
Influence de la structure verticale et des compartiments physiologiques sur la qualité et la productivité de prairies multi-espèces.

Auteur : Snoeks, Lucien

Promoteur(s) : Bindelle, Jérôme

Faculté : Gembloux Agro-Bio Tech (GxABT)

Diplôme : Master en bioingénieur : sciences agronomiques, à finalité spécialisée

Année académique : 2024-2025

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/24005>

Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.

Influence de la structure verticale et des compartiments physiologiques sur la qualité et la productivité de prairies multi-espèces

Lucien SNOEKS

TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDES PRÉSENTÉ EN VUE DE L'OBTENTION
DU DIPLÔME DE MASTER BIOINGÉNIEUR
EN SCIENCES AGRONOMIQUES

Année académique 2024-2025

PROMOTEUR : Jérôme Bindelle

Toute reproduction du présent document, par quelque procédé que ce soit, ne peut être réalisée qu'avec l'autorisation de l'auteur et de l'autorité académique de Gembloux Agro-Bio Tech.
Le présent document n'engage que son auteur.

Influence de la structure verticale et des compartiments physiologiques sur la qualité et la productivité de prairies multi-espèces

Lucien SNOEKS

TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDES PRÉSENTÉ EN VUE DE L'OBTENTION
DU DIPLÔME DE MASTER BIOINGÉNIEUR
EN SCIENCES AGRONOMIQUES

Année académique 2024-2025

PROMOTEUR : Jérôme Bindelle

Remerciements

Au terme de ce travail, je souhaite exprimer ma profonde gratitude à toutes les personnes qui ont contribué, de près ou de loin, à sa réalisation.

Je tiens tout d'abord à remercier mon promoteur, le Professeur Jérôme Bindelle, pour la confiance qu'il m'a accordée et pour m'avoir offert l'opportunité de travailler sur un sujet qui m'a particulièrement motivé tout au long de cette année. Son soutien et son engagement ont été essentiels à l'aboutissement de ce projet.

J'adresse également mes remerciements à mon encadrant, Julien Philippart, pour la qualité de son suivi, son professionnalisme et sa disponibilité constante. Ses conseils, sa rigueur et sa bienveillance ont largement contribué à la bonne conduite de ce travail. Au-delà de son rôle scientifique, je souhaite souligner qu'il est avant tout un ami, dont le soutien, les encouragements et la bonne humeur ont été précieux tout au long de cette aventure.

Je souhaite aussi remercier l'ensemble des membres du bureau Animal Science pour leur accueil chaleureux et les échanges conviviaux partagés durant cette période. Leur bonne humeur et leur esprit d'équipe ont rendu mon expérience de TFE particulièrement agréable. Je remercie également l'équipe du site expérimental de Michamps, et en particulier Sébastien Crémer, pour l'opportunité offerte de profiter de leur dispositif expérimental, ainsi que pour leur collaboration et l'entretien du site. Mes remerciements vont aussi au CRA pour la réalisation des analyses NIRS.

Mes pensées vont également à mes amis, avec qui j'ai partagé ces années d'études à Gembloux. Les moments vécus ensemble resteront à jamais gravés dans ma mémoire et constituent un souvenir précieux de mon parcours académique et humain. Enfin, je tiens à exprimer toute ma reconnaissance à mes parents, qui m'ont toujours accordé une totale liberté dans mes choix et m'ont soutenu sans faille dans chacun de mes projets. Leur confiance et leur encouragement m'ont accompagné à chaque étape de mon parcours.

Abstract

This work focused on characterizing the vertical distribution of biomass, nitrogen content (%N), and organic matter digestibility (OMD) in multi-species grasslands, integrating the effects of botanical composition and canopy structure. The study was conducted at the Michamps experimental site (Belgium) and covered four treatments: hybrid ryegrass (RGH), red clover (TV), RGH/TV mixture, and a complex mixture (GAA). Sampling was carried out at two cutting dates (May 9 and June 30, 2025), following a protocol combining vertical stratification and separation of physiological compartments. Analyses included dry matter biomass (BMS), total nitrogen content (%N), and organic matter digestibility (OMD), complemented by canopy height measurements (total height using a sward stick and compressed height using a rising plate meter) taken on each quadrat prior to cutting. The results revealed marked vertical gradients, with living tissues concentrated in the upper part of the canopy and dead tissues in the basal part, reflecting a decline in quality with height (Carlsson & Huss-Danell, 2003). Significant effects of plant treatment, stratum, and physiological compartment were observed for all variables. Negative correlations between total height and nutritive value confirmed the relevance of integrating structural indicators into grassland evaluation. This work highlights the relevance of combining vertical structure and botanical composition to refine grassland quality assessment, both for sustainable management purposes and for detailed mechanistic modeling.

