mesures de longueur en masse en adoptant des valeurs moyennes de masses linéiques d'organes (feuilles ou tiges feuillées) estimées à partir d'échantillons prélevés sur les individus bagués à la fin de la période expérimentale.

IV-22-24 Mode d'expression des résultats

Les variables descriptives de la composition botanique du couvert végétal : la densité des individus de chaque espèce « i » (D_i), sa biomasse exprimée par unité de surface (B_i), ou bien la biomasse moyenne de ses individus ($W_i = B_i/D_i$) ont été utilisées comme variables explicatives de la probabilité de défoliation de chacune des espèces (PDt_i) et/ou de son taux de consommation (LCRi). Cependant pour faciliter les comparaisons, nous avons exprimé ces différentes variables en valeurs relatives, c'est à dire par leur contribution spécifique à la population totale. Ainsi :

- la contribution relative d'une espèce à la densité totale d'individus est $D_i\% = 100D_i/D_T$, avec D_T représentant la densité totale d'individus par unité de surface de sol ;
- la contribution relative d'une espèce à la biomasse totale B_T du couvert végétal est $B_i\% = 100B_i/B_T$;
- la contribution relative d'une espèce « i » à la défoliation est égale au rapport entre le nombre de talles défoliées par jour de l'espèce i (ND_i) et le nombre total d'individus défoliés (ND_T), soit $ND_i\% = 100ND_i/ND_T$;
- la contribution relative d'une espèce « i » au flux journalier de consommation est $LCR_i\% = 100LCR_i/LCR_T$.

Pour pouvoir analyser la sélectivité des animaux vis à vis des différentes espèces, nous avons calculé un **Indice de Sélectivité « SEL »** :

$$SEL_i = ND_i\%/D_i\% \quad (IV-13)$$

à partir de :

$$SEL_i = (ND_i/ND_T)/(D_i/D_T) \quad (IV-14)$$

$$SEL_i = PDt_i/PD_T \quad (IV-15)$$

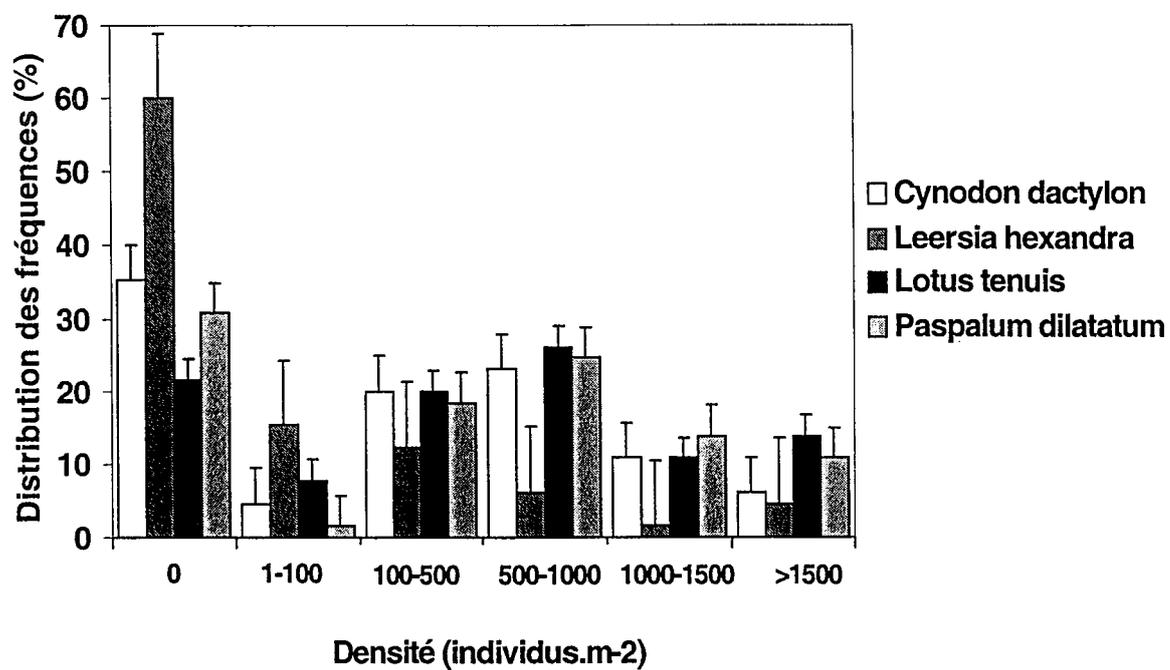


Figure IV-13. Fréquence de distribution de la densité des individus des différentes espèces dans les placettes prélevées dans la pâture.

Cet indice, représente en réalité le rapport entre la probabilité de défoliation d'une espèce donnée à la probabilité de défoliation moyenne de l'ensemble de la population. Une valeur de $SELi=1$ indiquerait que l'espèce « i » est défoliée proportionnellement à sa contribution spécifique en terme de fréquence d'individus présents dans la population. Dans ce cas il n'y aurait pas de sélectivité exercée par l'animal. Si $SELi < 1$, il y aurait alors sélectivité négative, c'est à dire « refus » de l'espèce considérée. Si $SELi > 1$, il y aurait au contraire « préférence » pour cette espèce.

IV-23 Résultats et discussion

IV-23-1 Composition botanique et structure du couvert végétal

Les données de densité (D_i) et de biomasse (B_i) de chaque espèce sont indiquées dans le Tableau IV-11. Etant donnée la grande variabilité trouvée entre les deux répétitions, nous avons préféré donner les valeurs moyennes obtenues sur les 10 placettes pour chaque parcelle. On peut constater, malgré l'importante variabilité spatiale au sein des parcelles, que, en moyenne, *Cynodon dactylon* et *Paspalum dilatatum* sont les deux espèces les plus fréquentes et aussi les plus abondantes dans les trois traitements de hauteur d'herbe. D'autre part *Leersia hexandra* est toujours l'espèce la moins abondante quelque soit le traitement, tandis que l'abondance de *Lotus tenuis* augmente très fortement dans les parcelles ayant été maintenues à forte hauteur d'herbe.

Tableau IV-11. Caractéristiques structurelles des individus.

a)		Densité des individus (talles ou axes.m ⁻²)		
Espèces	FH	MH	HH	
<i>Cynodon dactylon</i>	901 ± 392	920 ± 598	531 ± 134	
<i>Leersia hexandra</i>	317 ± 242	340 ± 320	88 ± 114	
<i>Lotus tenuis</i>	272 ± 259	292 ± 52	444 ± 207	
<i>Paspalum dilatatum</i>	579 ± 5	344 ± 293	517 ± 115	
b)		Biomasse aérienne (g. m ⁻²)		
Espèces	FH	MH	HH	
<i>Cynodon dactylon</i>	25 ± 18	26 ± 5	36 ± 5	
<i>Leersia hexandra</i>	3 ± 4	5 ± 6	5 ± 2	
<i>Lotus tenuis</i>	7 ± 8	13 ± 9	25 ± 12	
<i>Paspalum dilatatum</i>	25 ± 17	26 ± 15	51 ± 35	

FH, MH et HH signifient respectivement faible, moyenne et haute hauteur d'herbe.

La Figure IV-13 montre la fréquence de distribution de la densité des différentes espèces au sein des différentes placettes. Ceci donne un aperçu de la variabilité spatiale de la distribution des différentes espèces. *Leersia hexandra* est absente dans environ 60% des placettes alors que les autres espèces sont présentes dans 65 à 80% des cas. Ceci montre la répartition en mosaïque très caractéristique de cette espèce qui ne colonise que les micro-cuvettes où il y a stagnation d'eau. Pour les trois espèces *Paspalum dilatatum*, *Cynodon dactylon* et *Lotus tenuis*, la distribution des densités d'individus semble suivre une distribution normale, si l'on excepte les placettes où il n'y a aucun individu.

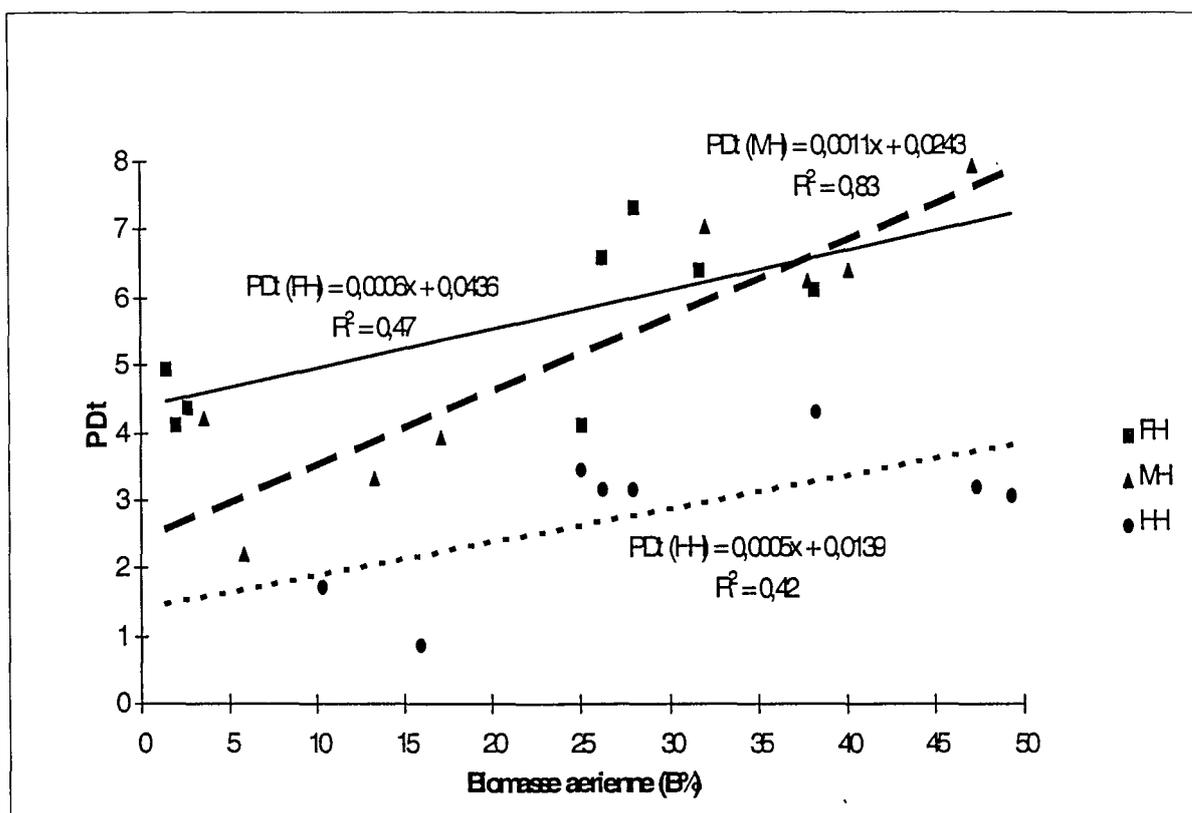


Figure IV-14. Relation entre la biomasse aérienne relative (B%) et la proportion des individus défoliés par jour (PDt_i).

FH, MH et HH indiquent les traitements de hauteur d'herbe : faible, moyen et haut.

IV-23-2 Les probabilités de défoliation des différentes espèces

Tableau IV-12. Effet de la hauteur de l'herbe et de l'espèce sur la probabilité de défoliation des talles individuelles (PDt en %).

Espèces	FH	MH	HH	s.e.±
<i>Cynodon dactylon</i>	6.9 Aa (100)	6.6Aa (92)	3.9Ba (100)	0.6
<i>Paspalum dilatatum</i>	6.4Aa (93)	7.2Aa (100)	3.1Ba (82)	0.8
<i>Lotus tenuis</i>	4.1Ab (60)	3.6ABb (50)	3.2Ba (83)	0.2
<i>Leersia hexandra</i>	4.7Ab (68)	3.2Ab (45)	1.3Ba (34)	0.7
s.e.±	0.5	0.8	0.4	

FH, MH et HH signifient respectivement faible, moyenne et haute hauteur d'herbe.

Les numéros entre parenthèses indiquent la valeur relative de PDt de chacune des espèces par rapport à l'espèce qui a la probabilité de défoliation la plus élevée (valeur 100).

Les moyennes suivies par la même lettre minuscule ou majuscule expriment les différences non significatives au sens verticale ou horizontale ($p < 0.05$, Test de Duncan), respectivement.

La probabilité journalière de défoliation des différentes espèces est présentée dans le Tableau IV-12. En plus des valeurs absolues nous avons exprimé les probabilités de défoliation de chaque espèce en valeur relative par rapport à l'espèce la plus défoliée pour laquelle une valeur de référence égale à 100 était attribuée (Gammon et Roberts, 1978a). D'une manière générale, comme nous l'avons déjà analysé dans la première partie, la probabilité de défoliation de l'ensemble des espèces augmente lorsque le couvert végétal est maintenu avec une hauteur d'herbe faible. Ceci est dû, comme nous l'avons montré précédemment, à l'effet direct du chargement animal. *Cynodon dactylon* et *Paspalum dilatatum* ont des probabilités de défoliation assez voisines pour l'ensemble des trois traitements. *Leersia hexandra* et *Lotus tenuis* présentent des probabilités de défoliation en général plus faibles que celles des deux espèces précédentes. Cependant ces deux espèces ne réagissent pas de manière identique aux traitements de hauteur d'herbe. En effet, la probabilité de défoliation de *Leersia hexandra* diminue très fortement dans le traitement HH alors que celle de *Lotus tenuis* se maintient à un niveau élevé. L'analyse des probabilités de défoliation en valeur relative, bien que souvent utilisée pour classer les espèces montre que ces classements ne sont pas stables en fonction des différents traitements. En ce sens nos résultats divergent de ceux présentés par Gammon et Roberts (1978a) qui montraient que les classements entre espèces étaient peu sensibles aux modes de conduite du pâturage. Ce concept général tend à centrer le déterminisme de la sélectivité sur des critères permanents associés à l'espèce (Heady, 1975 ; Stuth, 1991 ; Huston et Pinchak, 1991). Nos résultats tendraient à prouver qu'au contraire il serait préférable de considérer ces caractéristiques en valeur relatives les unes aux autres en fonction de la distribution spatiale des espèces au sein du peuplement.

Pour cela, il nous a paru important de relier les probabilités de défoliation (PDti) de chaque espèce à sa contribution spécifique à la biomasse offerte aux animaux (Bi%). Cette relation est présentée dans la Figure IV-14. Pour les deux traitements HH et FH, on obtient une relation linéaire de même pente entre PDti et Bi%, indiquant une augmentation significative de la probabilité de défoliation lorsque l'abondance relative de l'espèce considérée dans la parcelle augmente. Pour le traitement MH, on obtient le même type de relation, mais avec une

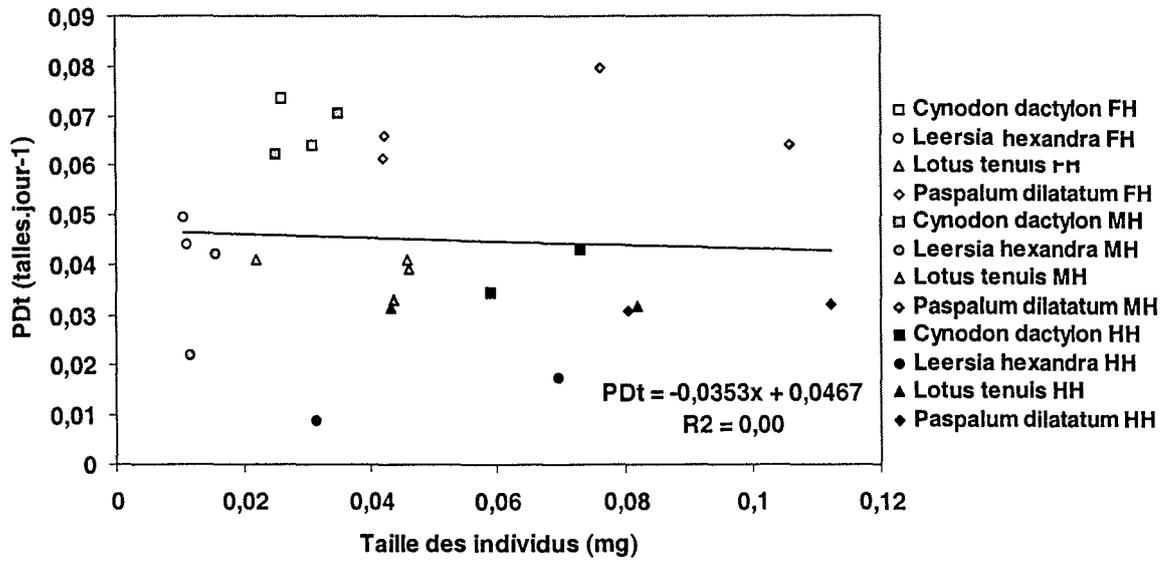


Figure IV-15. Relation entre la probabilité de défoliation (PDt) des différentes espèces et la taille moyenne des talles.

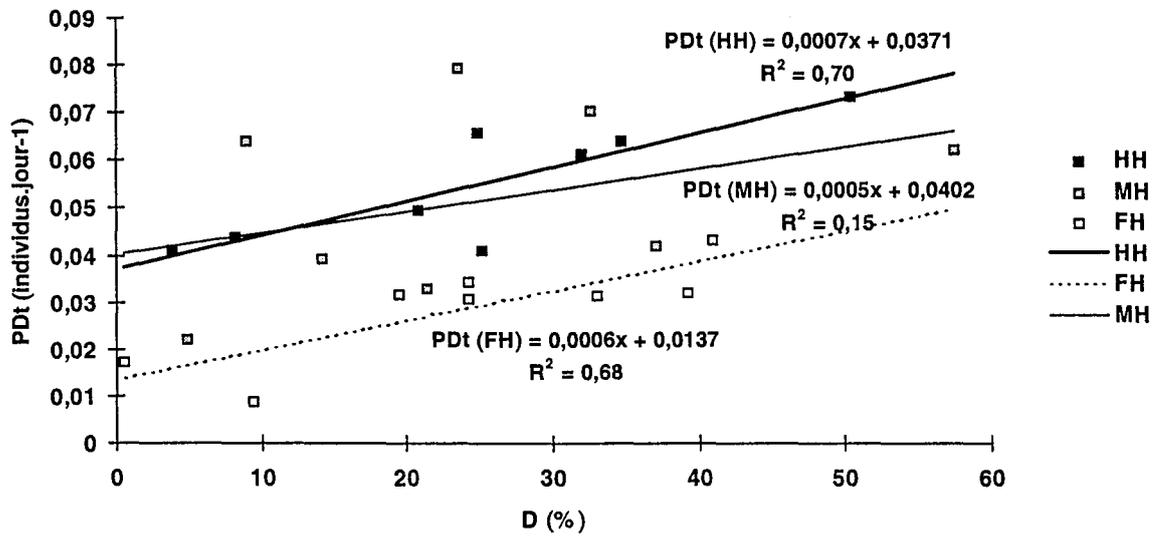


Figure IV-16. Relation entre la probabilité de défoliation (PDt) des différentes espèces avec la densité de talles.

FH, MH et HH indiquent les traitements de hauteur d'herbe : faible, moyen et haut.

penne plus élevée. Compte tenu de l'importante variabilité spatiale dans la distribution des différentes espèces, il ne nous paraît pas opportun de nous appesantir sur ces différences de pente. Seul le constat d'une relation systématique entre les deux variables nous paraît important. Le rôle de l'abondance relative d'une espèce sur sa probabilité de défoliation avait déjà été suggéré par Senft (1987) et par Parsons *et al.*, (1995). Des résultats dans ce sens ont été publiés par d'autres auteurs (Senft *et al.*, 1985 ; Heitschmidt *et al.*, 1990).

L'abondance relative d'une espèce ($B_i\%$) dépend d'une part de sa fréquence relative ($D_i\%$) et d'autre part de la biomasse individuelle de ses unités morphologiques (W_i). Les résultats de la Figure IV-15 montrent que la composante W_i ne semble pas expliquer les variations de la probabilité de défoliation entre espèces, alors que la composante $D_i\%$ (Figure IV-16) permet d'expliquer environ 70% de cette variation pour les traitements HH et FH. Pour le traitement MH, la tendance est la même, mais la relation est moins précise.

En principe, si les différentes espèces étaient intimement mélangées, l'espèce la plus fréquemment défoliée devrait être l'espèce la plus haute, c'est à dire celle ayant les valeurs de W_i les plus élevées (Hodgson et Ollerenshaw, 1969, Gammon et Roberts, 1978c). Dans ce cas c'est la distribution verticale des espèces qui déterminerait leur probabilité de défoliation. Par contre, si les espèces sont réparties sous forme de mosaïques, alors c'est la composante « horizontale » représentée par la fréquence relative qui détermine l'occurrence de la rencontre de l'animal avec les unités morphologiques d'espèce donnée.

IV-23-3 Analyse de la sélectivité

Puisque la probabilité de défoliation d'une espèce donnée (PD_{ti}) est directement dépendante de la fréquence relative de cette espèce, on ne peut parler de « sélectivité » des animaux vis à vis de cette espèce que si l'animal exerce une « préférence » ou un « refus » actif vis à vis de cette espèce, indépendamment du fait qu'elle soit ou non fréquente dans la communauté végétale. L'indice de Sélectivité (SEL_i) que nous avons calculé permet de mettre en évidence d'éventuels préférences ou refus de la part de l'animal vis à vis de certaines espèces.

La Figure IV-17 représente la valeur de cet indice en fonction de l'abondance relative de chacune des espèces ($B_i\%$). On peut constater que lorsque l'abondance relative d'une espèce donnée dans une parcelle est supérieure à 25% l'indice de sélectivité des différentes espèces se situe autour de 1 sans qu'il soit possible de détecter très nettement des espèces systématiquement « refusées » d'espèces systématiquement « préférées ». Lorsque l'abondance relative des espèces dans la parcelle est inférieure au seuil de 25%, on obtient systématiquement un indice de sélectivité inférieur à 1, indiquant clairement qu'il y a une chute de la probabilité de défoliation de cette espèce plus que proportionnelle à sa diminution de fréquence relative. Selon le modèle proposé par Parsons *et al.* (1995) le « coût » énergétique de la sélection « volontaire » des espèces par l'animal reste très faible tant que l'abondance relative des espèces « choisies » reste supérieure à environ 20%. Si, dans notre expérimentation, il y avait eu des préférences alimentaires très marquées pour une espèce particulière, et que celle-ci ait été suffisamment abondante, nous aurions dû observer des différences importantes dans les valeurs de SEL_i entre espèces. Or ce n'est pas le cas, on peut donc penser qu'il n'y a pas eu de choix volontaire de la part de l'animal entre les trois espèces dont l'abondance relative a atteint ou a dépassé 20%.

Lorsque l'abondance relative d'une espèce est inférieure à 25% on observe des valeurs de SEL_i qui deviennent très inférieures à 1, et ceci d'autant plus que l'abondance relative de l'espèce est faible. L'interprétation de ce phénomène n'est pas immédiate d'autant plus que sur la Figure IV-17 cela ne concerne que les deux espèces *Lersia hexandra* et *Lotus tenuis*.

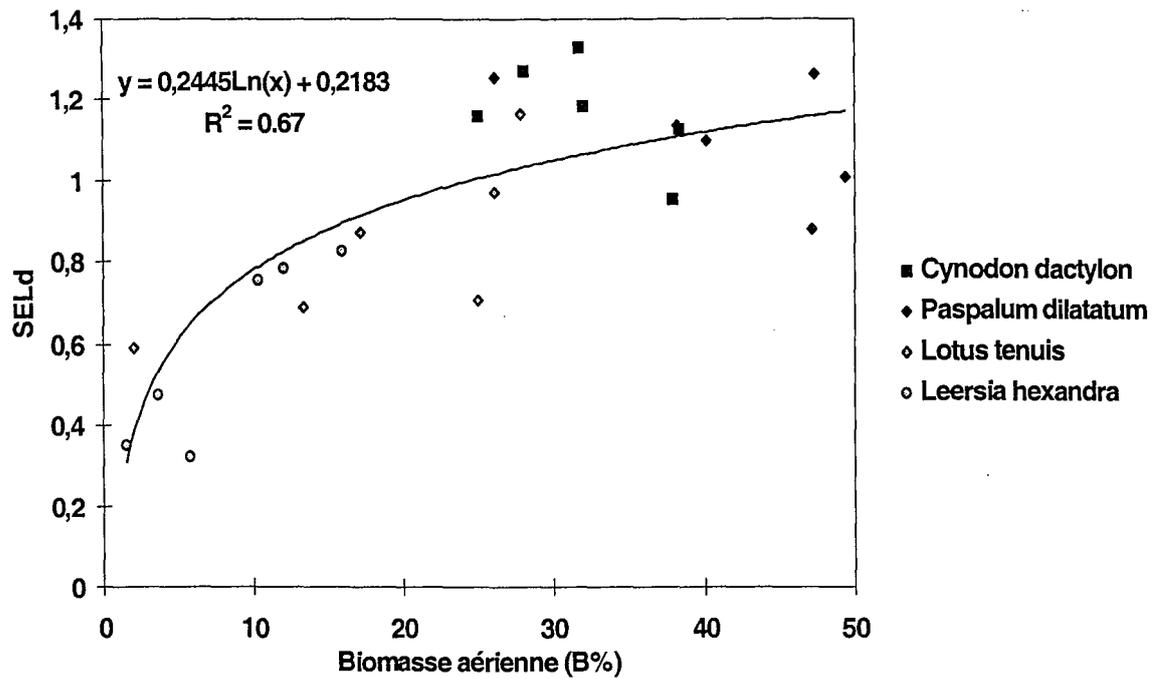


Figure IV-17. Relation entre la biomasse aérienne relative (B%) et l'indice de sélectivité des espèces (SELD).

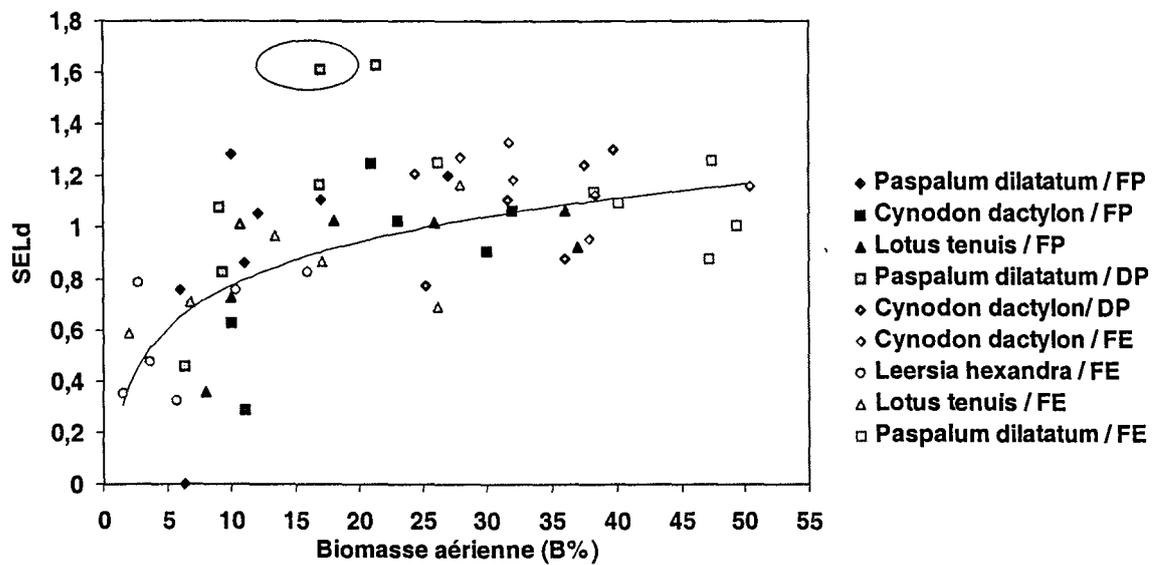


Figure IV-18. Relation entre la biomasse aérienne relative (B%) et l'indice de sélectivité des espèces (SELD) obtenue dans les trois périodes de début de printemps (DP), fin de printemps (FP) et fin d'été (FE).

L'ensemble des données est comparée à la courbe ajustée de la Figure IV-16 sur les données de fin d'été (FE).

On aurait pu penser que la faible abondance spécifique de ces deux espèces était due à une faible biomasse par individu ce qui aurait expliqué que les animaux les consomment moins fréquemment que la fréquence relative ne leur permettrait. En réalité, l'examen des poids individuels moyens de ces deux espèces indique plutôt l'inverse. Il y aurait donc effectivement une sélectivité négative des animaux vis à vis de ces deux espèces lorsque leur abondance relative diminue. Cependant, les seules données de la Figure IV-17 ne permettent pas de savoir si ces deux espèces ont été délaissées par les animaux pour des raisons qui relèvent de caractéristiques permanentes propres à chacune d'elle ou si cela résulte seulement du fait de leur faible abondance relative dans les parcelles.

Pour pouvoir lever cette ambiguïté dans l'interprétation de la Figure IV-17, nous avons utilisé les données de probabilité de défoliation obtenues sur ces mêmes parcelles durant les périodes expérimentales de début et de fin de printemps (voir Partie I de ce Chapitre). La Figure IV-18 permet de confirmer la généralité de la relation entre l'indice de sélectivité $SELi$ et l'abondance relative des différentes espèces. La seule différence vient du fait que la valeur seuil de $Bi\%$ à partir de laquelle l'indice de sélectivité devient en moyenne égal à 1 est plus faible que dans l'exemple de la Figure IV-17 : soit 15% environ au lieu de 25%. De plus il est intéressant de remarquer que la chute de l'indice de sélectivité, lorsque l'abondance relative diminue en deçà du seuil de 15%, s'applique cette fois-ci à toutes les espèces. Il semble donc qu'il s'agisse là d'un phénomène très général qui ne dépend pas de caractéristiques permanentes des espèces mais bien du seul fait qu'elles soient peu abondantes dans les parcelles. Pour interpréter ce phénomène, il serait sans doute nécessaire de faire appel à des hypothèses concernant le comportement alimentaire des animaux : des espèces rencontrées trop peu fréquemment auraient tendance à ne pas être consommées en proportion de leur abondance relative.

IV-23-4 Analyse de la composition botanique des tissus foliaires ingérés

Tableau IV-13. Contribution relative des espèces au nombre des individus défoliés par jour (ND%) et à la biomasse aérienne du pâturage (B%).

Espèces		FH	MH	HH
Cynodon dactylon	ND%	49 ± 8	49 ± 6	38 ± 9
	B%	33 ± 17	27 ± 3	23 ± 2
Leersia hexandra	ND%	11 ± 5	16 ± 21	2 ± 1
	B%	4 ± 3	5 ± 6	3 ± 1
Lotus tenuis	ND%	10 ± 8	14 ± 1	28 ± 11
	B%	9 ± 7	13 ± 6	23 ± 5
Paspalum dilatatum	ND%	30 ± 5	21 ± 9	31 ± 3
	B%	37 ± 18	27 ± 11	32 ± 16

ND% indique le nombre relatif des individus défoliés de l'espèce par rapport au nombre total des individus défoliés.

B% indique la biomasse aérienne relative de l'espèce par rapport à la biomasse aérienne totale de la pâture.

Le Tableau IV-13 nous donne la contribution relative des différentes espèces au nombre total d'unités morphologique défoliées chaque jour (NDi%), ainsi que l'abondance relative de ces espèces dans la biomasse totale (Bi%). On constate que *Cynodon dactylon* représente à lui seul de 40 à 50% des défoliations et que *Paspalum dilatatum* 20 à 30% des défoliations. On peut également noter que *Leersia hexandra* ne participe que très marginalement à la défoliation globale dans le traitement HH. La Figure IV-19 représente la relation entre NDi% et Bi% pour les différentes espèces. On peut constater que pour les trois espèces *Cynodon*

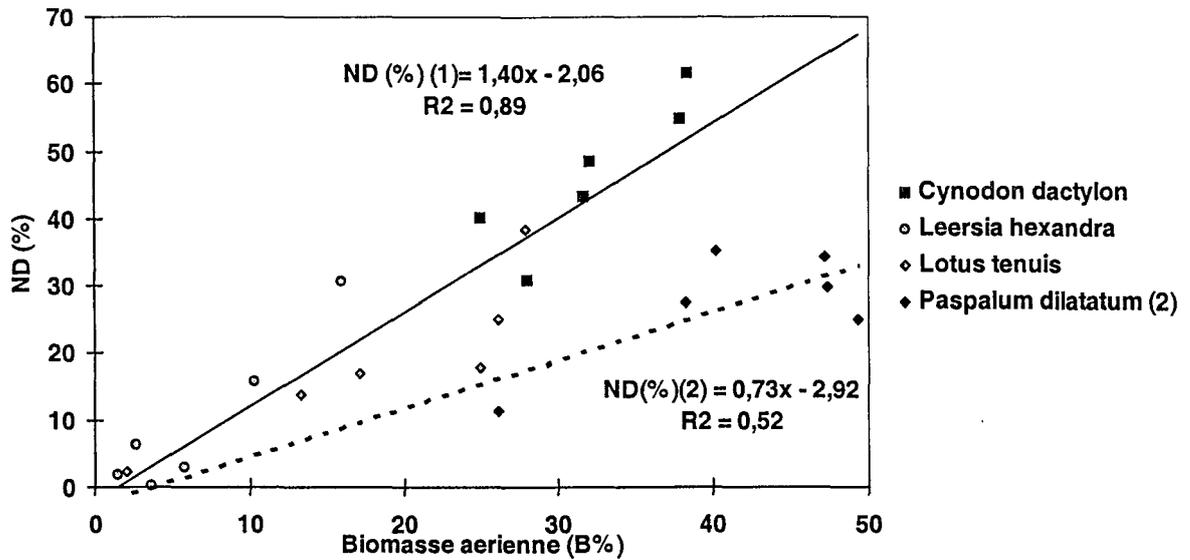


Figure IV-19. Relation entre la contribution des espèces à la défoliation journalière des individus (NTd%) et la biomasse aérienne relative des espèces (B%). NTd% indique le nombre d'individus défoliés de chaque espèce par rapport au total des individus défoliés par jour.

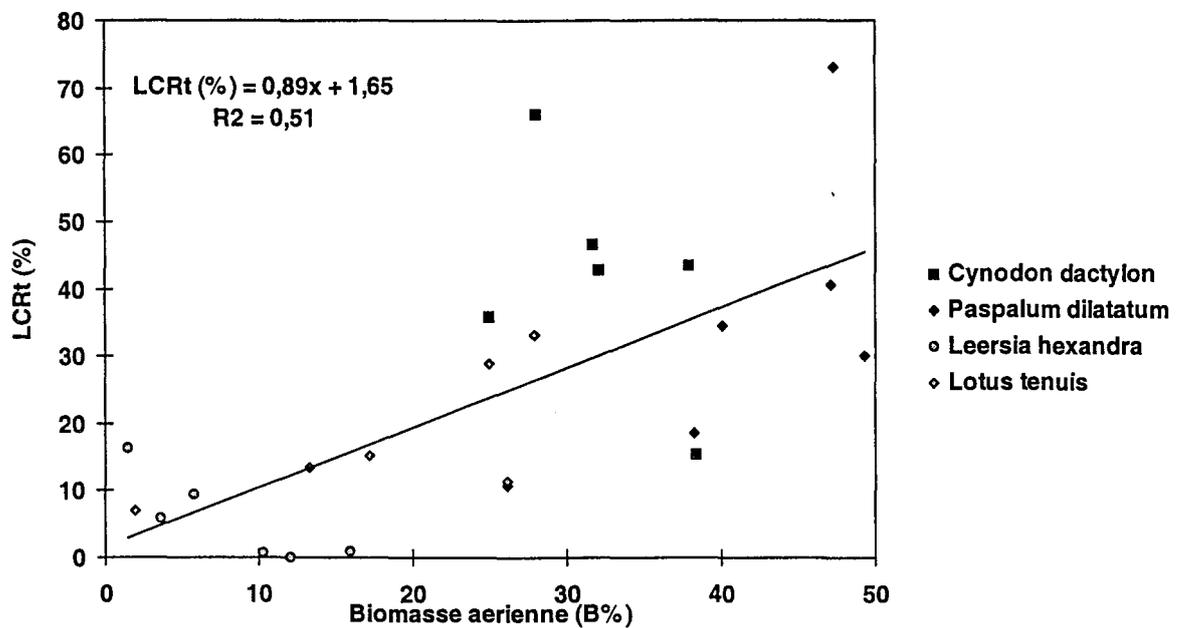


Figure IV-20. Relation entre la consommation relative d'herbe (LCRt %) et la biomasse aérienne relative (B%) de chacune des espèces.

dactylon, *Leersia hexandra* et *Lotus tenuis*, une relation linéaire unique peut être proposée en première approximation entre ces deux variables. Ceci implique que la contribution de chacune de ces trois espèces au nombre de défoliation totale enregistrée par jour sur une parcelle est proportionnelle à son abondance relative dans cette même parcelle, et ceci relativement indépendamment du traitement de hauteur d'herbe et donc du chargement. Pour *Paspalum dilatatum* on obtient une relation de pente significativement plus faible. C'est à dire que pour une même abondance relative de $Bi\% = 30$, *Paspalum dilatatum* ne contribue qu'à hauteur de 20% du nombre total de « talles » défoliées, soit moitié moins que pour *Cynodon dactylon* par exemple. Cette différence de comportement de *Paspalum dilatatum* s'explique par le fait que, comme nous l'avons montré sur la Figure IV-14, la probabilité de défoliation d'une espèce est liée davantage à sa fréquence relative ($Di\%$) qu'à la taille moyenne de ses individus (Wi). Or *Paspalum dilatatum* est caractérisée par des individus de plus grande taille que les autres espèces.

La Figure IV-20 représente la relation entre la contribution relative de chaque espèce au flux de consommation journalier ($LCRi$) et l'abondance relative ($Bi\%$). Cette relation est assez variable, même si une tendance générale entre espèce peut être décrite. L'ensemble des points expérimentaux s'ordonne autour de la bissectrice, ce qui reviendrait à dire que l'abondance relative des différentes espèces dans la biomasse prélevée par l'animal serait le reflet de leur abondance relative dans la biomasse offerte aux animaux. Il semble bien cependant que *Cynodon dactylon* ait tendance à être « surconsommé » tandis que *Paspalum dilatatum* aurait tendance à être sous-consommée. Par contre, *Lotus tenuis* semble plus généralement consommée en proportion de son abondance relative. Il est fortement probable que des facteurs autres et plus complexes que la seule abondance relative puissent expliquer ces différences de consommation relative entre les espèces. Pour cela il aurait été indispensable d'effectuer des analyses plus fines de la structure spatiale horizontale et verticale de la végétation ce qui était totalement non envisageable dans ce type d'expérience et sur ce type de prairie.

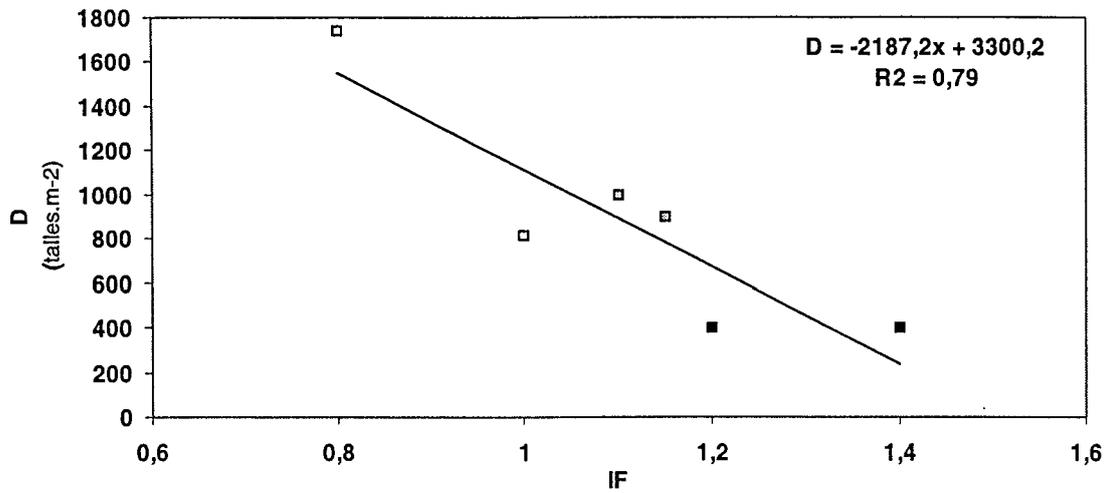
IV-24 Conclusions

L'analyse de l'Indice de Sélectivité entre les espèces étudiées au sein de la communauté végétale montre, lorsque l'abondance relative de ces espèces au sein de la biomasse offerte aux animaux est supérieure à 15% environ, qu'il ne semble pas y avoir ni de choix ni de refus très net parmi les quatre espèces que nous avons analysées dans cette étude. Cependant des niveaux de sélectivité plus importants ont été rapportés dans la littérature (Hodgson, 1981 ; Cauhépe et Fernandez Grecco, 1981 ; Broom et Arnold, 1986), ceci étant même considéré comme la caractéristique dominante pour des communautés végétales multispécifiques (Senft *et al.*, 1987). Cette différence provient probablement du fait que notre étude ne porte que sur des espèces à bonne aptitude fourragère et que les horizons pâturés dans les différents traitements étaient dominés par les feuilles les plus jeunes (Mazzanti et Lemaire, 1994). Dans ces conditions, les tendances observées dans les modes de défoliation par les bovins au pâturage sur des communautés végétales monospécifiques ne sont pas notablement différentes de celles qui ont été déjà observées sur des communautés végétales plus simples en conditions de climat tempéré.