Keywords

Multi-species grassland, biomass, nitrogen, digestibility, physiological compartments, vertical structure, canopy height.

Résumé

Ce travail a porté sur la caractérisation de la répartition verticale de la biomasse, de la teneur en azote (%N) et de la digestibilité de la matière organique (OMD) dans des prairies multi-espèces, en intégrant l'effet de la composition botanique et de la structure du couvert. L'étude a été menée sur le site expérimental de Michamps (Belgique) et a porté sur quatre modalités : Ray-grass hybride (RGH), Trèfle violet (TV), association RGH/TV et mélange complexe (GAA). Les prélèvements ont été réalisés à deux dates de coupe (9 mai et 30 juin 2025), selon un protocole de stratification verticale et de distinction des compartiments physiologiques. Les analyses ont porté sur la biomasse sèche (BMS), la teneur en azote total (%N) et la digestibilité de la matière organique (OMD), complétées par des mesures de hauteur du couvert (hauteur totale au sward stick et hauteur comprimée à l'herbomètre), réalisées sur chaque quadrat avant la coupe. Les résultats ont mis en évidence des gradients verticaux marqués, avec une concentration des tissus vivants en partie supérieure du couvert et des tissus morts en partie basale, traduisant une diminution de la qualité avec la hauteur (Carlsson & Huss-Danell, 2003). Des effets significatifs de la modalité végétale, de la strate et du compartiment physiologique ont été observés sur l'ensemble des variables. Des corrélations négatives entre hauteur totale et qualité nutritive confirment l'intérêt d'intégrer des indicateurs structurels dans l'évaluation des prairies. Ce travail souligne la pertinence d'une approche combinant structure verticale et composition botanique pour affiner le diagnostic de la qualité des prairies dans une optique de gestion durable et dans des perspectives de modélisation mécaniste fine.

Mots-clés

Prairie multi-espèces, biomasse, azote, digestibilité, compartiments physiologiques, structure verticale, hauteur du couvert.

TABLE DES MATIÈRES

Table des matières.....	10
Table des figures	13
Table des tableaux.....	16
Liste des abréviations.....	17
1. INTRODUCTION.....	19
2. ETAT DE L'ART	20
2.1. Définition d'un écosystème prairial	20
2.2. Services écosystémiques.....	20
2.3. Diversité spécifique des prairies	22
2.4. Physiologie de la plante et cycle d'azote.....	24
2.5. Stratification verticale et compartiments physiologiques.....	27
2.6. Modélisation mécanistes des prairies	28
2.7. Nécessité de modéliser finement les prairies.....	30
2.8. Lacunes scientifiques identifiées	31
3. OBJECTIF DE CE TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDE.....	32
4. MATÉRIEL ET MÉTHODE.....	34
4.1. Organisation générale	34
4.2. Site expérimental	34
4.3. Plan expérimental	36
4.3.1. Organisation spatiale	36
4.3.2. Organisation temporelle	37
4.3.3. Modalités de fertilisation	37
4.4. Acquisition des données de terrain	38
4.4.1. Mesure de la hauteur du couvert.....	38
4.4.2. Détermination du stade phénologique	39
4.4.3. Prélèvement de la biomasse.....	39
4.4.4. Tri des échantillons.....	42
4.4.5. Pesée et séchage.....	43
4.4.6. Analyse NIRS	43

4.5. Analyses statistiques	45
5. RÉSULTATS.....	47
5.1. Effet de la date sur la biomasse, la teneur en azote et la digestibilité	47
5.1.1. Biomasse sèche (BMS).....	47
5.1.2. Teneur en azote (%N).....	49
5.1.3. Digestibilité de la matière organique (DMOrt)	51
5.2. Effet de la strate et du compartiment physiologique sur la biomasse sèche.....	54
5.2.1. Modalité Ray-grass hybride (RGH)	54
5.2.2. Modalité Trèfle violet (TV).....	55
5.2.3. Modalité Ray-grass hybride + Trèfle violet (RGHTV).....	56
5.2.4. Modalité GAA (mélange complexe)	58
5.3. Effet de la strate et du compartiment physiologique sur la teneur en azote total (%N).....	59
5.3.1. Modalité Ray-Grass Hybride (RGH)	59
5.3.2. Modalité Trèfle Violet (TV).....	60
5.3.3. Modalité Ray-Grass Hybride + Trèfle Violet (RGH_TV).....	62
5.3.4. Modalité GAA (mélange complexe)	63
5.4. Effet de la strate et du compartiment physiologique sur la digestibilité de la matière organique (OMD).....	65
5.4.1. Modalité Ray-Grass Hybride (RGH)	65
5.4.2. Modalité Trèfle Violet (TV).....	66
5.4.3. Modalité Ray-Grass Hybride + Trèfle Violet (RGHTV).....	68
5.4.4. Modalité GAA (mélange complexe)	69
5.5. Prédiction de la qualité par la hauteur du couvert.....	71
5.6. Analyses complémentaires	72
5.6.1. Effet de la présence de légumineuse sur la biomasse totale et la teneur en azote des graminées.	72
5.6.2. Corrélations entre la digestibilité (OMD) et les paramètres biochimiques (%N, cellulose, fibres).....	73
6. DISCUSSION.....	76
6.1. Effet de la structure verticale du couvert sur la distribution de la biomasse et de la qualité fourragère (HS2, HS3 et HS4).	76