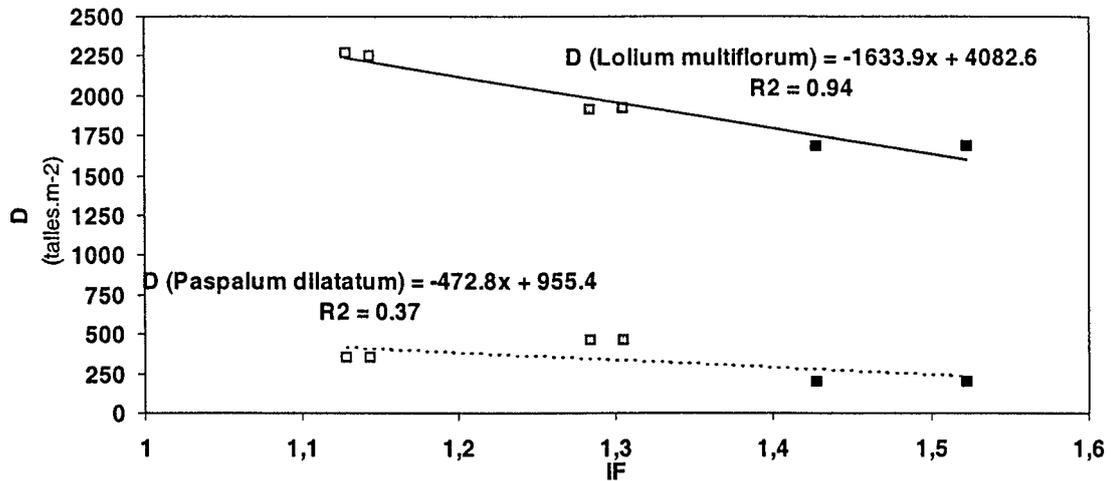
Les Indices de Sélectivité qui ont été calculés peuvent être interprétés comme une mesure du degré « d'acceptabilité » des différentes espèces dans les bouchées qui sont prélevées par l'animal au pâturage. Il a été proposé que de tels indices puissent être utilisés comme paramètres de modèles mécanistes qui prédisent l'ingestion et la sélection du bol alimentaire par l'animal dans les prairies associées graminées-légumineuses des régions tempérées

(Parsons *et al.*, 1995). Les résultats que nous avons obtenus dans cette étude suggèrent que dans le type de communauté végétale considéré ici, et pour la gamme d'espèces inventoriées, les éventuels refus de certaines espèces se font d'une manière essentiellement passive lorsque celles-ci demeurent peu abondantes, mais ne résultent pas de caractéristiques permanentes de ces espèces. Ainsi, cette sélection passive des espèces dominantes par les animaux et la moindre utilisation des espèces les moins abondantes peuvent être considérées comme un facteur de régulation de la diversité spécifique des communautés végétales plurispécifiques puisque les espèces qui tendent à devenir les moins abondantes sont proportionnellement moins consommées que les autres. Ce comportement alimentaire des animaux peut être interprété comme une stratégie adaptative des animaux (Stuth, 1991) leur permettant, dans des communautés végétales à forte hétérogénéité spatiale, de maximiser leur consommation d'énergie tout en minimisant les coûts énergétiques nécessaires aux déplacements entre stations alimentaires (Thornley *et al.*, 1994). Cette optimisation du comportement alimentaire de l'animal serait donc un facteur de maintien et de stabilisation de la composition botanique de la ressource fourragère.

a) Hiver



b) Début du printemps



c) Fin du printemps

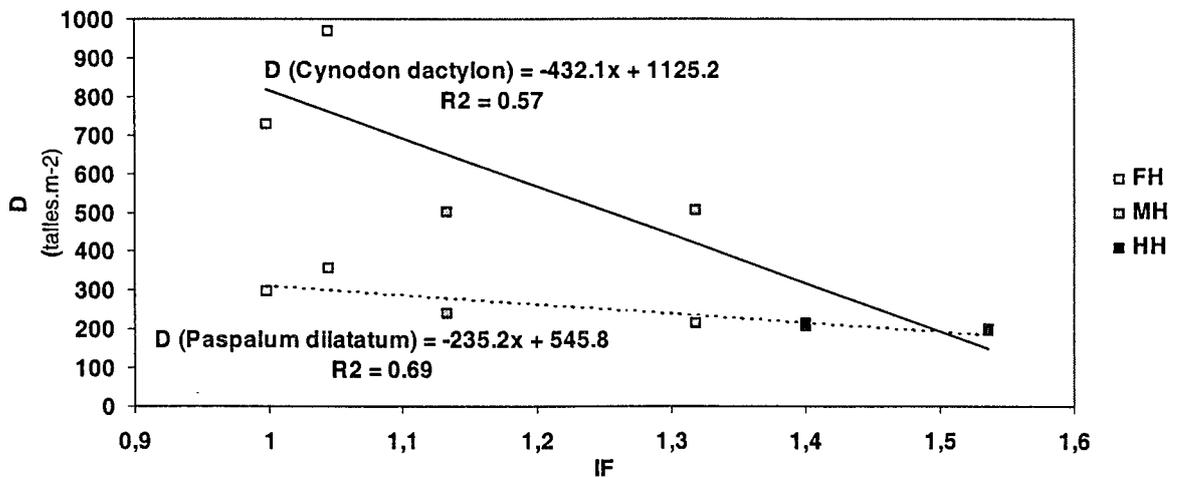


Figure V-1. Relation entre la densité de talles par m² de sol et l'Indice Foliaire total du couvert végétal.

CHAPITRE V

DYNAMIQUE DES FLUX DE TISSUS FOLIAIRE A L'ECHELLE DU COUVERT VEGETAL

V-I Introduction

La manière dont la production et l'utilisation d'herbe en condition de pâturage continu sont influencées par les variables d'état du couvert végétal a été le centre principal d'intérêt des recherches sur le pâturage dans les zones tempérées. Un certain nombre de résultats ont montré que la consommation d'herbe par les animaux était en définitive peu sensible à l'état dans lequel le couvert végétal était maintenu, que celui-ci soit exprimé par l'Indice Foliaire, la hauteur d'herbe ou plus simplement par la biomasse (Bircham et Hodgson, 1983 ; Grant *et al.*, 1983 ; Laidlaw et Steen, 1989 ; Mazzanti et Lemaire, 1994). Cette relative stabilité du système a pu être expliquée par différents phénomènes de régulation de la densité de talles de la population (Kays et Harper, 1974) et de compensation entre croissance des talles individuelles et densités de talles (Hodgson et Wade, 1978) et par la prise en compte des flux de sénescence foliaire (Hodgson, 1985).

Les processus de croissance et de sénescence foliaire, ainsi que les modalités de défoliation des feuilles conduisant à la consommation des tissus foliaires par l'animal, ont été étudiés en détail à l'échelle de la « talle individuelle » dans les Chapitres III et IV. Dans ce dernier chapitre, nous allons tenter de synthétiser ces informations en estimant les flux de croissance, de sénescence et de consommation de feuilles en terme de biomasse par unité de surface de sol, soit en kg de matière sèche par hectare et par jour. Ainsi, pour passer des flux exprimés initialement en terme de longueur de feuille par talle et par jour, il nous faut effectuer :

- une transformation d'unité de longueur en unité de masse par l'intermédiaire d'une estimation des masses linéiques des feuilles ($\text{mg} \cdot \text{mm}^{-1}$) ;
- une estimation de la densité de talles de chacune des espèces ;
- une prise en compte de l'abondance relative des espèces dans la communauté.

Nous nous contenterons donc d'estimer les flux de tissus foliaires à l'échelle des populations d'espèces dominantes à chacune des saisons étudiées, soit : *Lolium multiflorum* pendant la période hivernale, *Lolium multiflorum* et *Paspalum dilatatum* pendant la période de début de printemps, et *Paspalum dilatatum* et *Cynodon dactylon*, pendant la période de fin de printemps. Ainsi pour chacune des périodes, les flux de tissus foliaires seront analysés par rapport à la surface effectivement occupée par chacune des espèces. Cette surface sera estimée par l'Indice Foliaire de chacune des espèces, soit $\text{IF}_{\text{Lolium}}$, $\text{IF}_{\text{Paspalum}}$ et $\text{IF}_{\text{Cynodon}}$.

V-2 Résultats et discussions

V-21 Densité de talles des différentes espèces

Les Figures V-1a-c montrent la relation négative générale de la densité de talles des différentes espèces lorsque l'Indice Foliaire total du couvert végétal augmente. Ainsi en période d'hiver, lorsque l'IF total du couvert végétal varie de 0.8 à 1.4, la densité de talles de *Lolium multiflorum* est divisée par un facteur 4. En période de début de printemps, pour une gamme d'IF allant de 1.10 à 1.5, la densité de talles de *Lolium multiflorum* est nettement plus

élevée que celle qui était établie pendant l'hiver. Durant cette même période, on constate que *Paspalum dilatatum* a une densité de talles presque 10 fois inférieure à celle de *Lolium multiflorum*. La densité de talles de *Paspalum dilatatum*, varie relativement peu entre le début et la fin du printemps. Lors de cette deuxième période, on constate une prédominance de *Cynodon dactylon* en nombre de talles pour les parcelles qui sont maintenues à des niveaux d'IF proche de 1. Cependant la sensibilité de cette espèce à la compétition pour la lumière provoque une diminution très importante de sa densité de talles lorsque le couvert végétal est maintenu à des Indices Foliaires plus élevés. En effet cette espèce stolonifère est connue pour son aptitude à coloniser les zones les plus « ouvertes » de la végétation.

La diminution de la densité de talles (ou de points végétatifs) d'une espèce en fonction de l'Indice Foliaire global du couvert végétal dans lequel elle se développe est une loi très générale (Simon et Lemaire, 1989 ; Hodgson *et al.*, 1981) constatée déjà pour plusieurs populations de graminées natives au sein des communautés naturelles de la Pampa Deprimada (Gaspari, 1985 ; Ursino, 1986). Cette compensation entre le nombre et la taille des individus en fonction de l'Indice Foliaire du peuplement a été analysée en détail par Matthew *et al.* (1995). Cependant, il ne faut pas perdre de vue que l'hétérogénéité spatiale de la distribution de l'Indice Foliaire « local » peut engendrer de fortes différences entre espèces selon qu'elles colonisent des zones spécifiques ou qu'au contraire elles sont réparties de manière totalement aléatoire dans la parcelle. En absence de toute investigation sur la distribution spatiale des différentes espèces, nous devons rester prudent quant à l'interprétation de ces données « moyennes ».

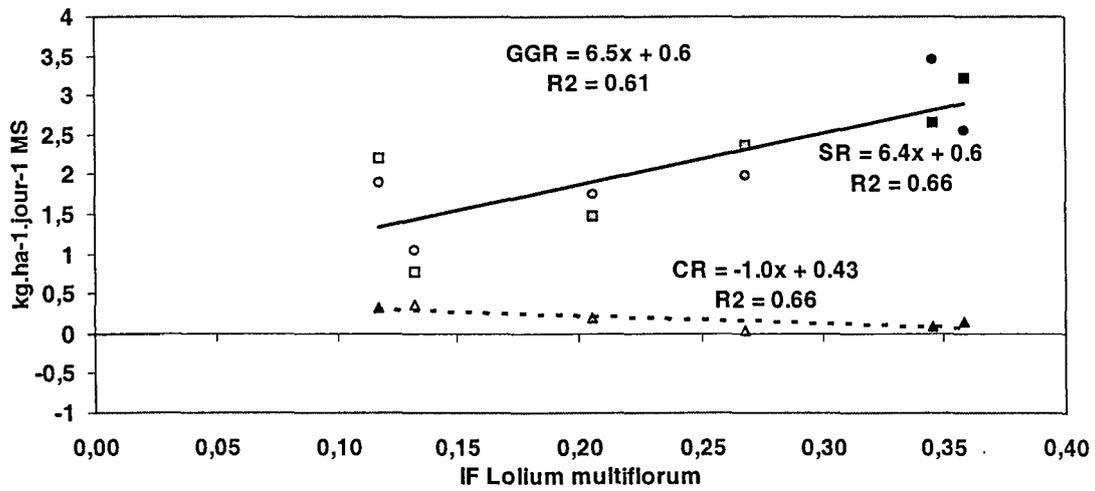
V-22 Flux de masse de tissus foliaires à l'échelle des talles individuelles

La conversion des flux de croissance, de sénescence et de consommation en terme de masse a pu être effectuée grâce à l'estimation des masses linéiques moyennes des limbes foliaires qui ont été effectuées aux différentes périodes (Tableau V-1). Ces flux de masse ainsi calculés sont présentés dans le Tableau V-2. Bien entendu, ce calcul n'apporte en lui-même aucune information supplémentaire par rapport aux flux calculés sur la base des longueurs de feuilles (Chapitre IV, Tableau IV-5) : les flux de croissance (GRt) et de sénescence (SRt) augmentent très nettement avec la hauteur de l'herbe, alors que les flux de consommation (CRt) restent relativement peu sensibles aux traitements. Cependant l'expression en terme de masse a tendance à amplifier l'effet des traitements dans la mesure où les masses linéiques moyennes des limbes foliaires augmentent très significativement lorsque l'on passe des traitements à faible hauteur d'herbe (FH) aux traitements à forte hauteur d'herbe (HH).

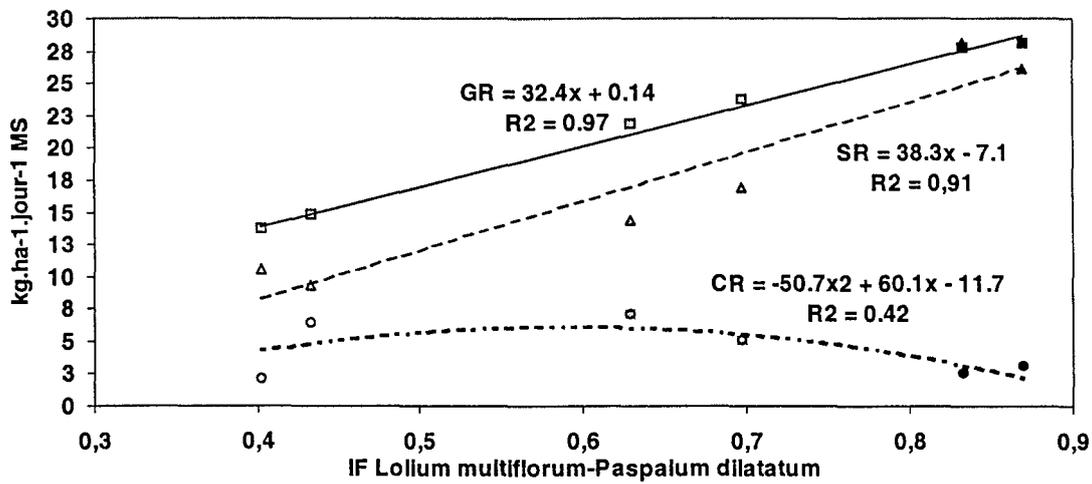
Tableau V-1. Poids moyen par unité de longueur de feuille ($\text{mg}\cdot\text{mm}^{-1}$).

Espèces	FH	MH	HH
Lolium multiflorum Hiver / Début du printemps	0.108	0.150	0.167
Paspalum dilatatum Début du printemps	0.148	0.162	0.211
Fin du printemps	0.130	0.235	0.235
Cynodon dactylon Fin du printemps	0.094	0.128	0.128

a) Hiver



b) Début du printemps



c) Fin du printemps

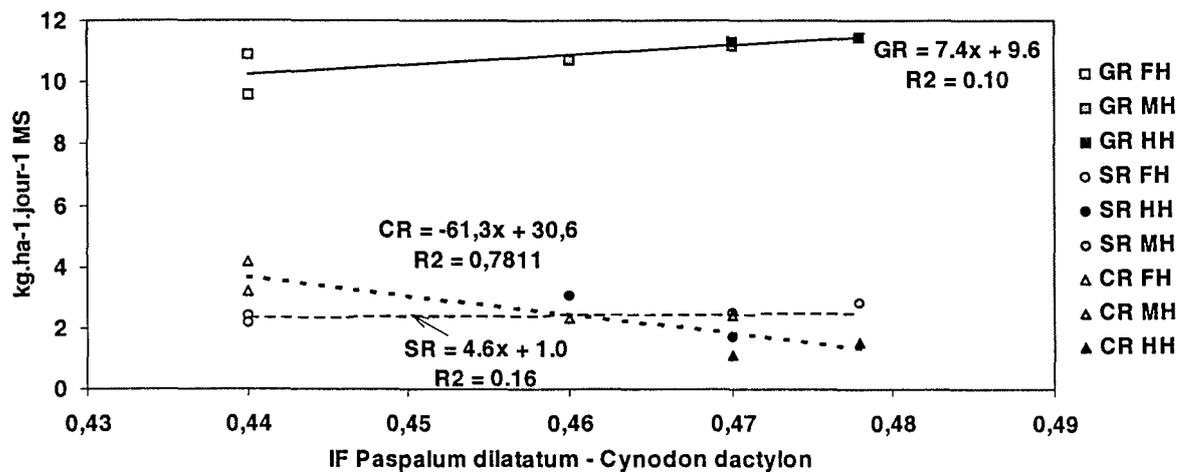


Figure V-2. Relation entre les taux moyens de croissance (GR), de sénescence (SR) et de consommation (CR) exprimés en $\text{KgMS ha}^{-1} \text{ jour}^{-1}$ et l'Indice Foliaire (IF) de l'ensemble des espèces étudiées durant chaque période expérimentale.

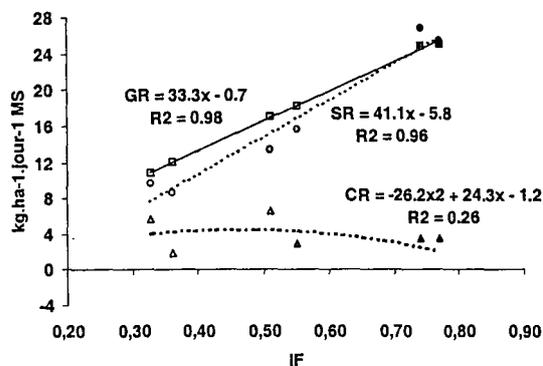
Tableau V-2. Effet de la hauteur d'herbe sur les taux de croissance (GRt), sénescence (SRt) et la consommation (CRt) journalière de tissus foliaires par talle (mg.talle⁻¹.jour⁻¹).

Espèces		GRt	SRt	CRt
HIVER				
Lolium multiflorum	FH	0.11	0.12	0.03
	MH	0.20	0.20	0.01
	HH	0.33	0.33	0.01
moyennes		0.21	0.23	0.02
s.e.±		0.05	0.05	0.01
DEBUT DU PRINTEMPS				
Lolium multiflorum	FH	0.44	0.36	0.13
	MH	0.92	0.78	0.18
	HH	1.48	1.55	0.18
moyennes		0.97	0.90	0.21
s.e.±		0.20	0.24	0.04
Paspalum dilatatum	FH	0.79	0.21	0.26
	MH	1.05	0.26	0.16
	HH	1.45	0.52	0.26
moyennes		2.25	0.33	0.23
s.e.±		0.15	0.08	0.08
FIN DU PRINTEMPS				
Paspalum dilatatum	FH	1.33	0.16	0.52
	MH	2.47	0.42	0.77
	HH	3.44	0.79	0.53
moyennes		2.41	0.46	0.61
s.e.±		0.47	0.13	0.07
Cynodon dactylon	FH	0.57	0.21	0.36
	MH	0.99	0.28	0.13
	HH	1.78	0.49	0.12
moyennes		1.15	0.33	0.20
s.e.±		0.23	0.07	0.07

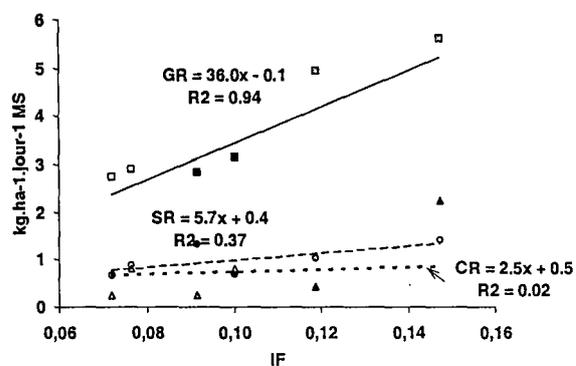
FH, MH et HH signifient respectivement faible, moyenne et haute hauteur d'herbe.
s.e. = écart type de la moyenne.

Cette augmentation de la masse linéique des limbes vient du fait que les largeurs et les épaisseurs des limbes augmentent avec leur longueur (Maurice *et al.*, 1997). Cependant, il est important de prendre en considération le fait que, comme ces auteurs l'ont montré, la masse linéique des limbes de graminées n'est pas homogène le long d'un limbe, elle est beaucoup plus élevée à la base qu'à l'extrémité du limbe. Ainsi, si l'on admet qu'une feuille qui subi une défoliation est amputée en moyenne de 50% de ses tissus foliaires en terme de longueur (voir Chapitre IV), et si l'on admet selon Maurice *et al.* (1997) que la moitié supérieure de la feuille peut avoir une masse linéique sensiblement plus faible que la moitié inférieure, la proportion de la masse foliaire qui sera prélevée par l'animal à chaque défoliation sera en réalité inférieure à 50%. Ainsi, l'efficacité d'utilisation de l'herbe produite que l'on pourrait calculer à partir du rapport entre les deux flux de masse foliaire de consommation (GRt) et de croissance (GRt) tels que rapportés dans le Tableau V-2 apparaît en réalité surestimée. Ceci est également le cas pour l'analyse de l'efficacité d'utilisation de l'herbe qui a été réalisée dans le Chapitre IV (Tableau IV-6). En effet le calcul qui a été fait de l'Indice de Défoliation de la feuille individuelle (ID_{fLLS}) a été effectué sur la base de la longueur des tissus foliaires. Or la partie de la feuille qui est consommée possède une masse linéique plus faible que la

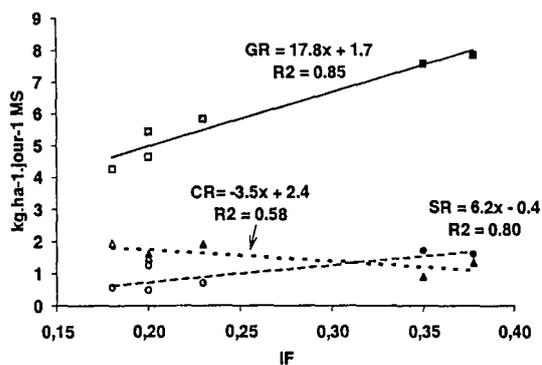
a) *Lolium multiflorum* / Début du printemps



b) *Paspalum dilatatum* / Début du printemps



c) *Paspalum dilatatum* / Fin du printemps



c) *Cynodon dactylon* / Fin du printemps

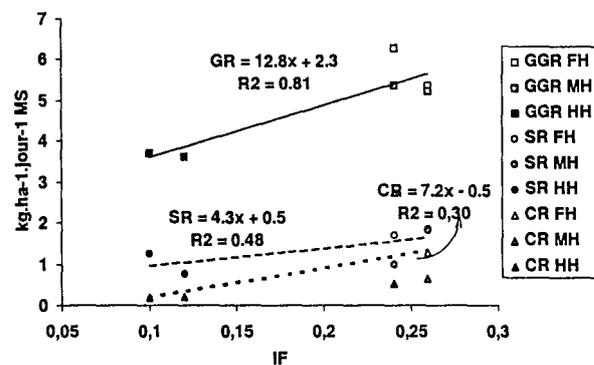


Figure V-3. Relation entre les taux moyens de croissance (GR), de sénescence (SR) et de consommation (CR) exprimés en KgMS_{ha}⁻¹jour⁻¹ et l'Indice Foliaire (IF) moyen de chacune des espèces dans la pâture durant chaque période expérimentale.

partie basale qui reste en place et qui meure. De plus, si l'on voulait prendre en compte réellement les flux de masse, il serait indispensable d'inclure les gaines foliaires, les tiges, et les stolons qui contribuent fortement au flux de croissance globale de la prairie et qui ne sont consommés que de manière très minoritaire.

V-23 Flux de masse à l'échelle de l'unité de surface de sol

Les flux de masse foliaire de croissance (GR) de sénescence (SR) et de consommation (CR), ainsi que la croissance nette (NGR = GR-SR) sont représentés pour chaque espèce dans la Figure V-2. De plus nous avons calculé la somme des flux des différentes espèces au sein d'une même période afin de donner une image du comportement de la communauté végétale (Figure V-3). Sur ces deux figures, la valeur des différents flux, exprimée en kg de matière sèche par hectare et par jour, est reliée à l'Indice Foliaire de l'espèce considérée. On suppose donc que ces relations établies sur les espèces dominantes à la période considérée restent représentatives de la prairie dans son ensemble.

V-23-1 Analyse de la contribution des différentes espèces à l'Indice Foliaire global du couvert végétal

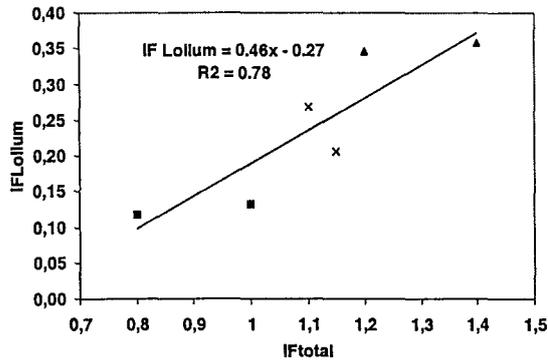
Tableau V-3. Contribution (%) des espèces à l'Indice Foliaire (IF) de la pâture.

Espèces	Traitements		
	FH	MH	HH
HIVER			
Lolium multiflorum	13.9	21.2	27.2
DEBUT DU PRINTEMPS			
Lolium multiflorum	30.2	44.0	51.3
Paspalum dilatatum	6.5	10.3	6.5
FIN DU PRINTEMPS			
Paspalum dilatatum	18.6	18.7	17.5
Cynodon dactylon	24.5	20.6	7.5

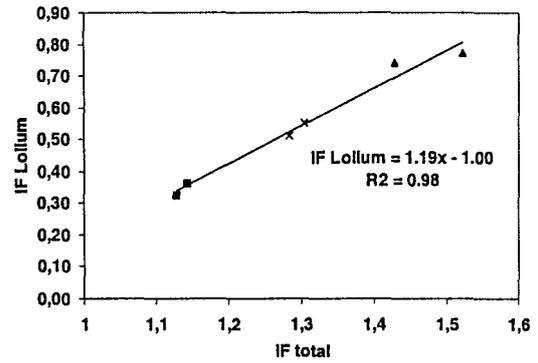
FH, MH et HH signifient respectivement faible, moyenne et haute hauteur d'herbe.

La Figure V-4 donne la relation qu'il y a entre l'Indice Foliaire d'une espèce particulière et l'Indice Foliaire total de chaque parcelle. On peut voir que dans la plupart des cas, il semble y avoir une bonne corrélation entre ces deux variables. Cependant la régression entre $IF_{\text{espèce}}$ et IF_{total} ne passant pas par l'origine, on observe des variations importantes dans la contribution de chacune des espèces à l'Indice Foliaire global de la communauté. Cette contribution relative estimée du rapport $IF_{\text{espèce}} / IF_{\text{total}}$ exprimé en % est présentée dans le Tableau V-3, pour chacune des espèces et pour les trois traitements de hauteur d'herbe. Ainsi on peut constater une tendance générale à l'augmentation de la contribution de *Lolium multiflorum* à l'Indice Foliaire de la communauté végétale en hiver et au début du printemps lorsque la hauteur de l'herbe et donc l' IF_{total} de la prairie augmente depuis le traitement FH au traitement HH. En hiver, *Lolium multiflorum* qui est l'espèce dominante, ne représente pourtant que 15% de l'Indice Foliaire total de la prairie dans les parcelles maintenues à faible hauteur d'herbe, cette contribution atteignant cependant 27% dans les parcelles maintenues à une hauteur d'herbe élevée. A cette période, aucune autre espèce n'atteint une contribution relative aussi élevée. Il est cependant indispensable de noter que la non prise en compte dans notre étude des flux de tissus foliaires sur ce grand nombre d'espèces dites « non-dominantes » nous interdit pratiquement toute extrapolation des flux mesurés à cette période sur *Lolium multiflorum*, à l'ensemble de la communauté. Par contre, en début de printemps, *Lolium*

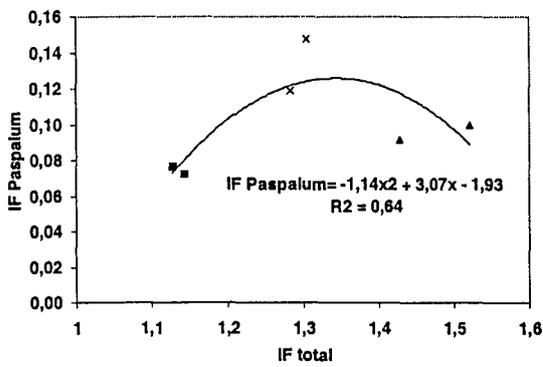
a) *Lolium multiflorum* / Hiver



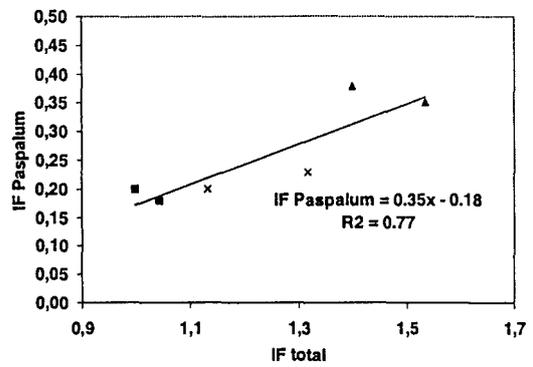
b) *Lolium multiflorum* / Début du printemps



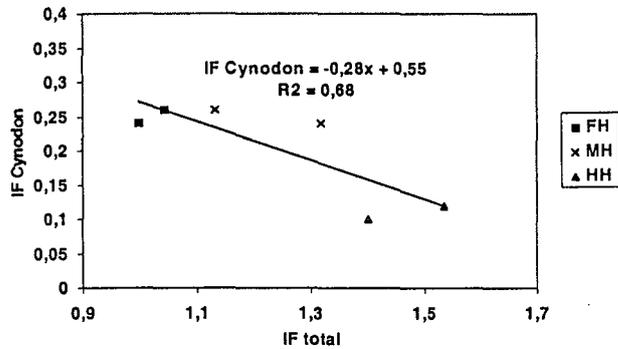
c) *Paspalum dilatatum* / Début du printemps



d) *Paspalum dilatatum* / Fin du printemps



e) *Cynodon dactylon* / Fin du printemps



■ FH
x MH
▲ HH

Figure V-4. Relation entre l'Indice Foliaire (IF) de chaque espèce et l'Indice Foliaire total de la communauté.

multiflorum représente à elle seule de 30 à 50% de l'Indice Foliaire total de la prairie. A cette même période, *Paspalum dilatatum* dont la croissance foliaire ne vient que tout juste de débiter (voir Chapitre III) ne contribue qu'à hauteur de 6 à 10% à l'Indice Foliaire total de la communauté végétale. Cette contribution reste relativement stable entre les différents traitements. En fin de printemps, la contribution de *Paspalum dilatatum* reste également stable entre les traitements de hauteur d'herbe et représente environ 18% de l'Indice Foliaire total, tandis que la contribution de *Cynodon dactylon* diminue de 27% dans le traitement FH à seulement 7% dans le traitement HH. Ce dernier point représente donc une caractéristique de cette espèce stolonifère qui est une colonisatrice des espaces « ouverts » (Cabrera, 1970) au sein des communautés végétales et qui supporte assez mal la compétition des espèces « cespiteuses » dans les couverts végétaux plus « fermés ».

Cette analyse de la variabilité de la contribution des différentes espèces à l'Indice Foliaire total de la communauté végétale permet d'interpréter les différents flux de tissus foliaires tels qu'ils sont représentés sur les Figures V-2 et V-3.

V-23-2 Analyse des flux de croissance (GR)

D'une manière générale, on peut constater que pour une espèce donnée, le flux de croissance (GR) augmente de manière quasiment linéaire avec l'Indice Foliaire de cette espèce. Du fait de la gamme d'Indices Foliaires totaux qui a été explorée dans cette étude (entre 0.8 et 1.6) on peut considérer que cette relation de proportionnalité de la croissance journalière avec son Indice Foliaire traduit en réalité l'augmentation de la quantité de rayonnement intercepté par l'espèce considérée. Cependant l'interprétation de la pente de ces relations n'est pas simple. En effet cette pente représente une augmentation de croissance par unité supplémentaire de d'Indice Foliaire. Elle traduit donc en quelque sorte une « efficacité de croissance » par unité de surface foliaire, ce qui reviendrait à estimer la « croissance équivalente » d'une prairie monospécifique de cette même espèce pour un Indice Foliaire de 1. Pour *Lolium multiflorum* en période d'hiver et de début de printemps, et pour *Paspalum dilatatum* en début de printemps, la régression entre GR et IF passe par l'origine, ce qui montre que la « croissance équivalente » est constante dans toute la gamme d'Indices Foliaires étudiée. A cet égard l'augmentation de cette croissance de 6.5 à 33.3 kgMS/ha/jour pour *Lolium multiflorum* entre l'hiver et le début du printemps traduit tout simplement l'effet de la température sur la croissance foliaire tel qu'il a été analysé dans le Chapitre III. Il est intéressant de noter que pour la période de début de printemps, *Lolium multiflorum* et *Paspalum dilatatum* ont des croissances équivalentes très voisines. Les différences de flux de croissance (CR) entre les deux espèces à cette période sont donc dues essentiellement à leurs différences de contribution à l'Indice Foliaire total de la prairie. Par contre lorsque l'on analyse les relations entre CR et IF pour la période de fin de printemps pour *Paspalum dilatatum* et *Cynodon dactylon*, on constate une ordonnée à l'origine positive. Ceci indique qu'à cette période les croissances équivalentes ont eu nettement tendance à diminuer lorsque l'Indice Foliaire de l'espèce augmentait. Il est important de noter que, pour les deux périodes, ces gammes différentes d'Indice Foliaire de *Paspalum dilatatum* étaient obtenues pour des gammes identiques d'Indice Foliaire total du couvert végétal de 1.0 à 1.5 environ. Il apparaît donc que la « croissance équivalente » d'une espèce est fonction de l'Indice Foliaire local, ainsi pour des Indices Foliaires de 0.2 à 0.4 de *Paspalum dilatatum* exprimés par rapport à la surface totale de la parcelle, il est possible que les Indices Foliaires locaux exprimés par rapport à la surface de sol « réellement » occupée par cette espèce puissent dépasser la valeur de 1, à partir de laquelle il n'y a plus proportionnalité entre l'Indice Foliaire et l'interception du rayonnement. Dans ces conditions, toute nouvelle augmentation de l'Indice Foliaire de l'espèce considérée se traduit par une augmentation des compétitions locales pour la lumière et une diminution de sa croissance équivalente. Pour des prairies monospécifiques, la forme

des relations entre le flux de croissance et l'Indice Foliaire du couvert végétal sont de nature asymptotique, c'est à dire qu'au delà d'un Indice Foliaire de 1 il y a une diminution très nette de « l'efficacité de croissance » des surfaces foliaires supplémentaires, et à partir d'un Indice Foliaire de 3 à 4 environ on atteint le maximum de vitesse de croissance (Bircham et Hodgson, 1983, 1984). L'analyse que nous venons d'effectuer montre que ce modèle général pourrait s'appliquer au niveau des micro placettes élémentaires correspondant aux mosaïques de végétation qui caractérisent les communautés végétales étudiées. La gamme d'Indices Foliaires moyens inventoriée dans cette étude reflète sans doute très mal l'amplitude des Indices Foliaires locaux. Il aurait fallu pour cela quantifier au minimum la proportion de sol nu et la proportion de couverture du sol par les différentes espèces. Ceci n'ayant pas été réalisé, nous sommes dans l'impossibilité d'extrapoler à l'ensemble de la communauté les flux de tissus foliaires analysés au niveau des espèces dominantes pour les différentes périodes. Il est cependant important de noter que pour les espèces dominantes, les lois générales de croissance qui ont été établies à partir d'études sur des peuplements monospécifiques semblent s'appliquer correctement.

V-23-3 Analyse des flux de sénescence (SR)

De la même manière, on constate une relation quasiment linéaire entre le flux de sénescence (SR) et l'Indice Foliaire de l'espèce considérée. Ce type de relation linéaire est classiquement observée dans la littérature (références ci-dessus). On peut observer qu'en hiver et au début du printemps, les flux de sénescence de *Lolium multiflorum* sont pratiquement équivalents aux flux de croissance ce qui se traduit par une croissance nette quasiment nulle. Ceci traduit en réalité les conclusions que nous avons déjà tirées de l'étude à l'échelle de la talle (Chapitre IV). Par contre pour *Paspalum dilatatum* et *Cynodon dactylon* en début et en fin de printemps, les flux de sénescence sont très nettement inférieurs aux flux de croissance. Cet écart entre flux de croissance et flux de sénescence pour les deux espèces C4 est la conséquence du fait que, pour ces deux espèces, qui n'ont pas encore atteint leur « équilibre de démographie foliaire », l'augmentation progressive de la température au printemps provoque un décalage temporel entre le flux de croissance et le flux de sénescence comme cela a été analysé dans le Chapitre IV. Ceci permet donc d'obtenir une croissance nette (CR-SR) très positive pour ces deux espèces.

V-23-4 Analyse des flux de consommation (CR)

Pendant la période hivernale le flux de consommation mesuré sur l'espèce la plus abondante de la communauté, *Lolium multiflorum*, reste très faible, de l'ordre de 300 et 100g de MS par hectare et par jour respectivement pour les traitements FH et HH. Si l'on considère que cette espèce ne représentait que de 15 à 30% de l'offre fourragère à cette période selon les traitements de hauteur d'herbe, on peut estimer en extrapolant ces flux à l'ensemble de la communauté que le flux total de consommation n'était au maximum que de 2 à 0.4 kgMS/ha et par jour ce qui compte tenu du chargement animal appliqué, correspondrait à une consommation de 0.02 à 0.007 kg de MS/jour /kg de poids vif. Bien sûr cela n'est qu'une approximation grossière qui est certainement surestimée pour deux raisons. Premièrement, comme nous l'avons vu, les flux de consommation des différentes espèces ont été surestimés par le fait que la masse linéique de la partie distale des limbes, qui participe à l'ingestion des tissus foliaires par l'animal, était plus faible que celle de la partie basale qui participe au flux de sénescence. Deuxièmement, il est possible que comme cela a été démontré dans la deuxième partie du Chapitre IV (Figure IV-13), les espèces peu abondantes aient été en proportion moins consommées que ne l'a été *Lolium multiflorum*, espèce largement dominante à cette période. Les faibles flux de consommation de cette espèce pendant la période hivernale doivent cependant refléter des flux de consommation d'herbe extrêmement

faibles à l'échelle de la communauté végétale toute entière. Il s'ensuit une efficacité d'utilisation elle-même très faible qui comme nous l'avons déjà signalé s'explique essentiellement par la faible croissance de l'herbe et par le niveau très faible des chargements qui ont été utilisés à cette période pour maintenir constante la hauteur d'herbe des différents traitements.