6.2. Influence de la composition spécifique sur la production et la qualité fourragère.....	78
6.3. Dynamique saisonnière : évolution entre les deux dates de coupe (HS1).....	80
6.4. Effets spécifiques de la présence de légumineuses (RGH vs RGHTV).....	83
6.5. Déterminants biochimiques de la digestibilité.....	85
6.6. Intérêt agronomique des hauteurs mesurées pour estimer la qualité du couvert (HS5).....	86
6.7. Limites de l'étude et pistes de valorisation	88
7. CONCLUSION	90
8. CONTRIBUTION DE L'ÉTUDIANT	91
9. BIBLIOGRAPHIE.....	92

TABLE DES FIGURES

Figure 1. Catégories de services écosystémiques et leur lien avec les besoins humains. Adapté de Zhao et al. (2020).....	21
Figure 2. Représentation des Plant Functional Types (PFT) des graminées tempérées selon leurs traits de croissance et d'utilisation des ressources. (Cruz et al. 2002).	23
Figure 3. Schéma des transformations de l'azote ammoniacal au sein du sol, incluant les flux entre les réservoirs organiques et minéraux, et les pertes vers l'atmosphère (Cellier et al. 2003).....	25
Figure 4. Courbe critique de dilution de l'azote en fonction de la biomasse. (Lemaire et al., 2008).....	26
Figure 5. Représentation schématique du compartimentage physiologique des prairies (Jouven et al., 2006).	28
Figure 6. Schéma du modèle GrassSim simulant les flux de biomasse, d'azote et d'eau dans les prairies permanentes. (Kokah et al. 2023).	30
Figure 7. Organigramme général du dispositif expérimental.	34
Figure 8. Image aérienne de la parcelle et localisation.	35
Figure 9. Schéma d'implantation des modalités expérimentales (plateforme de Michamps, 2025).....	36
Figure 10. Schéma d'une parcelle et du positionnement des 2 quadrats.	37
Figure 11. Calendrier des prélèvements réalisés en 2025 sur la plateforme expérimentale. .	37
Figure 12. Positionnement des mesures de hauteur dans le quadrat : Herbomètre (en bleu) et Sward-Stick (en rouge).....	38
Figure 13. Bande périphérique non fauchée d'une parcelle expérimentale en mélange Ray-grass hybride / Trèfle violet, utilisée pour les prélèvements destructifs.	40
Figure 14. Guide de coupe réglable pour la prise d'échantillons.....	40
Figure 15. Représentation schématique de la stratification verticale du couvert végétal et du fractionnement des compartiments physiologiques.....	41

Figure 16. Exemple de bacs métalliques utilisés pour le tri des strates (en bas: échantillons triés ; en haut : non trié).....	42
Figure 17. Illustration de tissus nécrosés utilisés pour le tri : Ray-grass hybride (à gauche), Trèfle violet (à droite).	42
Figure 18. Étuve ventilée utilisée pour le séchage des échantillons de biomasse (ferme expérimentale de Gembloux Agro-Bio Tech).	43
Figure 19. Broyeur utilisé pour la préparation fine des échantillons secs avant conditionnement en cupule et analyse NIRS.	44
Figure 20. Machine NIRS utilisée pour l'analyse des échantillons broyés (CRA-W, Gembloux).	44
Figure 21. Répartition verticale de la biomasse sèche (kg MS/ha) par strate et compartiment physiologique, selon la date de coupe, avec la p-valeur associée (médiane, les quartiles et valeurs extrêmes).	48
Figure 22. . Répartition verticale de la teneur en azote (%N) par strate et compartiment physiologique, selon la date de coupe, avec la p-valeur associée (Médiane, quartiles et valeurs extrêmes).....	50
Figure 23. Répartition verticale de la digestibilité de la matière organique (DMOrt) par strate et compartiment physiologique, selon la date de coupe, avec la p-valeur associée (Médiane, quartiles et valeurs extrêmes).....	52
Figure 24. Répartition verticale de la biomasse pour les compartiments physiologiques de la modalité RGH, coupe 1	54
Figure 25. Répartition verticale de la biomasse pour les compartiments physiologiques de la modalité RGH, coupe 2	55
Figure 26. Répartition verticale de la biomasse pour les compartiments physiologiques de la modalité TV, coupe 1	56
Figure 27. Répartition verticale de la biomasse pour les compartiments physiologiques de la modalité TV, coupe 2	56
Figure 28. Répartition verticale de la biomasse pour les compartiments physiologiques de la modalité RGH_TV, coupe 1	57
Figure 29. Répartition verticale de la biomasse pour les compartiments physiologiques de la modalité RGH_TV, coupe 2.....	57

Figure 30. Répartition verticale de la biomasse pour les compartiments physiologiques de la modalité GAA, coupe 1 et 2	58
Figure 31. Répartition verticale de la teneur en azote pour les compartiments physiologiques de la modalité RGH, coupe 1	59
Figure 32. Répartition verticale de la teneur en azote pour les compartiments physiologiques de la modalité RGH, coupe 2	60
Figure 33. Répartition verticale de la teneur en azote pour les compartiments physiologiques de la modalité TV, coupe 1	61
Figure 34. Répartition verticale de la teneur en azote pour les compartiments physiologiques de la modalité TV, coupe 2.....	61
Figure 35. Répartition verticale de la teneur en azote pour les compartiments physiologiques de la modalité RGHT_TV, coupe 1	62
Figure 36. Répartition verticale de la teneur en azote pour les compartiments physiologiques de la modalité RGHT_TV, coupe 2.....	63
Figure 37. Répartition verticale de la teneur en azote pour les compartiments physiologiques de la modalité GAA, coupe 1 et 2	64
Figure 38. Répartition verticale de la digestibilité pour les compartiments physiologiques de la modalité RGH, coupe 1	65
Figure 39. Répartition verticale de la digestibilité pour les compartiments physiologiques de la modalité RGH, coupe 2	66
Figure 40. Répartition verticale de la digestibilité pour les compartiments physiologiques de la modalité TV, coupe 1	67
Figure 41. Répartition verticale de la digestibilité pour les compartiments physiologiques de la modalité TV, coupe 2	67
Figure 42. Répartition verticale de la digestibilité pour les compartiments physiologiques de la modalité RGH_TV, coupe 1.....	68
Figure 43. Répartition verticale de la digestibilité pour les compartiments physiologiques de la modalité RGH_TV, coupe 2.....	69
Figure 44. Répartition verticale de la digestibilité pour les compartiments physiologiques de la modalité GAA, coupe 1 et 2	70

Figure 45. Biomasse totale en fonction de la présence de légumineuses, aux deux dates de coupe.	72
Figure 46. Teneur en azote des graminées dans les couverts avec ou sans légumineuses, aux deux dates de coupe.....	73
Figure 47. Matrice des corrélations de Spearman entre les paramètres chimiques et la digestibilité (OMD) du couvert végétal.....	74
Figure 48. Relations entre la digestibilité de la matière organique (OMD) et différents paramètres biochimiques du couvert végétal : teneur en azote (%N), cellulose (CEL), fibres totales (NDF), fibres acides (ADF) et lignine (ADL).	75
Figure 49. Relation entre la teneur en azote (%N) et la biomasse sèche (BMS) par strate et modalité, ajustée selon le modèle de dilution de Lemaire ($N = a \times BMS^{-b}$).	77
Figure 50. Biomasse totale moyenne (kg MS/ha) par modalité et par date. Basée sur la somme des strates et compartiments par quadrat (n = 4).....	80
Figure 51. Quantité totale d'azote (kg N/ha) par modalité et par date. Exprimée en kg d'azote par hectare, moyenne \pm écart-type (n = 4).....	81

TABLE DES TABLEAUX

Tableau 1. Moyennes par quadrat (somme de toutes les strates et compartiments)(\pm SEM) pour la biomasse sèche (BMS, kg MS/ha), la teneur en azote (%N) et la digestibilité de la matière organique (DMOrt, %), séparées par date de coupe.	53
---	----