Pendant la période de début de printemps, nous avons pu calculer les flux de consommation cumulés des deux espèces *Lolium multiflorum* et *Paspalum dilatatum* qui représentent à elles deux de 40 à 60% de l'offre fourragère globale. En réalité, c'est essentiellement *Lolium multiflorum*, espèce largement la plus abondante qui impose son mode de fonctionnement. Le flux de consommation est égal à environ 5, 6 et 3 kgMS/ha/jour respectivement pour les trois traitements FH, MH et HH. Compte tenu de l'abondance relative cumulée de ces deux espèces, on pourrait extrapoler avec les mêmes réserves que précédemment, ce flux à l'échelle de la communauté toute entière. Ceci correspondrait à des flux de consommation de l'ordre de 13, 11 et 5 kgMS/ha/jour respectivement pour les trois traitements FH, MH et HH. Cela signifie que le flux global de consommation estimé à l'échelle de l'ensemble de la communauté pâturée diminuerait fortement lorsque la hauteur du couvert végétal est maintenue élevée du fait d'un chargement plus faible. Cela se traduit donc par une diminution très importante de l'efficacité d'utilisation de l'herbe qui provient de la forte contribution du flux de sénescence de *Lolium multiflorum* qui augmente dans des proportions importantes lorsque le chargement diminue et que, en conséquence, l'intervalle de défoliation des feuilles augmente.

Pour la période de fin de printemps, on observe une diminution très nette du flux de consommation cumulé des deux espèces dominantes à cette période, *Paspalum dilatatum* et *Cynodon dactylon*, de 4.5 à 1.5 kgMS/ha/jour environ entre le traitement FH et le traitement HH. Compte tenu de l'abondance relative cumulée de ces deux espèces, on pourrait estimer le flux de consommation à l'échelle de la communauté à environ 10 et 6 kgMS/ha/jour respectivement pour ces deux traitements, ce qui serait de l'ordre de grandeur des flux de croissance en début de printemps. Là encore on observe une tendance très nette à la diminution des flux de croissance lorsque le couvert végétal est maintenu à une hauteur d'herbe élevée du fait d'un chargement faible. Sur le graphique de la Figure V-3c, la chute du flux de consommation avec l'Indice Foliaire cumulé des deux espèces *Paspalum dilatatum* et *Cynodon dactylon* apparaît plus importante du fait de la disparition relativement importante de *Cynodon dactylon* dans les communautés végétales maintenues à hauteur d'herbe élevée. Il est fort probable que dans ces traitements, une partie de la consommation animale qui s'exerçait sur *Cynodon dactylon* a, en partie mais non en totalité, été reportée sur d'autres espèces. Il est cependant impossible, dans le cadre de cette étude, de poursuivre plus loin ce type d'hypothèse.

V-24 Discussion générale

Les traitements de hauteur d'herbe qui ont été maintenus constants durant les trois périodes expérimentales ont permis de maintenir des Indices Foliaires globaux des différentes parcelles dans une gamme allant d'environ IF=1 pour le traitement FH à IF=1.5 pour le traitement HH. Ceci correspond à une gamme d'Indices Foliaires relativement faible qui est en tous les cas inférieure à l'Indice Foliaire généralement considéré comme optimum. Si l'on considère que la communauté végétale est composée d'une mosaïque de micro placettes de différentes espèces, et à condition de connaître les lois de distribution spatiale de ces placettes élémentaires, il serait possible de reconstituer les flux de consommation à l'échelle de la communauté à partir de la connaissance des lois qui déterminent ces flux à l'échelle des

populations d'individus de chacune des placettes représentatives des principales espèces. Le Chapitre IV nous a permis d'analyser avec une relative précision les modes de détermination de ces trois flux à l'échelle des individus d'une population d'espèces déterminée. Nous avons pu montrer que, conformément au modèle préalablement proposé par Mazzanti et Lemaire (1994) pour une prairie monospécifique de *Festuca arundinacea* et repris et généralisé par Lemaire et Chapman (1996), la séparation en valeur relative entre les deux flux de sénescence et de consommation, qui détermine *in fine* l'efficacité d'utilisation de l'herbe au pâturage, dépend essentiellement du rapport entre la durée de vie moyenne des feuilles (LLS) et l'intervalle moyen entre deux défoliations successives d'une même feuille (IDf). Or si la première variable est une caractéristique morphogénétique de l'espèce, la seconde variable est directement liée au niveau de chargement. Ainsi, pour obtenir des niveaux de hauteur d'herbe différents du couvert végétal pendant une même période expérimentale, nous avons appliqué des chargements variant d'une proportion de 1 à 3 environ. Ainsi les chargements des traitements maintenus à hauteur d'herbe élevée étaient-ils en moyenne trois fois plus élevés que les traitements maintenus à hauteur d'herbe plus faible. Ceci, conformément au modèle, s'est traduit par une diminution très importante en valeur relative du flux de consommation d'herbe par rapport au flux de sénescence. Comme cela a été montré dans la deuxième partie du Chapitre IV, ce modèle peut sans doute s'appliquer à l'ensemble des espèces qui ont une abondance relative d'au moins 10 à 15% dans la communauté végétale. En dessous de ce niveau d'abondance, les talles de ces espèces semblent défoliées de manière moins fréquente.

Cet effet du chargement sur les flux de tissus foliaires au pâturage permet d'expliquer de manière plus mécaniste le rôle de la sénescence foliaire. En réalité, la sénescence foliaire est un processus morphogénétique génétiquement déterminé pour chacune des espèces. Il s'agit d'un processus dont l'intensité est parfaitement prévisible en l'absence des animaux puisque chaque unité de surface de feuille produite à un moment donné deviendra sénescente au bout d'un temps donné correspondant à sa durée de vie « programmée ». Ainsi, en l'absence de prélèvements de tissus foliaires par l'animal, la dynamique du flux de sénescence foliaire d'une population d'individus d'une espèce donnée est le strict reflet de la dynamique de croissance de ces mêmes tissus foliaires avec un décalage dans le temps approximativement égal à la durée de vie moyenne des feuilles. Cette analyse effectuée dans le Chapitre III a permis de comprendre les différences de comportement entre la graminée C3, *Lolium multiflorum* à croissance hivernale qui était en équilibre démographique foliaire depuis l'automne et les deux graminées C4, *Paspalum dilatatum* et *Cynodon dactylon* qui n'avaient pas encore atteint cet équilibre en fin de printemps. Ceci dit, une espèce en état d'équilibre démographique peut parfaitement contribuer à la nourriture des animaux. Il suffit pour cela de lui appliquer un chargement suffisamment élevé pour que l'intervalle de défoliation de ses feuilles soit plus faible que leur durée de vie. Plus ce chargement instantané sera élevé, plus cet intervalle sera court et plus grande sera la proportion de chaque feuille produite qui sera consommée par les animaux.

Ceci remet donc partiellement en cause l'interprétation qui avait été classiquement faite des courbes reliant les flux de croissance et de sénescence de l'herbe à l'Indice Foliaire du couvert végétal (Bircham et Hodgson, 1983 ; Binnie et Chestnutt, 1994 ; Xia *et al.*, 1994) selon le modèle de Bircham et Hodgson (1983). En effet il est classiquement admis qu'au delà d'une hauteur considérée comme optimum, le flux de sénescence augmente de manière plus que proportionnelle au flux de croissance, et donc que la consommation globale potentielle des animaux diminue. Le modèle de Mazzanti et Lemaire prouve que ce n'est pas la hauteur d'herbe en soi (ou l'Indice Foliaire) qui est responsable de l'augmentation relative de la part de la sénescence, mais essentiellement le fait que le chargement animal a été maintenu à un niveau plus faible. Il y a donc dans l'interprétation de ces courbes une confusion d'effet. Ainsi, si les différences de hauteur d'herbe avaient été créées entre les traitements non pas en

manipulant le nombre d'animaux, mais en manipulant la croissance de l'herbe (par exemple par fertilisation azotée) tout en maintenant les différents traitements à des hauteurs d'herbe identiques, il n'est absolument pas évident que nous ayons obtenus des différences aussi importantes dans l'efficacité d'utilisation de l'herbe. On peut donc faire l'hypothèse que si le même chargement avait été appliqué à tous les traitements de fertilisation azotée, nous aurions obtenu des différences de hauteur d'herbe entre traitements qui auraient reflété les différences de croissance dues à l'azote donc les différences de longueur moyenne des feuilles. Dans ce cas la valeur absolue des flux aurait été modifiée mais pas leur valeur relative, ce qui aurait maintenu constant l'efficacité d'utilisation de l'herbe.

Tableau V-4. Effet de la hauteur d'herbe sur les taux de croissance (GR), sénescence (SR) et la consommation (CR) journalière de tissus foliaires (hg. MS.ha⁻¹.jour⁻¹) (d'après Rodriguez Palma, 1998).

Espèces	GR				SR				CR			
	0N	50N	100N	s.e.±	0N	50N	100N	s.e.±	0N	50N	100N	s.e.±
HIVER	2.0	3.2	4.8	0.5	1.4	1.7	2.3	0.2	0.7	1.7	2.8	0.5
DEBUT DU PRINTEMPS	4.6	6.4	9.9	1.1	2.2	2.1	3.8	0.4	0.9	2.0	4.0	0.8

Les périodes expérimentales « Hiver » et « Début du printemps » correspondent aux dates suivantes : du 12/8 au 12/9/96 et du 16/9 au 3/10/86, respectivement.

N0, N50 et N100 indiquent les traitements de fertilisation azotée correspondant à 0, 50 et 100 kg N.ha⁻¹ appliqués 50% en Avril et 50% en Juillet (hiver). Une fertilisation P (60 kg.ha⁻¹) a été faite au mois d'Avril.

L'indice foliaire des traitements était en moyenne 1.1 0±0.06 et la hauteur de l'herbe a été maintenue à 4.9±0.1 cm sur tous les traitements.

En hiver les flux des tissus foliaires ont été calculés à partir de la contribution de *Lolium multiflorum* et *Stipa neesiana*. Au printemps à partir de ces deux espèces et d'*Hordeum stenostachys*. Ils ont représenté environ 20% de la biomasse aérienne totale de la communauté naturelle.

s.e.± = l'écart type de la moyenne.

Le raisonnement que nous venons de suivre dans le cas de l'azote peut tout aussi bien s'appliquer dans le cas de la croissance hivernale à faible température. En effet, la très faible efficacité d'utilisation de l'herbe pendant la période hivernale n'est pas directement due à des caractéristiques intrinsèques de l'espèce *Lolium multiflorum*, mais essentiellement au fait que dans ces conditions de croissance très faible, le niveau de chargement nécessaire pour maintenir une hauteur d'herbe constante était très faible. Les résultats de l'expérimentation de Rodriguez Palma (1998) dont nous avons parlé dans le Chapitre IV sont présentés dans le Tableau V-4. Ils montrent que l'efficacité d'utilisation de l'herbe produite dans ces traitements était de l'ordre de 45 à 60 % contre seulement 10 à 20% pour les traitements non fertilisés. Cette augmentation d'efficacité correspond en fait à celle qui a été analysée dans le Chapitre IV (Tableau IV-9) et qui découle des différences de chargement qu'il a fallu utiliser pour maintenir des hauteurs d'herbe constantes (Tableau IV-7). Ceci confirme donc que les faibles efficacités de consommation de l'herbe qui sont constatées sur *Lolium multiflorum* en hiver et au début du printemps ne sont pas dues à une caractéristique intrinsèque de cette espèce liée au fait qu'elle soit en « équilibre de démographie foliaire » mais seulement la résultante des conditions de faible croissance de l'herbe à cette période de l'année. En d'autres termes, les flux de sénescence très importants constatés à cette période de l'année sur cette espèce, ne lui sont pas « imputables » et ils ne sont en aucun cas « obligatoires » ; ils proviennent tout simplement du faible chargement que l'on est obligé de maintenir à cette époque de l'année du fait des mauvaises conditions de croissance de l'herbe.

CHAPITRE VI

DISCUSSION GENERALE ET CONCLUSIONS

VI-1 Rappel de la problématique initiale

Dans l'introduction générale de cette thèse, nous avons présenté les principales limitations écologiques et agronomiques de la production animale dans la région de la Pampa Humide. En effet, le système de pâturage continu très extensif qui est communément pratiqué dans cette région, est confronté à la variation saisonnière extrêmement importante de la croissance de l'herbe entre l'hiver où la production des graminées C3 est limitée à la fois par les faibles températures et les faibles niveaux de minéralisation de l'azote, et la période de fin de printemps et début d'été qui correspond à la production des graminées C4. Dans ces conditions, le système de production traditionnel qui se réduit le plus souvent à un pâturage en continu tout au long de l'année d'un même troupeau de vaches allaitantes sur un même ensemble de parcelles, conduit à un surpâturage important de la prairie pendant la période hivernale provoquant une disparition progressive des graminées C3, et à une sous-exploitation de la prairie en été conduisant à des accumulations de biomasse non consommée à l'automne qui contribuent également à la disparition des espèces C3.

Face à ce problème, nous avons mis en place un programme de recherche coordonné dont l'objectif global était d'identifier les limites de la production de l'herbe et de sa consommation par les animaux pendant la période cruciale de l'hiver et du début de printemps. Ainsi il pouvait être possible de vérifier si une action visant à augmenter la croissance de l'herbe à cette période de l'année permettrait une augmentation substantielle du chargement, ce qui en retour permettrait une meilleure utilisation des excès de production d'herbe pendant la fin du printemps et l'été. C'est dans ce cadre général que notre travail de thèse s'est situé.

Pour cela, quatre étapes de recherches nous semblaient nécessaires :

- l'analyse de la croissance et de la morphogenèse des principales espèces représentatives des communautés végétales de la région pendant la période cruciale de la transition entre l'hiver et le printemps ;
- l'analyse des flux de tissus foliaires des principales espèces au sein d'une prairie pâturée de manière à analyser l'efficacité d'utilisation de l'herbe produite en fonction des conditions de croissance de l'herbe et du chargement animal ;
- l'analyse de la réponse de la croissance de l'herbe à un apport d'azote en période hivernale et ses répercussions sur le chargement animal et la consommation d'herbe par les animaux ;
- l'analyse des répercussions sur la croissance et la consommation de l'herbe en été de cet apport d'azote et de cette augmentation de chargement, et l'étude intégrée du système de pâturage.

Notre travail de thèse a concerné essentiellement les deux premières étapes et il a pris en compte quelques aspects de la troisième étape. Pour cela trois séries d'expérimentations ont été mises en place. Une première étude préliminaire a été conduite en 1992-1993 pour étudier la croissance et la morphogenèse d'un certain nombre d'espèces représentatives et leur réaction aux variations de température en milieu naturel, les résultats obtenus ont été présentés dans le Chapitre III. Une deuxième expérimentation qui représente la partie centrale de ce travail a été conduite au pâturage en 1993-1994 et a permis d'analyser les interactions entre les états du couvert végétal, la dynamique de croissance de l'herbe et le chargement animal sur les flux de consommation et de sénescence de tissus foliaires et sur l'efficacité d'utilisation de l'herbe au pâturage. Enfin, nous avons utilisé les résultats d'une troisième expérimentation conduite en 1996-1997 pour étudier l'impact d'une modification de la croissance hivernale d'herbe sur les niveaux de chargement et l'efficacité d'utilisation de l'herbe par les animaux. Cette dernière expérimentation réalisée par Rodriguez Palma (1998), bien que ne faisant pas directement partie de ce travail de thèse, a été conçue de manière totalement complémentaire et intégrée et nous avons jugé utile d'en utiliser les résultats pour renforcer l'interprétation de nos propres résultats et permettre une généralisation du modèle proposé.

VI-2 Rappel des principaux résultats et généralisation

VI-21 Les caractéristiques morphogénétiques des espèces et leurs conséquences sur la dynamique de végétation des peuplements pâturés

L'analyse de la morphogenèse des différentes espèces qui a été entreprise dans le Chapitre III a permis de préciser les lois de réponse à la température de la vitesse d'apparition des feuilles (LAR) et de leur vitesse d'allongement (LER). Cette analyse réalisée en conditions naturelles ne permet pas d'isoler l'effet direct de la température des effets induits par les autres facteurs du milieu qui lui sont corrélés. Cependant ces résultats permettent de montrer des différences importantes de réponse à la température entre espèces, non seulement entre espèces C3 et C4 comme on s'y attendait, mais également au sein d'un même groupe métabolique. La connaissance de la réactivité de ces espèces à la température, si elle pouvait être confirmée par des études plus fines en conditions contrôlées, devrait fournir une grille d'analyse très précieuse pour comprendre les dynamiques de croissance saisonnière des communautés végétales complexes. A cet égard, le fait que pour les espèces C4, la réponse de la vitesse d'apparition des feuilles à l'augmentation de la température ne soit pas linéaire, nous interdit pratiquement d'utiliser les degrés-jours comme base de calcul de l'intervalle phyllochronique.

Cette très forte réactivité des espèces C4 à la température leur confère un statut très particulier au sein de la communauté végétale au printemps. En effet du fait de l'accélération constante de la vitesse d'apparition des feuilles avec l'augmentation progressive des températures, ces espèces n'atteignent que très tardivement leur équilibre démographique et continuent à accumuler des feuilles vertes en plus grand nombre avant que le flux de sénescence ne vienne équilibrer le flux de croissance.

Les résultats que nous avons obtenus lors de cette étude ont permis de montrer que les caractéristiques structurales des espèces comme la taille finale des feuilles et le nombre de feuilles vivantes par talles pouvaient être prévues par l'analyse des lois de réponse à la température des caractéristiques morphogénétiques des espèces (vitesse d'apparition des feuilles, vitesse d'allongement et durée de vie) comme cela avait été proposé par Lemaire et Chapman (1996). Cependant, nos résultats permettent de mettre en évidence l'effet important que jouent les variables d'état du peuplement végétal sur la morphogenèse des plantes. Ainsi.

dans le schéma du modèle de Lemaire et Chapman (1996) il est indispensable de tenir compte de la **plasticité morphogénétique** des espèces en réponse aux modifications de la structure du couvert végétal (Indice Foliaire, Biomasse ou/et Hauteur d'Herbe). Ainsi, comme nous l'avons montré, selon les espèces, les effets de la hauteur de l'herbe sur les vitesses d'allongement et d'apparition des feuilles peuvent engendrer des différences importantes de tailles finales des feuilles et du nombre de feuilles par talle ce qui crée donc une boucle de rétroaction entre morphogénèse et structure du couvert végétal qui pourrait être l'un des moteurs de la **dynamique de végétation des communautés végétales pâturées**. Il faut cependant noter à cet égard que notre étude, exclusivement concentrée sur l'échelle de la talle individuelle, n'a absolument pas pris en compte la **dynamique de la population de talle** qui est l'un des éléments essentiels de la dynamique de végétation. Nous reviendrons sur ce point dans la suite de la discussion lorsque nous aborderons le problème du passage de l'échelle d'étude de la talle individuelle à l'échelle d'étude du couvert végétal dans le cas des communautés végétales plurispécifiques.

Une autre conclusion importante qui peut être tirée de cette étude est la confirmation du rôle essentiel que joue la **durée de vie des feuilles** de chacune des espèces. Cette caractéristique morphogénétique semble assez précisément « génétiquement » programmée, et elle définit en réalité le décalage temporel qu'il y a entre une variation de flux de croissance et son effet ultérieur sur le flux de sénescence. La connaissance de cette variable permet donc de construire un véritable modèle de dynamique de tissus foliaires en définissant des compartiments successifs correspondant aux différentes catégories de feuilles et de calculer les **temps de résidence** d'un certain nombre d'éléments tels que C, N ou P afin de représenter la dynamique de ces éléments au sein d'un écosystème. La tentative de modélisation que nous avons effectuée sur la base des éléments de longueur des tissus foliaires pourrait fournir la base d'un tel modèle. Cela nous a permis également d'élargir la vision très restrictive que nous avons de la démographie foliaire à partir de l'étude quasi exclusive des espèces cespitueuses des régions tempérées (*Lolium perenne*, *Lolium multiflorum* et *Festuca arundinacea*) pour lesquelles l'**équilibre démographique foliaire** est presque toujours établi. La prise en compte des espèces C4 cespitueuses (*Paspalum dilatatum*) et stolonifères (*Cynodon dactylon*) pour lesquelles l'équilibre démographique foliaire n'est atteint que très tardivement, nous a fait prendre conscience qu'en milieu naturel à température fluctuante, il pouvait y avoir des décalages temporels très importants entre les flux de croissance et les flux de sénescence de tissus foliaires, et que ceci devait avoir une incidence très importante sur l'optimisation de la conduite du pâturage aux différentes saisons pour les communautés végétales à flore complexe.