LISTE DES ABRÉVIATIONS

ANOVA	Analyse de la variance
ART	<i>Aligned Rank Transform</i> (méthode non paramétrique pour ANOVA)
BBCH	Échelle de développement phénologique des plantes
BMS	Biomasse sèche
CRA-W	Centre wallon de Recherches agronomiques
D	<i>Dead</i> - Compartiment mort (légumineuses)
DMO	Digestibilité de la matière organique (orthographe alternative utilisée dans les figures (OMD,DMO _{ort} ,...))
DR	<i>Dead Reproductive</i> - Compartiment reproducteur mort (graminées)
DV	<i>Dead Vegetative</i> - Compartiment végétatif mort (graminées)
FAO	Organisation des Nations unies pour l'alimentation et l'agriculture (<i>Food and Agriculture Organization</i>)
G	<i>Green</i> - Compartiment vivant (légumineuses)
GAA	Groupement d'agriculteurs en agroécologie - Modalité « mélange complexe François »
GR	<i>Green Reproductive</i> - Compartiment reproducteur vivant (graminées)
GV	<i>Green Vegetative</i> - Compartiment végétatif vivant (graminées)
IPCC	Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (<i>Intergovernmental Panel on Climate Change</i>)
LiDAR	<i>Light Detection and Ranging</i> (télédétection laser)
NIRS	Spectroscopie dans le proche infrarouge
OMD	Digestibilité de la matière organique
PFT	Type fonctionnel de plante (<i>Plant Functional Type</i>)
%N	Teneur en azote total, exprimée en pourcentage de matière sèche
RGHTV	Modalité Ray-grass hybride + Trèfle violet
RGH	Modalité Ray-grass hybride (<i>Lolium × hybridum</i> Hausskn.)
SEM	Erreur standard de la moyenne (<i>Standard Error of the Mean</i>)
TV	Modalité Trèfle violet (<i>Trifolium pratense</i> L.)
uK	Unité de potassium (kg K ₂ O/ha)
uN	Unité d'azote (kg N/ha)

uP Unité de phosphore (kg P₂O₅/ha)
WEEDS Adventices

1. INTRODUCTION

Les prairies couvrent environ 70 % des terres agricoles mondiales et 22 % de la surface terrestre émergée (FAO, 2025). Elles constituent un pilier des systèmes agroécologiques en fournissant une biomasse essentielle aux élevages herbagers et en contribuant à la durabilité des productions animales dans les zones tempérées (Soussana & Lemaire, 2014). Outre leur rôle productif, elles participent à de nombreux services écosystémiques, tels que la séquestration du carbone, la régulation hydrique et la préservation de la biodiversité (Conant, 2010 ; Fischer *et al.*, 2008).

Dans le contexte actuel de changement climatique, caractérisé par une variabilité accrue des régimes de température et de précipitations, ainsi que par l'augmentation de la fréquence des événements extrêmes (sécheresses, vagues de chaleur), les prairies tempérées sont confrontées à des pressions nouvelles (IPCC, 2023). Ces fluctuations impactent directement la dynamique de croissance et la qualité des couverts prairiaux, et soulignent la nécessité de mieux comprendre leurs mécanismes de fonctionnement pour maintenir la productivité et la résilience de ces systèmes (Soussana *et al.*, 2015).

Pour anticiper ces évolutions et évaluer l'impact de différentes stratégies de gestion, les modèles mécanistes, tels que GRASSIM (Kokah *et al.*, 2023), constituent des outils précieux. Ces modèles intègrent les interactions entre climat, sol et gestion pour simuler la croissance et la qualité des prairies, et permettent de tester différents scénarios de production et d'adaptation tout en réduisant le recours à des expérimentations longues et coûteuses (Jouven *et al.*, 2006 ; Soussana et Lemaire, 2014).

Le développement et le paramétrage de ces outils nécessitent toutefois une compréhension fine du fonctionnement des plantes et de la dynamique interne des couverts, afin de décrire correctement les processus qui déterminent leur croissance et leur qualité. Une telle connaissance est indispensable pour améliorer la fiabilité des simulations et soutenir la prise de décision dans les systèmes herbagers, en particulier dans un contexte de variabilité climatique croissante.

2. ETAT DE L'ART

2.1. Définition d'un écosystème prairial

Souvent perçues comme de simples étendues d'herbe, les prairies dissimulent en réalité une complexité écologique et agronomique remarquable. Elles constituent des écosystèmes dynamiques, dominés par une végétation herbacée, parfois en présence d'arbustes, façonnée par les interactions entre espèces végétales, modes de gestion tels que la fauche ou le pâturage, et des facteurs environnementaux comme le climat ou le sol (White *et al.*, 2000).

D'un point de vue écologique, au-delà de l'herbivorie, les prairies sont maintenues par des régimes de perturbation tels que le feu, la sécheresse ou le gel, et sont largement répandues à l'échelle mondiale (White *et al.*, 2000). Elles présentent une grande diversité de compositions floristiques, de structures et de conditions pédoclimatiques, ce qui en fait des milieux à fort enjeu pour l'agriculture durable et la gestion des écosystèmes (Gibson, 2009).

Leur structure repose principalement sur des espèces herbacées pérennes, mais également sur des annuelles, dominées par les familles des poacées et des fabacées. Ces dernières jouent un rôle déterminant dans la stabilité des prairies face aux perturbations naturelles ou anthropiques. Les facteurs biotiques tels que les plantes, micro-organismes ou herbivores, et les facteurs abiotiques comme le climat, le sol ou la topographie, interagissent fortement. Ces interactions conditionnent à la fois la productivité et les services écosystémiques de ces systèmes (Lemaire *et al.*, 2005).

2.2. Services écosystémiques

Les prairies occupent ainsi une place centrale dans les systèmes agroécologiques et assurent une diversité de services écosystémiques de production, de régulation, de support et culturels qui répondent aux besoins fondamentaux des sociétés humaines (Figure 1).

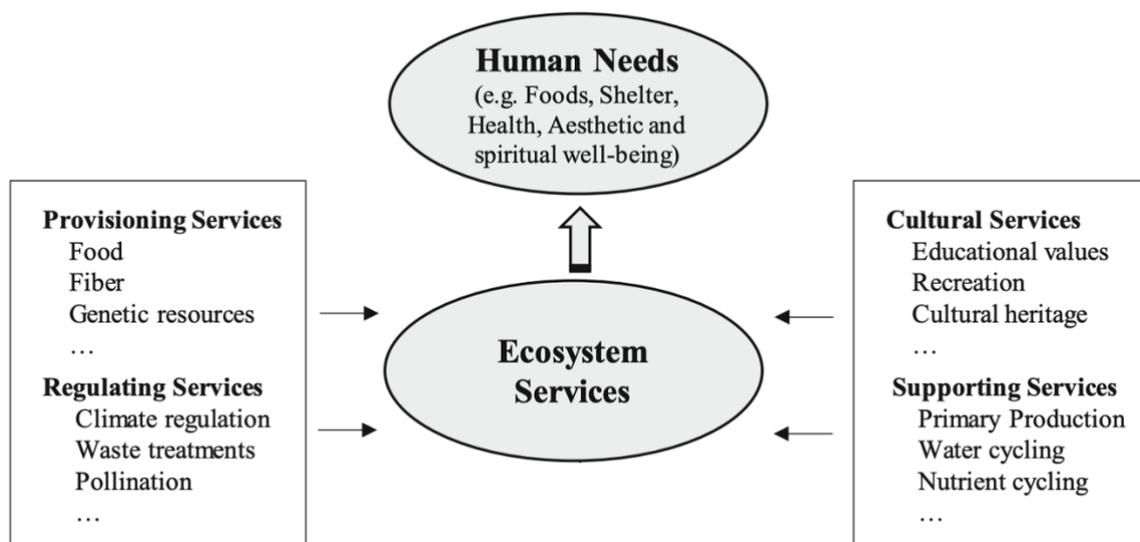


Figure 1. Catégories de services écosystémiques et leur lien avec les besoins humains. Adapté de Zhao *et al.* (2020)

Sur le plan productif, les prairies assurent la fourniture d'une biomasse végétale essentielle à l'alimentation des herbivores, constituant la base des systèmes d'élevage herbager dans les zones tempérées (Soussana et Lemaire, 2014). Historiquement, cette fonction reposait sur un équilibre entre production et régénération végétale, dans des écosystèmes façonnés par le climat, les sols, le pâturage et les perturbations naturelles (Sala *et al.*, 2017). Cependant, l'intensification progressive des pratiques agricoles et le développement de l'élevage ont entraîné une exploitation accrue de ces milieux, souvent au détriment de leur diversité fonctionnelle (White *et al.*, 2000 ; Tilman *et al.*, 2001). La performance productive de ces prairies repose non seulement sur la quantité de biomasse produite, mais également sur sa qualité nutritionnelle, déterminée en grande partie par sa digestibilité. La digestibilité correspond à la proportion de la matière organique ingérée qui est dégradée et absorbée par l'animal au cours de la digestion, et constitue un indicateur clé de la valeur alimentaire des fourrages (Van Soest, 1994). Ces composantes évoluent conjointement au fil du cycle de croissance et sont influencées par divers facteurs, tels que le stade de développement des plantes, les conditions environnementales et les modalités de gestion mises en œuvre (fauche, fertilisation, pâturage, etc.) (Duru *et al.*, 2008).