En conclusion, cette étude a permis de confirmer sur un nombre plus diversifié d'espèces les bases générales du modèle de Lemaire et Chapman (1996) qui sont représentées dans la Figure I-1. Notamment, notre étude a pu analyser le **couplage entre flux de croissance et flux de sénescence de tissus foliaires** et fournir les bases d'une modélisation s'appuyant à la fois sur une analyse de la **démographie des feuilles**, et sur le déterminisme de leur **taille finale** qui permet de quantifier la dynamique du système à l'échelle de la **talle individuelle** « moyenne » en l'absence de défoliation par l'animal. Dans cette analyse, la température apparaît être le moteur essentiel de la vitesse de circulation des éléments de tissus foliaires dans le système ce qui détermine en sortie les deux flux de croissance et de sénescence ainsi que le décalage temporel existant entre eux. Ce modèle conceptuel peut donc fournir la base pour l'analyse des perturbations que **la défoliation et le prélèvement des tissus foliaires exercés par l'animal** impose au système.

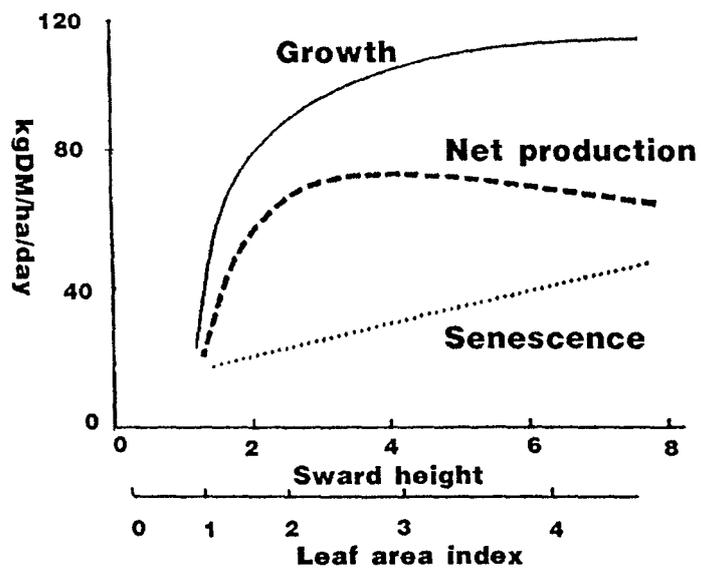


Figure VI-1. Influence de l'état du couvert végétal sur les flux de croissance (—), sénescence (...) et croissance nette (---) pour une prairie de ray-grass pérenne et trèfle blanc en condition de pâturage continuée. (d'après Bircham and Hodgson 1993)

VI- 22 L'effet du chargement sur les modalités de défoliation des talles individuelles et le prélèvement de tissus foliaires par l'animal ; conséquences sur l'efficience du pâturage

Les résultats obtenus dans le Chapitre IV ont permis de confirmer l'hypothèse générale qui avait été formulée par Mazzanti et Lemaire (1994), à savoir que, en système de pâturage continu, lorsque l'on impose le maintien d'un état stable du couvert végétal (hauteur d'herbe ou Indice Foliaire constant) la proportion des tissus foliaires produits sur une talle et qui échappent à la sénescence du fait du prélèvement par les animaux dépend essentiellement du chargement animal instantané. La chaîne de causalité explicative de cette relation semble maintenant assez bien établie et a pu être extrapolée à différentes espèces et à des conditions de croissance assez diverses.

Ainsi nous avons pu confirmer que la probabilité de défoliation d'une feuille individuelle entre le moment où elle apparaît sur une talle et le moment où elle rentre en sénescence dépend essentiellement du chargement animal qui est imposé à la prairie pendant cette même période. Si l'on admet que l'intensité avec laquelle une feuille est défoliée est indépendante du chargement animal il est possible de déterminer à l'échelle de la feuille, la proportion des tissus qui sont prélevés par l'animal et la proportion qui retourne au sol sous forme de litière. L'analyse que nous avons faite montre que cette proportion qui détermine en réalité **l'efficience d'utilisation de l'herbe par l'animal** dépend essentiellement du **chargement animal** et de la **durée de vie des feuilles** de chaque espèce.

Cet effet du chargement qui avait été mis en lumière par Mazzanti et Lemaire (1994) en comparant des prairies de fétuque élevée avec différents niveaux de nutrition azotée a été confirmé sur d'autres espèces par l'expérimentation de Rodriguez Palma (1998). Nos propres résultats permettent d'étendre l'interprétation de cet effet du chargement au cas de l'augmentation de la croissance d'herbe sous l'effet des variations saisonnières de température. Comme dans le cas de l'apport d'azote, toute augmentation de croissance de l'herbe, consécutive à une augmentation de la température au printemps, se traduit par une augmentation du chargement animal nécessaire pour maintenir constante la biomasse, l'Indice Foliaire ou/et la hauteur du couvert végétal. C'est cette augmentation de chargement, qui augmente la proportion du flux de croissance d'herbe, qui est effectivement consommée par l'animal. Il en résulte donc une augmentation plus que proportionnelle de la consommation d'herbe par l'animal, assurant ainsi une plus grande efficacité au système.

Il est important ici de montrer en quoi la confirmation et la généralisation de ce modèle d'interprétation de l'effet conjugué de la croissance d'herbe et du chargement animal permet de reconsidérer les effets classiquement observés des variables d'états (hauteur d'herbe et/ou Indice Foliaire) sur les flux de croissance et de sénescence des prairies pâturées en continu tels qu'ils ont été synthétisés dans le modèle de Bircham et Hodgson (1983). En effet dans ce modèle, tel qu'il est représenté dans la Figure VI-1, il a été établi des relations empiriques entre la croissance brute et la sénescence et les états du couvert végétal (hauteur ou/et Indice Foliaire) sur la base de nombreux résultats expérimentaux dans lesquels les variations de hauteur d'herbe entre traitements étaient obtenues par des modifications du chargement animal. C'est en effet exactement le même protocole expérimental que nous avons utilisé dans cette étude. Cependant, l'analyse détaillée que nous avons réalisée et le modèle conceptuel d'interprétation que nous avons donné de nos résultats permettent de proposer une interprétation plus générale de ces courbes.

Dans le modèle de Bircham et Hodgson tel qu'il est schématisé dans la Figure VI-1, il est clair que la forme asymptotique de la relation entre le flux de croissance brute et la hauteur d'herbe (ou l'Indice Foliaire) correspond à une réalité physiologique traduisant à la fois la

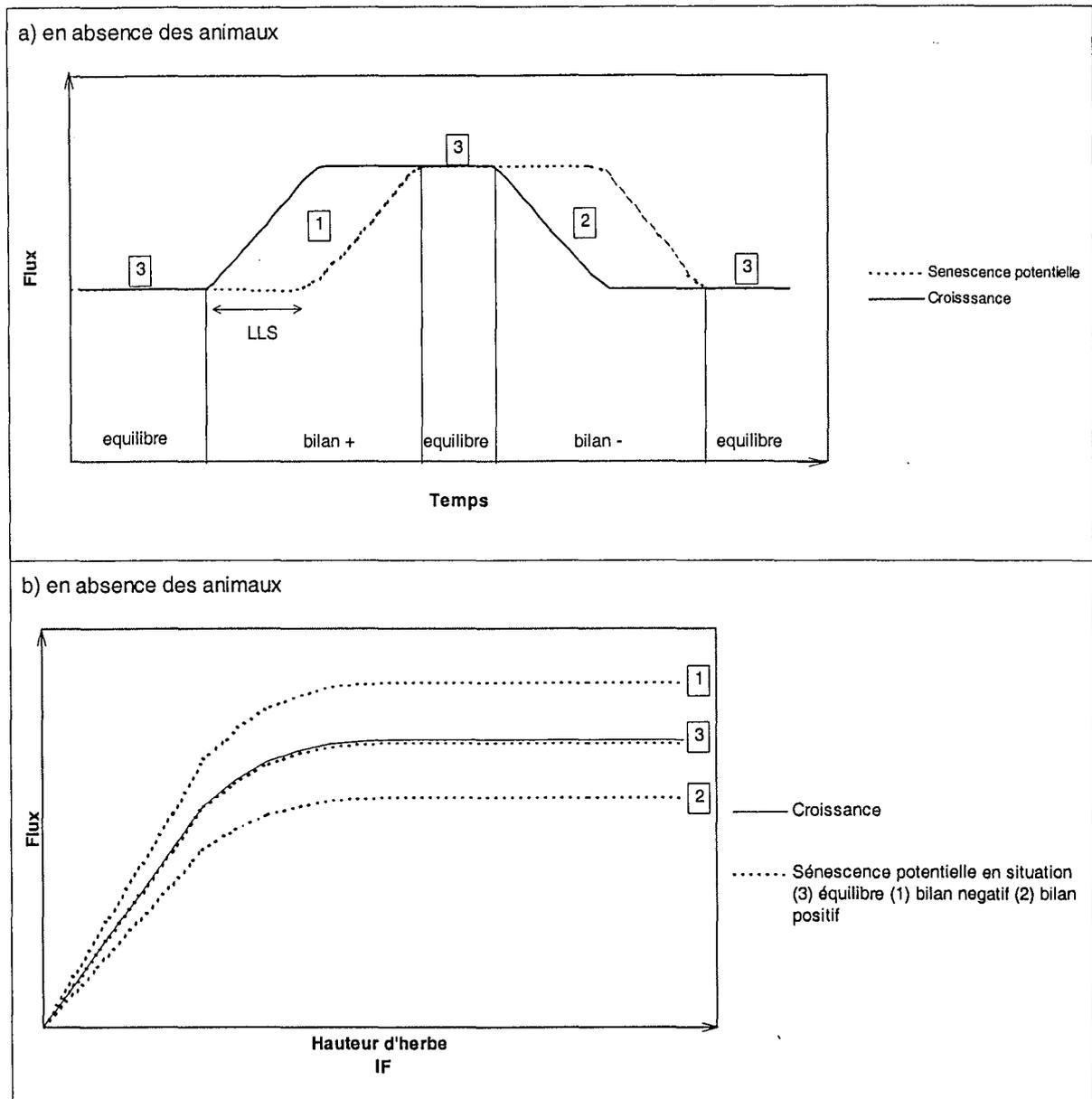


Figure VI-2A.

(a) Représentation du décalage temporel entre le flux de croissance et le flux de sénescence. Ce diagramme met en évidence, en conditions de croissances fluctuantes, des périodes d'équilibre stationnaire (3), des périodes de bilan positif (1) et des périodes de bilan négatif (2).

(b) En absence de prélèvements par l'animal (chargement = 0) le flux de croissance augmente asymptotiquement avec l'Indice Foliaire du couvert végétal et le flux de sénescence suit une loi similaire (3) ou bien supérieure ou inférieure selon la période considérée (1) ou (2).

réponse de la photosynthèse nette du couvert végétal à l'Indice Foliaire (Parsons *et al.*, 1988) et les phénomènes de compensation morphogénétique entre élongation foliaire et densité de talles (Mazzanti et Lemaire, 1994). La variable pertinente du couvert végétal qui détermine l'importance du flux de croissance, compte tenu d'un contexte environnemental donné (température, rayonnement, nutrition N...) est donc bien l'Indice Foliaire et la relation générale proposée par Bircham et Hodgson correspond bien à une représentation de type « mécaniste ».

Par contre, le statut de la relation linéaire entre le flux de sénescence et les variables d'état, hauteur ou/et Indice Foliaire, n'est pas de même nature. En effet, comme nous l'avons montré dans notre étude, en l'absence des animaux, le flux de sénescence devrait peu ou prou suivre une cinétique similaire au flux de croissance. Si la population de talles est en équilibre démographique foliaire et si les fluctuations de température restent faibles, ainsi que cela est représenté dans la Figure VI-2, le flux de sénescence devrait être plus ou moins homothétique du flux de croissance, la différence en valeur absolue étant dû au décalage temporel existant entre ces deux dynamiques. Si l'on considère que les variables d'état du couvert végétal sont bien les variables causales qui déterminent l'intensité du flux de sénescence, il est alors difficile d'expliquer la relation linéaire obtenue par Bircham et Hodgson (1983). En réalité, comme nous l'avons montré dans notre étude, le flux de sénescence foliaire observé en condition de pâturage représente la proportion des tissus foliaires qui n'ont pas été prélevés par l'animal et qui ont pu poursuivre jusqu'à leur terme leur programme morphogénétique. En réalité, dans le schéma de Bircham et Hodgson, comme cela est expliqué dans le diagramme de la Figure VI-2 il y a **confusion d'effet** entre la **hauteur d'herbe** et le **chargement**. Ceci permet de renverser la chaîne de causalité : ce n'est pas parce que la sénescence est accélérée lorsque que l'on maintient une hauteur d'herbe élevée que l'on obtient un niveau de consommation limité et une efficacité faible d'utilisation de l'herbe, mais c'est la nécessité de diminuer le chargement pour maintenir une hauteur d'herbe élevée qui en diminuant la consommation d'herbe détermine en conséquence l'augmentation de la part relative de la sénescence.

Il est bien entendu très difficile de manipuler la hauteur d'herbe ou l'Indice Foliaire d'un couvert végétal pâturé en continu par d'autres voies que par une manipulation du chargement animal, et cette confusion d'effet entre variable d'état du couvert et chargement sera toujours présente dans l'interprétation des résultats obtenus sur les études de gestion du pâturage. Il nous semble cependant essentiel d'avoir toujours présent à l'esprit la chaîne de causalité explicative afin de donner l'interprétation la plus générale possible aux résultats expérimentaux. A cet égard, le concept de **croissance nette**, qui représente le bilan entre les deux flux de croissance brute et de sénescence, nous paraît assez délicat à manipuler du fait qu'il suggère qu'il s'agit de la quantité d'herbe que les animaux ont la possibilité de consommer, alors qu'il s'agit au contraire de la résultante entre un **flux de croissance brut** qui est déterminé par les conditions environnementales et les variables d'état du couvert végétal et un **flux de consommation** qui lui dépend essentiellement du chargement animal. La coïncidence entre la croissance nette et la consommation d'herbe par les animaux n'est réalisée que dans le cas très particulier d'un état stationnaire qui ne correspond pas à la réalité des systèmes de pâturage pour lesquels les possibilités d'ajustement du chargement au cours de l'année restent limités et qui sont constamment soumis à de fortes fluctuations des conditions environnementales qui déterminent la croissance de l'herbe.

Le modèle d'interprétation que nous avons proposé permet donc d'élargir la base conceptuelle qui avait été précédemment établies par Bircham et Hodgson (1983) en permettant d'inclure le chargement animal, de manière explicite et indépendamment des variables d'état du couvert végétal, comme variable explicative de la distribution relative des flux de sénescence et de

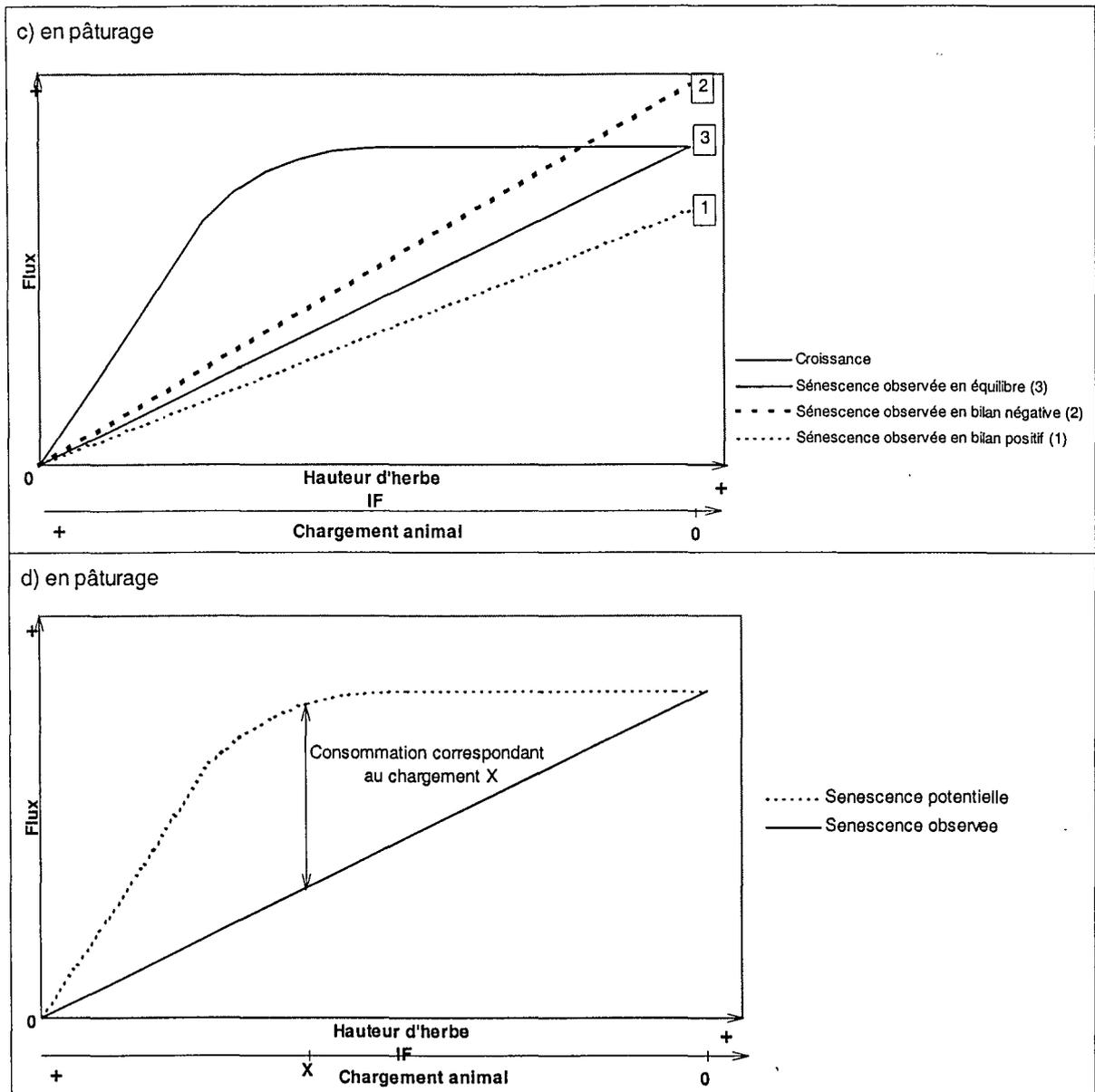


Figure VI-2B.

(c) En présence des animaux lorsque les augmentations de la hauteur de l'herbe sont obtenues par une diminution du chargement, conformément au modèle de Bircham et Hodgson (1983), on obtient une relation linéaire entre la sénescence observée et la hauteur de l'herbe.

(d) La différence entre la sénescence observée dans ces conditions et la sénescence potentielle qui se serait exprimée en absence des animaux (courbes de la figure b) correspond à la consommation de l'herbe que les animaux devrait avoir réalisée pour maintenir l'Indice Foliaire constant donc maintenir le potentiel de croissance du couvert végétal.

consommation des tissus foliaires qui conditionne l'efficacité des systèmes pâturés. Ceci devrait permettre de proposer ultérieurement des modèles de gestion pour l'optimisation du pâturage, qui prennent en compte simultanément les deux types de variables essentielles de pilotage : l'**Indice Foliaire** de la prairie pour optimiser la croissance de l'herbe, et le **chargement animal** pour optimiser son utilisation.

VI- 23 Passage de l'échelle de la talle individuelle à l'échelle du couvert végétal

Notre travail a été exclusivement concentré sur l'étude du déterminisme des flux de tissus foliaires à l'échelle des unités végétatives de base que sont les talles individuelles. Le changement d'échelle qui consiste à extrapoler ces flux à l'échelle du couvert végétal et de la communauté requiert de nombreuses études complémentaires qui n'ont pas été abordées dans le cadre de ce travail. A ce titre, la tentative qui a été faite dans le Chapitre V de faire des estimations de flux de tissus foliaires à l'échelle du mètre carré de sol se heurte à un certain nombre d'approximations.

La première approximation qui a été faite est celle d'une répartition homogène des masses de tissus sur toute la longueur de la feuille. Nous avons déjà signalé ce problème dans la présentation des résultats. La prise en compte explicite de la géométrie des feuilles en trois dimensions basée sur un certain nombre de caractérisations « morphométriques » des différentes espèces nous permettrait de combler aisément cette lacune.

Plus difficile à résoudre est l'absence de toute investigation sur la dynamique saisonnière de tallage des différentes espèces. En effet l'extrapolation des flux de tissus calculés à l'échelle de la talle individuelle « moyenne » à l'ensemble des populations de talles de la même espèce pose un double problème. Premièrement il est nécessaire d'avoir une idée de la représentativité de la population de « talles moyennes » qui a été baguée à un moment donné et sur laquelle les mesures de flux ont été réalisées par rapport à la dynamique de renouvellement de la population totale de talles présentes sur la prairie. En effet, il serait indispensable pour cela d'établir les lois de la morphogenèse pour les différentes classes d'âge des talles pour prendre en compte d'éventuels et très probables effets « ontogénétiques » sur les vitesses d'apparition et d'allongement des feuilles, et pourquoi pas sur les durées de vie. Nous avons fait implicitement l'hypothèse d'une « uniformité » de fonctionnement de toute la population de talles, qui si elle n'était pas respectée, pourrait induire de fortes distorsions dans les extrapolations que nous avons faites. Deuxièmement, lorsque l'on veut prendre en compte le fonctionnement d'une prairie plurispécifique caractérisée par une forte hétérogénéité spatiale, il devient indispensable de se donner les moyens de quantifier cette hétérogénéité et d'en caractériser la structure afin d'optimiser l'échantillonnage des individus. De plus, la détermination de variables moyennes caractérisant la structure du couvert végétal, n'a plus grand sens lorsque l'on aborde des couverts hétérogènes qui doivent être caractérisés par la distribution spatiale des variables locales.

Cependant, malgré cette limitation importante, l'étude de la **sélectivité entre espèces** exercée au pâturage par les animaux, que nous avons réalisée dans la deuxième partie du Chapitre IV, a permis de montrer que lorsque les espèces représentaient une abondance relative supérieure à 10 ou 15% de la biomasse totale offerte aux animaux, il ne semblait pas y avoir de « préférence » ou de « refus » de ces espèces par les animaux. Par contre lorsque ces mêmes espèces sont peu abondantes, elles sont défoliées moins fréquemment que ne laisserait supposer leur fréquence relative au sein de la communauté végétale. Ce qui paraît important dans notre étude c'est le fait que le niveau de sélectivité que les animaux exercent vis à vis d'une espèce à une période donnée, ne semble pas toujours dépendre de caractéristiques

permanentes propres à l'espèce, mais plutôt de son abondance spécifique au sein du couvert végétal. Au delà de cette constatation importante, notre étude ne permet pas de donner une interprétation explicative à cette observation. Seules des analyses de la structure spatiale et horizontale du couvert végétal et des arrangements entre les différentes espèces pourraient permettre d'aborder ce phénomène complexe.

Nous sommes donc tout à fait conscients des limites de l'exercice que nous avons effectué dans le Chapitre V. Des études spécifiques mettant en oeuvre des techniques d'analyse de **statistiques spatiales** devraient être entreprises sur ce type de couvert pour pouvoir aller plus loin dans ce type d'extrapolation en apportant les bases d'une description dynamique de l'hétérogénéité des mosaïques de végétation. De plus, les analyses que nous avons réalisées sur la dynamique de défoliation des talles individuelles n'ont été interprétées que sur la base d'une approche « probabiliste » moyenne. L'échantillon de talles baguées sur lequel nous avons réalisé les observations de fréquence et d'intensité de défoliations a été réparti de manière totalement « aveugle » et aléatoire sur la totalité de la surface des différentes parcelles. La seule exploitation possible de ces données a donc été la détermination de la probabilité d'événements « moyens ». Or une prise en compte *a priori* de l'hétérogénéité horizontale de la prairie aurait permis une structuration spatiale des probabilités d'événements de défoliations observées. Bien entendu, la mise en oeuvre de ces méthodologies est très lourde et ne pouvait pas être envisagée dans le cadre de cette thèse. Cependant si l'on veut poursuivre l'étude du fonctionnement de ce type de communauté végétale pâturée et déboucher véritablement sur des modèles de **dynamique de végétation**, il sera indispensable de maîtriser ces méthodes.

VI-3 Retour à la problématique initiale concernant la gestion du pâturage dans les prairies naturelles de la Pampa Humide

Nos résultats permettent de montrer que dans les conditions naturelles de la Pampa Humide, la température hivernale n'est pas le seul facteur limitant de la croissance d'un certain nombre d'espèces. Les réponses importantes à la température de l'allongement foliaire de la plupart des espèces recouvrent en réalité deux effets qui sont confondus. D'une part, un effet direct bien connu de la température sur la morphogenèse des différentes espèces, et d'autre part une évolution « saisonnière » de la fourniture d'azote (et de phosphore) qui suit l'évolution des températures au cours du printemps. Les résultats de Rodriguez Palma (1998) ont permis de montrer qu'un apport de 50 ou de 100 kg d'azote par hectare en fin d'automne, pouvait se traduire par un doublement, voir un triplement du chargement animal pendant l'hiver et le printemps. Or, nos propres données et le modèle d'interprétation que nous avons développé montre que la faible croissance de l'herbe pendant l'hiver, qui impose un chargement animal très faible, ne permet de consommer que de 10 à 20% au maximum des tissus foliaires produits. Si l'on veut maximiser la croissance pendant cette période en maintenant un Indice Foliaire élevé, ce ne peut être qu'en diminuant le chargement ce qui diminue encore davantage l'efficacité du système. Si l'on veut maximiser la consommation d'herbe en augmentant le nombre d'animaux, c'est au détriment de la croissance et cela conduit à une surexploitation des espèces à croissance hivernale dont l'abondance a tendance à diminuer, ce qui conduit à « aggraver » la dégradation de ces prairies. Pour sortir de cette « impasse » il semble bien, d'après nos résultats, qu'une accélération de la croissance de l'herbe pendant la période hivernale devrait permettre une augmentation très substantielle du chargement, ce qui se traduirait par une réduction importante de la proportion de tissus foliaires qui échappent à l'animal. Les études menées par ailleurs par Fernandez Grecco *et al.* (1995) et Lattanzi (1998) montrent que la plupart des espèces réagit très fortement à un apport d'azote hivernal et donc

que l'augmentation de chargement permis par un apport même limité d'azote peut être très importante.

De plus, comme le montre très clairement l'analyse de nos résultats, le supplément de chargement animal qui résulterait d'une telle pratique permettrait d'améliorer sensiblement l'efficacité de consommation de l'herbe aux autres saisons et contribuer ainsi à une efficacité globale du système de pâturage très nettement accrue. Cette interprétation reste bien entendu encore sous la forme d'une hypothèse et il s'agira dans la poursuite de ce travail de vérifier que l'effet bénéfique attendu d'une telle pratique est réel, aussi bien dans le court terme sur la productivité animale et l'efficacité du pâturage, que dans le moyen et long terme sur la dynamique de la végétation et la durabilité des communautés végétales.

BIBLIOGRAPHIE

- AGNUSDEI M.G., 1991.** Analisis de gradientes de vegetacion, suelo y uso en pastizales de areas bajas de la Pampa Deprimada. Tesis M. Sc., Universidad Nacional de Mar del Plata.
- AGNUSDEI M.G., MAZZANTI A., 1995.** Patrones de defoliación y morfogénesis de especies nativas de la Pampa Deprimida bonaerense. Rev. Arg. Prod. Animal, Vol. 15, N° 1, 199-203.
- AGNUSDEI M.G., COLLANTES M., ANCHORENA J., 1989.** Temperate native grassland evaluation through an integrated inventory of vegetation, soil and history of use (Argentina). Proceedings of the XVI International Grassland Congress, France, pp. 1417-1418.
- AGNUSDEI M.G., MAZZANTI A., CORDERO J., WADE M.H., 1997.** Leaf appearance rate of native and introduced grasses under different intensities of continuous grazing (Argentina). Proc. XVIIIth Int. Grassland Cong., 08-19 Juin 97, Winnipeg, Canada, vol 3, Session 29, 13-14.
- ANSLOW, R.C., 1966.** The rate of appearance of leaves on tillers of the graminæ. Herbage Abstracts 36(3), 149-155.
- AROSTEGUY J.C., 1982.** The dynamics of herbage production and utilisation in sward grazed by cattle and sheep. Ph.D. Thesis, University of Edinburgh, 268 p.
- ASPINALL D., 1966.** The control of tillering in the barley plant. I- The pattern of tillering and its relation to nutrient supply. Australian Journal of Biological Sciences, 14, 493-505.
- ASSUERO S.G., 1998.** Mediterranean and temperate tall fescues : physiological and morphological responses to water deficit, and the effect of nitrogen on winter and early-spring field performance under grazing. PhD in Plant Science, Massey University.
- BARTHAM G.T., GRANT S.A., 1984.** Defoliation of ryegrass-dominated sward by sheep. Grass and Forage Science, 39, 211-219.
- BINNIE R.C., CHESTNUTT D.M.B., 1994.** Effect of continuous stocking by sheep at four sward heights on herbage mass, herbage quality and tissue turnover on grass/clover and nitrogen-fertilized grass swards. Grass and Forage Science, 49, 192-202.
- BIRCHAM J.S., 1981.** Herbage growth and utilisation under continuous stocking management. Ph. D. Thesis. University of Edinburgh, 300p.
- BIRCHAM J.S., HODGSON J., 1983.** The influence of sward condition on rates of herbage growth and senescence in mixed swards under continuous stocking management. Grass and Forage Science, 38, 323-331.
- BIRCHAM J.S., HODGSON J., 1984.** The effects of change in herbage mass on rates of herbage growth and senescence in mixed swards. Grass and Forage Science, 39, 111-115.
- BRISKE D.D., STUTH J.W., 1982.** Tiller defoliation in a moderate and heavy grazing regime. Journal of Range Management, 35, 511-514.
- BRIZUELA M.A., CAUHEPE M.A., CID S., VIVIANI ROSSI E.M., FERNANDEZ GRECCO R.C., YAGUEDDU C., 1981.** Rev. Arg. Prod. Anim. Resúmenes. 1, 316-317.
- BROCK J.L., FLECHTER R.H., 1993.** Morphology of perennial ryegrass (*Lolium perenne*) plants in pastures under intensive sheep grazing. Journal of Agricultural Science, Cambridge, 120, 301-310.
- BROOM D.M., ARNOLD G.W., 1986.** Selection by grazing sheeps of pasture plants at low herbage availability and responses of the plants to grazing. Australian Journal of Agricultural Research, 37, 527-528.
- BURGOS J.J., 1969.** Clima de la Provincia de Buenos Aires en relacion con la vegetacion y el suelo. Flora de la Provincia de Buenos Aires – Tomo 1, pp. 33-39.

- CABRERA A.L., 1970.** Flora de la Provincia de Buenos Aires : Gramineas. Coleccion Cientifica INTA, Buenos Aires, Argentina – Parte II, 624 p.
- CAO W., MOSS D.N., 1989.** Daylength effect on leaf emergence and phyllochron in wheat and barley. *Crop Sciences*, 29, 1021-1025.
- CARRERE P., 1994.** Défoliation d'une association prairiale graminée (*Lolium perenne* L.) légumineuse (*Trifolium repens* L.) pâturée par des ovins. Impact sur la croissance et l'utilisation de l'herbe. Thèse Docteur es Sciences, Université de Paris-Sud, Orsay, 118 p.
- CAUHEPE M.A., FERNANDEZ GRECCO R., 1981.** Dieta de vacunos en pastoreo sobre un pastizal natural de la depresión del Salado. *AAPA Prod. Anim.*, 8, 85-95.
- CHATERJEE B.N., 1961.** Analysis of ecotypic differences in tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.). *Annual Applied Biologist*, 49, 560-562.
- CLARK D.A., CHAPMAN D.F., LAND C.A., DYMOCK N., 1984.** Defoliation of *Lolium perenne* and *Agrostis spp.* tillers and *Trifolium repens* stolons in set-stocked and rotationally grazed hill pastures. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 27, 289-301.
- COOPER J.P., 1964.** Climatic variation in forage grasses. I- Leaf development in climatic races of *Lolium* and *Dactylis*. *Journal of Applied Ecology*, 1, 45-61.
- CORDERO J.J., 1996.** Dinamica del crecimiento y eficiencia de utilizacion de una pastura de *Festuca arundinacea* Schreb., bajo pastoreo continuo de ovinos. Tesis M. Sc., Universidad Nacional Mar del Plata, 81p.
- CURLL M.L., WILKINS M.J., 1982.** Frequency and severity of defoliation of grass-clover by sheep at different stocking rates. *Grass and Forage Science*, 37, 291-297.
- DAVIES A.G., 1960.** Conditions influencing primary regrowth and regrowth of perennial ryegrass. Report of the Welsh Plant Breeding Station, 110-116.
- DAVIES A., 1974.** Leaf tissue remaining after cutting and regrowth in perennial ryegrass. *Journal of Agricultural Science, Cambridge*, 82, 165-172.
- DAVIES A., 1977.** Structure of the grass sward. Proc. of the Int. Meeting on Animal Production from Temperate Grassland, Dublin, 36-44.
- DAVIES A., 1988.** The regrowth of grass swards. In "The Grass Crop", Jones M.B., Lazenby A. (Eds), Chapman and Hall Ltd., London, 85-127.
- DAVIES A., 1993.** Tissue turnover in sward. In "Sward measurement handbook". Second edition, Davies A., Baker R.D., Grant S.A. Laidlaw A.S. (Eds), British Grassland Society, Reading, U.K., 183-216.
- DAVIES A., THOMAS H., 1983.** Rates of leaf and tiller production in young spaced perennial ryegrass plants in relation to soil temperature and solar radiation. *Annals of Botany*, 57, 591-597.
- DEREGIBUS V.A., SANCHEZ R.A., CASAL J.J., 1983.** Effects of light quality on tiller production in *Lolium spp.* *Plant Physiology*, 72, 900-912.
- DURU M., JUSTES E., LANGLET A., TIRILLY V., 1993.** Comparison of organ appearance and senescence rates in tall fescue, cocksfoot, and lucerne. *Agronomie*, 13, 237-252.
- ETCHEVERRIA H.E., BERGONZI R., 1995.** Estimacion de la mineralizacion de nitrogeno en suelos del Sudeste Bonaerense. CERBAS, INTA Balcarce, Argentina, Boletin Tecnico n° 135, 16p.
- FACELLI J.M., 1988.** Reponse to grazing after nine years of cattle exclusion in a Flooding Pampa Grassland, Argentina. *Vegetatio*, 78, 21-25.
- FERNANDEZ GRECCO R.C., MAZZANTI A., ECHEVERRIA H.E., 1995.** Efecto de la fertilización nitrogenada sobre el crecimiento de forraje de un pastizal natural de la Pampa Deprimida bonaerense (Arg.). *Rev. Arg. Prod. Anim.*, 15 (1), 173-176.

- FRANK A.B., 1991.** Morphological development of crested and western wheatgrass following grazing. *Agronomy Journal*, 83, 826-828
- FRANK A.B., HOFFMANN L., 1989.** Relationship among grazing management, growing degree days and morphological development for native grasses on the Northern Great Plains. *Journal of Range Management*, 42, 199-202
- FRANK A.B., BERDAHL J.D., BAKER R.E., 1985.** Morphological development and water use in clonal lines of four forage grasses. *Crop Science*, 25, 339-344.
- FULKERSON W.J., SLACK K., 1995.** Leaf number as a criterion for determining defoliation time for *Lolium perenne*. 2- Effect of defoliation frequency and height. *Grass and Forage Science*, 50, 16-20.
- GAMMON D.M., ROBERTS B.R., 1978a.** Patterns of defoliation during continuous and rotational grazing of the Matopos Sandveld of Rhodesia. 1- Selectivity of grazing. *Rhodesian Journal of Agricultural Research*, 16, 117-131.
- GAMMON D.M., ROBERTS B.R., 1978b.** Patterns of defoliation during continuous and rotational grazing of the Matopos Sandveld of Rhodesia. 2- Severity of defoliation. *Rhodesian Journal of Agricultural Research*, 16, 133-145.
- GAMMON D.M., ROBERTS B.R., 1978c.** Patterns of defoliation during continuous and rotational grazing of the Matopos Sandveld of Rhodesia. 3- Frequency of defoliation. *Rhodesian Journal of Agricultural Research*, 16, 147-164.
- GAO Y., WILMAN D., 1994.** Leaf development in eight related grasses. *Journal of Agricultural Science*, 123, 41-46.
- GASPARI V.E., 1985.** Dinámica de la población de hojas y macollos y patrones de defoliación de especies nativas (*Distichlis* spp., *Hordeum* spp., *Poa* spp. y *Sporobolus indicus*) del área deprimida bonaerense, pastoreadas por vacunos a dos niveles de uso. Tesis Ing. Agr., Universidad Nacional de Mar del Plata, Fac. de Ccias. Agr. Balcarce, Argentina, 72p.
- GASTAL F., BELANGER G., LEMAIRE G., 1992.** A model of the leaf extension rate of tall fescue in response to nitrogen and temperature. *Annals of Botany*, 70, 437-442.
- GOUNOT M., YU O., 1980.** Recherches sur l'évaluation de la productivité primaire épigée des graminées prairiales. *Acta OEcologica/OEcol. Plant*, Vol.1(15) N°1, 81-102.
- GRANT S.A., KING J., 1984.** Grazing management and pasture production: the importance of sward morphological adaptations and canopy photosynthesis. Biennial Report of the Hill Farming Research Organization, 1982-1983, 119-129.
- GRANT S.A., BARTHAM G.T., TORVELL L., 1981.** Components of regrowth in grazed and cut *Lolium perenne* sward. *Grassland Forage Science*, 36, 155-168.
- GRANT S.A., EATON D.A., BARTHAM G.T., 1989.** Problems in estimating tissue turnover in grass swards. *Grass and Forage Science*, 45, 47-54.
- GRANT S.A., BARTHAM G.T., TORVELL L., KING J., SMITH H.K., 1983.** Sward management, lamina turnover and tiller population density in continuously stocked *Lolium perenne*-dominated swards. *Grass and Forage Science*, 38, 333-344.
- HEADY, H.F. 1975.** Rangeland management. New York, McGraw Hill. 460pp.
- HEITSCHMIDT R.K., BRISKE D.D., PRICE D.L., 1990.** Pattern of interspecific tiller defoliation in a mixed-grass prairie grazed by cattle. *Grass and Forage Science*, 45, 215-222.
- HIDALGO L.G., CAUHEPE M.A., 1991.** Effect of seasonal stress in above ground biomass for a native grassland of the flooding Pampa, Argentina. *Journal of Range Management*, 44, 471-475.
- HODGSON J., 1966.** The frequency of defoliation of individual tillers in a set stocked sward. *Journal of British Grassland Society*, 21, 258-263.