En ce qui concerne les services de régulation, les prairies jouent un rôle clé dans les cycles biogéochimiques, notamment via la séquestration du carbone atmosphérique dans la biomasse

et le sol (Conant, 2010 ; Soussana & Lemaire, 2014). Elles participent à la régulation hydrique et à la limitation de l'érosion, en favorisant l'infiltration de l'eau et en stabilisant les ressources en eau dans les bassins versants (Allen *et al.*, 2011).

Concernant les services de support les prairies hébergent une large diversité végétale et animale, favorisant la résilience des agroécosystèmes face aux perturbations. Cette diversité fonctionnelle contribue au maintien des équilibres écologiques et au bon fonctionnement des cycles biologiques (Fischer *et al.*, 2008 ; Soussana *et al.*, 2015).

Les prairies remplissent également des services culturels, souvent négligés mais essentiels. Elles font partie intégrante de nombreux paysages ruraux emblématiques, contribuent à la préservation du patrimoine naturel et soutiennent des pratiques d'élevage traditionnelles. Elles sont aussi associées à l'identité locale de certains territoires et à des formes de tourisme rural (Zhao *et al.*, 2020).

2.3. Diversité spécifique des prairies

En termes de composition floristique, les prairies tempérées reposent en grande partie sur l'association complémentaire des graminées (famille des *Poaceae*) et des légumineuses (famille des *Fabaceae*), deux familles végétales majeures (Ledgard et Steele, 1992 ; Lemaire *et al.*, 2005).

Les poacées, telles que les fétuques (*Festuca spp.*), les dactyles (*Dactylis glomerata* L.) ou les ray-grass (*Lolium spp.*), présentent une bonne capacité de production de biomasse. Elles repoussent rapidement après exploitation et tolèrent bien la fauche. Leurs systèmes racinaires denses contribuent à la structuration du sol et à la stabilité de l'écosystème (Gibson, 2009). Toutefois, leur teneur protéique dépend fortement des apports d'azote minéral pour atteindre leur plein potentiel productif. Il convient néanmoins de noter que certaines espèces graminéennes présentent une productivité faible ou irrégulière, d'où l'importance de raisonner leur choix en fonction des objectifs de gestion et des conditions locales (Soussana *et al.*, 2015).

À l'inverse, les fabacées, comme les trèfles (*Trifolium spp.*) et la luzerne (*Medicago sativa* L.), sont capables de fixer l'azote atmosphérique grâce à une symbiose avec des bactéries du genre *Rhizobium* (Ledgard & Steele, 1992). Cette fixation biologique permet de réduire la

dépendance aux engrais azotés de synthèse et d'augmenter la teneur en protéines des fourrages produits.

La diversité floristique des prairies rend cependant difficile la modélisation individuelle de chaque espèce. Pour simplifier cette complexité tout en conservant une vision fonctionnelle des communautés, plusieurs auteurs ont proposé des classifications fonctionnelles regroupant les plantes en types fonctionnels de plantes (*Plant Functional Types*, PFT). Ces regroupements facilitent la représentation du comportement global des prairies dans les modèles mécanistes, en évitant d'avoir à paramétrer chaque espèce une par une. La typologie développée par Cruz *et al.* (2002) pour les graminées tempérées repose sur des traits morphologiques et physiologiques tels que la vitesse de croissance, la précocité, la digestibilité, l'efficacité d'utilisation des nutriments et l'adaptation aux conditions environnementales (Figure 2).