- HODGSON J., 1981.** Influence of sward characteristics on diet selection and herbage intake by the grazing animal. In: Nutritional limits to animal production from pastures. Ed: HACKER, J.B. Commonwealth Agricultural Bureaux, 153-166.
- HODGSON J., 1985.** The significance of sward characteristics in the management of temperate sown pastures. Proc. of the XVth. Int. Grassld. Congr., Kyoto, 31-34.
- HODGSON J., 1986.** Grazing behaviour and herbage intake. British Grassland Society, Occasional Symposium, n°19, 51-63.
- HODGSON J., OLLERENSHAW J.H., 1969.** The frequency and severity of defoliation of individual tillers in set-stocked swards. Journal of British Grassland Society, 24, 226-234.
- HODGSON J., WADE M.H., 1978.** Grazing management and herbage production. In "Grazing sward production and livestock output", Brit. Grassld. Soc., Winter Meeting, 1.1-1.12.
- HODGSON J., BIRCHAM J.S., GRANT S.A., KING J., 1981.** The influence of cutting and grazing management on herbage growth and utilization. In C.E. Wright (Ed) "Plant Physiology and Herbage Production", Proc. Occ. Symp., n° 13., Brit. Grassld. Soc., 51-62.
- HODGKINSON K.C., 1980.** Frequency and extent of defoliation of herbaceous plants by sheep in a foothill range community in northern Utah. Journal of Range Management, 33, 164-169.
- HUME D.E., 1991.** Leaf and tiller production of prairie grass (*Bromus willdenowii* Kunth) and two ryegrass (*Lolium*) species. Annals of Botany, 67, 111-121.
- HUSTON J.E., PINCHAK E., 1991.** Range animal nutrition. In: Grazing management. Ed: HEITSCHMIDT, R.K. and STUTH, J.W., Timber Press., Portland, Oregon, 27-63.
- JACKSON D.K., 1975.** The influence of patterns of defoliation on sward morphology. In « Pasture utilization by the grazing animal » Hodgson J., Jackson D.K. (Eds), British Grassland Society, Occasional Symposium, n°8, 51-60.
- JOHNSON I.R., PARSONS A.J., 1985.** A theoretical analysis of grass growth under grazing. Journal of Theoretical Biology, 112, 345-367.
- JOHNSON I.R., THORNLEY J.H.M., 1985.** Dynamic model of the response of a vegetative grass crop to light, temperature and nitrogen. Plant, Cell and Environment, 8, 485-499
- KAYS S., HARPER J.L., 1974.** The regulation of plant and tiller density in a grass sward. Journal of Ecology, 62, 97-105.
- KIRBY E.J.M., 1995.** Factors affecting rate of leaf emergence in barley and wheat. Crop Science, 35, 11-19.
- LABREVEUX M., 1998.** Caracterización de la producción de forraje y de la morfogenésis de ocho especies de gramíneas forrajeras de la Pampa Húmeda argentina. Tesis MSc, Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina, 75p.
- LIDLAW A.S., STEEN R.W.J., 1989.** Turnover of grass laminae and white clover leaves in mixed swards continuously grazed with steers at a high and low N fertilizer level. Grass and Forage Science, 44, 249-258.
- LATTANZI F., 1998.** Efecto de la fertilización nitrogenada sobre el crecimiento de fescuas de tipo templado y mediterráneo. Tesis MSc, Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina, 118p.
- LATTANZI F., MARINO M.A., MAZZANTI A., 1997.** Fertilizer nitrogen and morphogenetic response in *Avena sativa* and *Lolium multiflorum*. Proc. XVIIIth Int. Grassland Cong., 08-19 Jun 97, Winnipeg, Canada,
- LEMAIRE G., 1985.** Cinétique de croissance d'un peuplement de fétuque élevée (*Festuca arundinacea* Schreb.) pendant l'hiver et le printemps: effet des facteurs climatiques. Thèse d'Etat, Université de Caen, 96p.
- LEMAIRE G., 1987.** Sward dynamics under different management programmes. Proc. 12th Gen. Meeting Eur. Grassland Fed., 04-07 Jul. 88, Dublin, Irelande, 7-23 - (Invited paper)

- LEMAIRE G., CHAPMAN D., 1996.** Tissue flows in grazed plant communities. In "The ecology and management of grazing systems", Hodgson J and Illius A.W (Eds.), CAB International, UK, 33-36.
- LEMAIRE G., VARLET-GRANCHER C., GASTAL F., DURAND J.L., 1987.** Ecophysiological approach to plant growth. Consequences for breeding strategies for forage species in contrasting conditions and different managements. EUCARPIA Meeting, Lusignan (France), 22-24/09/87, 16p.
- LEON R.J.C., 1975.** Las comunidades herbáceas de la región Castelli-Pila. Comisión de Investigaciones Científicas, La Plata (Arg.), Monografía N° 5, 75-107.
- LEON R.J.C., BERTILLER M., 1982.** Aspectos fenológicos de dos comunidades de un pastizal de la Depresión del Salado (prov. De Bs.As.). Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica, 20 (3-4), 329-347.
- MACEIRA N.O., 1983.** Estructura y funcionamiento del canopy en un pastizal natural. Tesis M.S., Universidad Nacional de Mar del Plata, Fac. de Ccias. Agr. Balcarce, Argentina, 188 p.
- MATTHEW C., YANG J.Z., POTTER J.F., 1998.** Determination of tiller and root appearance in perennial ryegrass (*Lolium perenne*) swards by observation of the tiller axis, and potential application in mechanistic modelling. New Zealand Journal of Agricultural Research, 41, 1-10.
- MATTHEW C., LEMAIRES G., SACKVILLE HAMILTON N.R., HERNANDEZ-GARAY A., 1995.** A modified self-thinning equation to describe size/density relationships for defoliated swards. Annals of Botany, 76, 539-587.
- MAURICE I., GASTAL F., DURAND J.L., 1997.** Generation of form and associated mass deposition during leaf development in grasses : a kinematic approach for non-steady growth. Ann. Bot., 80, 673-683.
- MAZZANTI A., 1990.** Effet de l'azote sur la croissance de l'herbe d'une prairie de fétuque élevée et son utilisation par des moutons en pâturage continu. Thèse (Dr.), Université de Paris-Sud, Orsay, 105p.
- MAZZANTI A., LEMAIRES G., 1994.** Effect of nitrogen fertilization on herbage production of tall fescue swards continuously grazed by sheep. 2- Consumption and efficiency of herbage utilization. Grass and Forage Science, 49, 352-359.
- MAZZANTI A., LEMAIRES G., GASTAL F., 1994.** Effect of nitrogen fertilization on herbage production of tall fescue swards continuously grazed by sheep. 1- Herbage growth dynamics. Grass and Forage Science, 49, 111-120.
- MAZZANTI A., CASTANO J., SEVILLA G.H., ORBEA J.R., 1992.** Características agronómicas de especies y cultivares de gramíneas y leguminosas forrajeras adaptadas al sudeste de la provincia de Buenos Aires. Manual de descripción CERBAS, Balcarce, Argentina, 73p.
- NEUTEBOOM J.H., LANTIGA E.A., 1989.** Tillering potential and relationship between leaf and tiller production in perennial ryegrass. Annals of Botany, 63, 265-270.
- NOY-MEYER I., 1975.** Stability of grazing systems : an application of predator-prey graphs. Journal of Ecology, 63, 459-481
- ONG C.K., 1978.** The physiology of tiller death in grasses. 1- The influence of tiller age, size and position. Journal of the British Grassland Society, 33, 197-203.
- PARSONS A.J., 1988.** The effects of season and management on the growth of grass swards. In "The Grass Crop", Jones M.B. and Lazenby A. (Eds), Chapman and Hall Ltd., London., 129-173.
- PARSONS A.J., 1994.** Exploiting resource capture – grassland. In "Resource capture in crops", Monteith J.L. and Unsworth M.H. (Eds), Nottingham University Press, 315-322.
- PARSONS A.J., ROBSON M.J., 1980.** Seasonal changes in the physiology of S24 perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). I- Response of leaf extension to temperature during the transition from vegetative to reproductive growth. Annals of Botany, 46, 435-444.

- PARSONS A.J., HARVEY A., WOLEDGE J., 1991a.** Plant/animal interactions in a continuously grazed mixture. 1- Differences in the physiology of leaf expansion and the fate of leaves of grass and clover. *Journal of Applied Ecology*, 28, 619-634.
- PARSONS A.J., HARVEY A., JOHNSON I.R., 1991b.** Plant/animal interactions in a continuously grazed mixture. 2- The role of differences in the physiology of leaf expansion and of selective grazing on the performance and stability of species in a mixture. *Journal of Applied Ecology*, 28, 635-658.
- PARSONS A.J., JOHNSON I.R., HARVEY A., 1988.** Use of a model to optimize the interaction between frequency and severity of intermittent defoliation and to provide a fundamental comparison of the continuous and intermittent defoliation of grass. *Grass and Forage Science*, 43, 49-61.
- PARSONS A.J., LEAFE E.L., COLLET B., STILES W., 1983.** The physiology of grass production under grazing. I- Characteristics of leaf and canopy photosynthesis of continuously-grazed swards. *Journal of Applied Ecology*, 20, 117-126.
- PARSONS A.J., THORNLEY J.H., NEWMAN J., PENNING P.D., 1995.** A mechanistic model of some physical determinants of intake rate and diet selection in a two-species temperate grassland sward. *Functional Ecology*, 8, 187-204.
- PARSONS A.J., LEAFE E.L., COLLET B., PENNING P.D., LEWIS J., 1983.** The physiology of grass production under grazing. II- Photosynthesis, crop growth and animal intake of continuously-grazed swards. *Journal of Applied Ecology*, 20, 127-139.
- PATEL A.S., COOPER J.P., 1961.** The influence of seasonal changes in the light energy on leaf and tiller development in ryegrass timothy and meadow fescue. *Journal of the British Grassland Society*, 16, 299-308.
- PEACOCK J.M., 1975.** Temperature and leaf growth in *Lolium perenne*. III- Factors affecting seasonal differences. *Journal of Applied Ecology*, 12, 685-697.
- PEACOCK J.M., 1976.** Temperature and leaf growth in four grass species. *Journal of Applied Ecology*, 13, 225-232.
- PEARCY R.W., EHLINGER J., 1984.** Comparative ecology of C3 and C4 plants. *Plant, Cell and Environment*, 7, 1-13.
- RIMOLDI P., 1992.** Productividad primaria neta aérea de tres estructuras de vegetación de una comunidad húmeda del pastizal, en condiciones de pastoreo. Tesis Mg.Sc., Unidad Integrada EEA, INTA Balcarce, Fac. Cs. Agr., Balcarce (UNMdP), 82 p.
- ROBSON M.J., 1967.** A comparison of British and North African varieties of tall fescue (*Festuca arundinacea*). 1- Leaf growth during winter, and the effects on it of temperature and daylength. *Journal of Applied Ecology*, 4, 475-484.
- ROBSON M.J., RYLE G.J.A., WOLEDGE J., 1988.** The grass plant - its form and function. In "The Grass Crop", Jones M.B. and Lazenby A. (Eds.), Chapman and Hall Ltd., London, 25-83
- RODRIGUEZ PALMA R., 1998.** Fertilización nitrogenada de un pastizal de la Pampa Deprimada : crecimiento y utilización del forraje bajo pastoreo de vacunos. Thesis Mg. Sc., Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina, 135 p.
- RYLE G.J.A., 1964.** Effects of two levels of applied nitrogen on the growth of S37 cocksfoot in small simulated swards in a controlled environment. *Journal of the British Society*, 25, 20-29.
- SALA O.E., DEREGIBUS A.V., SCHLICHTER T., ALIPPE H., 1981.** Productivity dynamics of a native temperate grassland in Argentina. *Journal of Range Management*, 34 (1), 48-51.
- SALA O.E., OESTERHELD M., LEON R.J.C., SORIANO A., 1986.** Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Vegetatio*, 67, 27-32.
- SAS Institute Inc., 1988.** SAS/STAT User's Guide, Release 6.03, Edition. Cary, NC:SAS Institute Inc., 1088 p.

- SENF T R.L., 1987.** Domestic herbivore foraging tactics and landscape pattern. Proceedings-Symposium on plant-herbivore interactions. Snowbird, Utah. Intermountain Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture, Ogden, Utah, 137-140
- SENF T R.L., RITTENHOUSE L.R., WOODMANSEE R.G., 1985.** Factors influencing patterns of cattle grazing behaviour on shortgrass steppe. *Journal of Range Management*, 38, 82-87.
- SENF T R.L., COUGHENOUR M.B., BAILEY D.W., RITTENHOUSE L.R., SALA O.E., SWIFT D.M., 1987.** Large herbivore foraging and ecological hierarchies. Landscape ecology can enhance traditional foraging theory. *BioScience*, 37 (11), 789-799.
- SIMON J.C., LEMAIRE G., 1989.** Tillering and leaf area index in grasses in the vegetative phase. *Grass and Forage Science*, 42, 373-380.
- SKINNER R.H., NELSON C.J., 1992.** Estimation of potential tiller production and site usage during tall fescue canopy development. *Annals of Botany*, 70, 493-499.
- SKINNER R.H., NELSON C.J., 1994.** Effect of tillering trimming on phyllochron and tillering regulation during tall fescue development. *Crop Science*, 34, 1267-1272.
- SNAYDON R.W., 1991.** The productivity of C3 and C4 plants : a reassessment. *Functional Ecology*, 5, 321-330.
- SORIANO A., LEON R.J.C., SALA O.E., LAVADO R.S., DEREGIBUS V.A., CAUHEPE M.A., SCAGLIA O.A., LEMCOFF J.H., 1992.** Rio de la Plata grasslands. In "Ecosystems of the world 8A, Natural grasslands, Introduction and western hemisphere", Coupland R.T. (ED.), Elsevier, 367-407.
- STUTH J.W., 1991.** Foraging behaviour. In: *Grazing management*. Ed: HEITSCHMIDT, R.K. and STUTH, J.W. Timber Press, Portland, Oregon, 65-83.
- TALLOWIN J.R.B., BROOKMAN S.K.E., SANTOS G.L., 1995.** Leaf growth and utilization in four grass species under steady state continuous grazing. *Journal of Agricultural Science, Cambridge*, 124, 403-417.
- THOMAS H., NORRIS I.B., 1977.** The growth responses of *Lolium perenne* to the weather during winter and spring at various altitudes in mid-Wales. *Journal of Applied Ecology*, 14, 949-964.
- THOMAS H., NORRIS I.B., 1979.** Winter growth of contrasting ryegrass varieties at two altitudes in mid-Wales. *Journal of Applied Ecology*, 16, 553-565
- THOMAS H., NORRIS I.B., 1981.** The influence of light and temperature during winter on growth and death in simulated swards of *Lolium perenne*. *Grass and Forage Science*, 36, 107-116.
- THORNLEY J.H.M., PARSONS A.J., NEWMAN J., PENNING P.D., 1994.** A cost-benefit model of grazing intake and diet selection in a two-species sward. *Functional Ecology*, 8, 5-16.
- TRICART J.L.F., 1973.** Geomorfología de la Pampa Deprimada. Colección Científica XII, INTA, Buenos Aires, Argentina, 202 p.
- URSINO D.A., 1986.** Demografía de macollos y hojas y patrones de defoliación en otoño y en invierno para *Paspalum dilatatum* Poir como integrante de una comunidad natural del área deprimida bonaerense. Tesis Ing. Agr., Fac. Ccias. Agr., Univ. Nac. Mar del Plata.
- VAN ESBROECK G.A., HUSSEY M.A., SANDERSON M.A., 1997.** Leaf appearance rate and final leaf number of switchgrass cultivars. *Crop Science*, 37, 864-870.
- VAN LOO E.N., 1992.** Tillering, leaf expansion and growth of plants of two cultivars of perennial ryegrass grown using hydroponics at two water potentials. *Annals of Botany*, 70, 511-518.
- VARLET-GRANCHER C., GAUTIER H., LEMAIRE G., 1997.** Regulation of tillering of grasses by light quality (red/far-red and blue) and light quality. Proc. XVIIIth Int. Grassland Cong., 08-19 Juin 97, Winnipeg, Canada, (Poster)

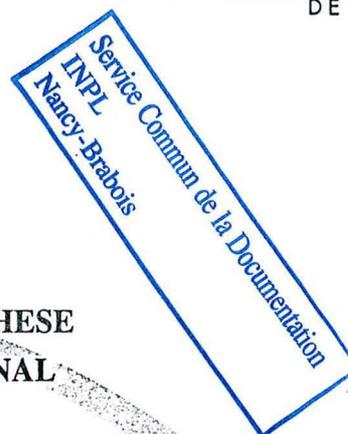
VAZQUEZ M.E., BARBERIS L.A., 1982. Variación estacional de la concentración de nitratos en el suelo. Revista de Investigaciones Agropecuarias, INTA, 22 (1), 13-22.

VERVOORST F., 1967. La vegetación de la República Argentina. VII- Las comunidades vegetales de la Depresión del Salado (Prov. de Bs.As.), Serie Fitogeografica, 7, 47-72.

WADE M.H., 1991. Factors affecting the availability of vegetative *Lolium perenne* L. to grazing dairy cows with special reference to sward characteristics, stocking rate and grazing method. Docteur Thèse, Université de Rennes I, 57p.

WADE M.H., BAKER R.D., 1979. Defoliation in set-stocked grazing systems. Grass and Forage Science, 34, 73-74.

XIA J.X., HODGSON J., CHU A.C.P., 1994. Effects of severity of grazing on tissue turnover in Matua prairie grass dairy pasture. New Zealand Journal of Agricultural Research, 37, 41-50.



**AUTORISATION DE SOUTENANCE DE THESE
DU DOCTORAT DE L'INSTITUT NATIONAL
POLYTECHNIQUE DE LORRAINE**

o0o

VU LES RAPPORTS ETABLIS PAR :

Monsieur SCHNYDER Hans, Professeur, Technical University of Munich, Freising, Allemagne
**Monsieur GASTAL François, Directeur de Recherche, Unité d'Ecophysiologie des
Plantes - INRA, Lusignan**

Le Président de l'Institut National Polytechnique de Lorraine, autorise :

Madame AGNUSDEI Monica

à soutenir devant un jury de l'INSTITUT NATIONAL POLYTECHNIQUE DE LORRAINE,
une thèse intitulée :

**"Analyse de la dynamique de la morphogenèse foliaire et de la défoliation de plusieurs
espèces de graminées soumises à un pâturage continu dans une communauté végétale de
la pampa humide (Argentine)".**

en vue de l'obtention du titre de :

DOCTEUR DE L'INSTITUT NATIONAL POLYTECHNIQUE DE LORRAINE

Spécialité : **"SCIENCES AGRONOMIQUES"**

Fait à Vandoeuvre le, **26 Mai 1999**

Le Président de l'I.N.P.L.,

J. HARDY



NANCY BRABOI
2, AVENUE DE LA
FORET-DE-HAY
BOITE POSTALE
F - 5 4 5 0
VANDŒUVRE CEDEX

RESUME en français

Les effets de l'état du couvert végétal (hauteur d'herbe et Indice Foliaire) et du chargement animal sur la croissance et la sénescence des tissus foliaires et leur consommation par les animaux ont été étudiés sur trois espèces représentatives des communautés végétales pâturées de la Pampa Humide en Argentine, *Lolium multiflorum*, *Paspalum dilatatum* et *Cynodon dactylon*. Cette étude a été conduite en conditions naturelles, en pâturage continu avec des génisses.

Les résultats montrent que la taille finale des feuilles (FLL) et le nombre maximum de feuilles vivantes par talle (NLL) peuvent être prédites par les lois de réponse de la morphogenèse foliaire à la température. Cependant, ces deux variables dépendent également de l'état du couvert végétal qui influence la vitesse d'apparition des feuilles (LAR). En situation de changement progressif saisonnier de la température les dynamiques de croissance et de sénescence foliaires sont apparues décalées.

Les résultats confirment que la probabilité pour une feuille d'être défoliée avant sa sénescence est directement dépendante de la durée de vie des feuilles (LLS) et du chargement animal. L'absence de sélectivité marquée de l'animal vis à vis des espèces les plus abondantes permet de généraliser ce résultat à l'échelle de la communauté végétale. Enfin, ce travail confirme que toute augmentation de la vitesse de croissance de l'herbe, entraînant une augmentation du chargement animal se traduit par une augmentation importante de l'efficacité d'utilisation de l'herbe produite par les animaux.

TITRE en anglais

Analysis of the dynamics of leaf morphogenesis and the pattern of defoliation of several grass species in a natural grassland community of the humid Pampa (Argentina) submitted to continuous stocking by cattle.

RESUME en anglais

The effect of sward state and stocking rate upon leaf growth, senescence and consumption rates per tiller and upon the efficiency of herbage utilization in *Lolium multiflorum* (C3 annual grass), *Paspalum dilatatum* and *Cynodon dactylon* (C4 perennial grasses) within a native grassland continuously grazed by cattle under natural mineral and hydric conditions was analyzed. Data of two complementary studies, one on leaf morphogenesis and the other on the effect of N fertilization on the dynamics of herbage growth and utilization, are also presented.

Results demonstrated that leaf length (LL) and number of living leaves (NLL) per tiller can be adequately predicted by the association between leaf morphogenesis dynamics and temperature. However, canopy structure modified leaf appearance as well as LL and NLL, the consideration of this plastic response being postulated as central to extend morphogenetic models of leaf growth to field conditions.

Growth and senescence rates were generally not linked along the experimental cycle, this phenomena being particularly marked in the C4 grasses. The importance of such dynamics to optimize the defoliation regime in complex plant communities under fluctuating temperatures is discussed.

Results confirm that while the probability of defoliation (PDF) during the leaf life span (LLS) depends on stocking rate, the intensity of each defoliation is relatively constant. This supports that PDF and LLS constitute the main components that define the leaf proportion that will senesce and, hence, the efficiency of herbage utilization. Species selectivity analysis suggests that defoliation pattern results can be general to a wide range of species abundance.

Evidences are presented on the positive effect of herbage growth increase upon the carrying capacity and the efficiency of herbage utilization. On this basis, the role of LAI and stocking rate as determinants of leaf tissue flows dynamics under continuous grazing are discussed.

DISCIPLINE

Sciences agronomiques

MOTS-CLES

pâturage continu, défoliation, morphogenèse, flux de tissus foliaires, prairie, graminées C3/C4, efficacité d'utilisation de l'herbe, *Lolium multiflorum*, *Paspalum dilatatum*, *Cynodon dactylon*

INTITULE ET ADRESSE DE L'U.F.R. OU DU LABORATOIRE

I.N.R.A. - Unité d'Ecophysiologie des Plantes Fourragères (U.E.P.F.) - 86600 LUSIGNAN - France