Types de stratégie	Capture de ressources (espèces de milieux riches)	Conservation de ressources (espèces de milieux pauvres)
	Type A	Type C
Recyclage rapide des organes (défoliation fréquente et rase)	<ul style="list-style-type: none"> ❖ Taux de croissance élevé ❖ Plafond de croissance atteint rapidement ❖ Digestibilité et teneurs en minéraux élevées ❖ Efficacité d'utilisation des minéraux faible ❖ Aptitude élevée au pâturage ras 	<ul style="list-style-type: none"> ❖ Taux de croissance faible ❖ plafond de croissance atteint tardivement ❖ digestibilité et teneurs en minéraux faibles ❖ efficacité d'utilisation des minéraux élevée ❖ moindre aptitude au pâturage ras
	<ul style="list-style-type: none"> ◆ <i>Surface spécifique et teneur en eau des feuilles élevées</i> ◆ <i>Durée de vie des feuilles courte</i> ◆ <i>Tissus pauvres en lignine et composés secondaires</i> ◆ <i>Phénologie précoce</i> 	<ul style="list-style-type: none"> ◆ <i>Surface spécifique et teneur en eau des feuilles faibles</i> ◆ <i>Durée de vie des feuilles longue</i> ◆ <i>Tissus à fortes teneurs en lignine et présence de composés secondaires</i> ◆ <i>Phénologie tardive</i>
	Type B	Type D
Recyclage lent des organes (défoliation peu fréquente et/ou partielle)	<ul style="list-style-type: none"> ❖ Taux de croissance élevé ❖ Plafond de croissance atteint tardivement ❖ Digestibilité et teneurs en minéraux assez élevées ❖ Efficacité d'utilisation des minéraux moyenne ❖ Aptitude moyenne au pâturage ras 	<ul style="list-style-type: none"> ❖ Taux de croissance faible ❖ Plafond de croissance atteint très tardivement ❖ Digestibilité et teneurs en minéraux très faibles ❖ Efficacité d'utilisation des minéraux très élevée ❖ Pas d'aptitude au pâturage ras
	<ul style="list-style-type: none"> ◆ <i>Surface spécifique et teneur en eau des feuilles élevées</i> ◆ <i>Durée de vie des feuilles longues</i> 	<ul style="list-style-type: none"> ◆ <i>Surface spécifique et teneur en eau des feuilles faibles</i> ◆ <i>Durée de vie des feuilles très longue</i>

Figure 2. Représentation des *Plant Functional Types* (PFT) des graminées tempérées selon leurs traits de croissance et d'utilisation des ressources. (Cruz *et al.* 2002).

Les graminées des zones tempérées y sont réparties en quatre groupes fonctionnels : le PFT A regroupe les espèces à croissance rapide et précoce, très digestibles mais à faible accumulation de biomasse, comme *Lolium perenne* L. ou *Poa trivialis* L.; le PFT B comprend

des espèces à croissance rapide mais plus tardive, avec une biomasse plus importante, comme *Dactylis glomerata* L. ou *Arrhenatherum elatius* L. ; le PFT C désigne des espèces à croissance plus lente, à digestibilité plus faible mais à efficacité minérale élevée, telles que *Festuca rubra* L. ou *Agrostis capillaris* L. ; le PFT D rassemble des espèces tardives, peu digestibles et adaptées aux milieux pauvres, comme *Briza media* L. ou *Brachypodium pinnatum* L..

Plus récemment, une première proposition de typologie fonctionnelle pour les légumineuses prairiales a été avancée par Cruz *et al.* (2016). Cette classification s'appuie sur des traits tels que la morphologie aérienne et racinaire, la précocité, la persistance, la capacité de fixation d'azote et la tolérance au stress. Elle permet de distinguer différents groupes de légumineuses aux stratégies contrastées, notamment entre espèces à forte croissance initiale mais faible persistance (comme *Trifolium pratense* L.) et espèces à croissance plus lente mais à meilleure pérennité (comme *Medicago sativa* L.). Cette typologie offre un cadre d'interprétation complémentaire à celui des graminées, permettant d'affiner l'analyse fonctionnelle des mélanges prairiaux complexes intégrant des légumineuses.

2.4. Physiologie de la plante et cycle d'azote

L'azote est un élément essentiel à la croissance végétale, intervenant notamment dans la synthèse des acides aminés, des protéines, des enzymes et de la chlorophylle (Lemaire *et al.*, 2008). Chez les plantes prairiales, l'azote est principalement absorbé sous forme de nitrate (NO_3^-) et d'ammonium (NH_4^+) par les racines. Ce prélèvement est influencé par la disponibilité dans le sol, la densité racinaire, la température et la présence de légumineuses, qui, par leur activité symbiotique, enrichissent le sol en azote minéral (Carlsson & Huss-Danell, 2003).

Le cycle de l'azote dans les prairies résulte de la combinaison de processus biologiques, chimiques et physiques qui transforment l'azote organique et minéral et régulent sa disponibilité pour les plantes (Figure 3). Après les apports sous forme organique (effluents, résidus végétaux) ou minérale (engrais), l'azote subit des transformations successives : minéralisation, nitrification, immobilisation, volatilisation et dénitrification. Une partie de cet azote est assimilée par les racines, tandis qu'une autre peut être perdue par lessivage de nitrates, volatilisation d'ammoniac ou émissions gazeuses (N_2O et NO) (Cellier *et al.*, 2003).

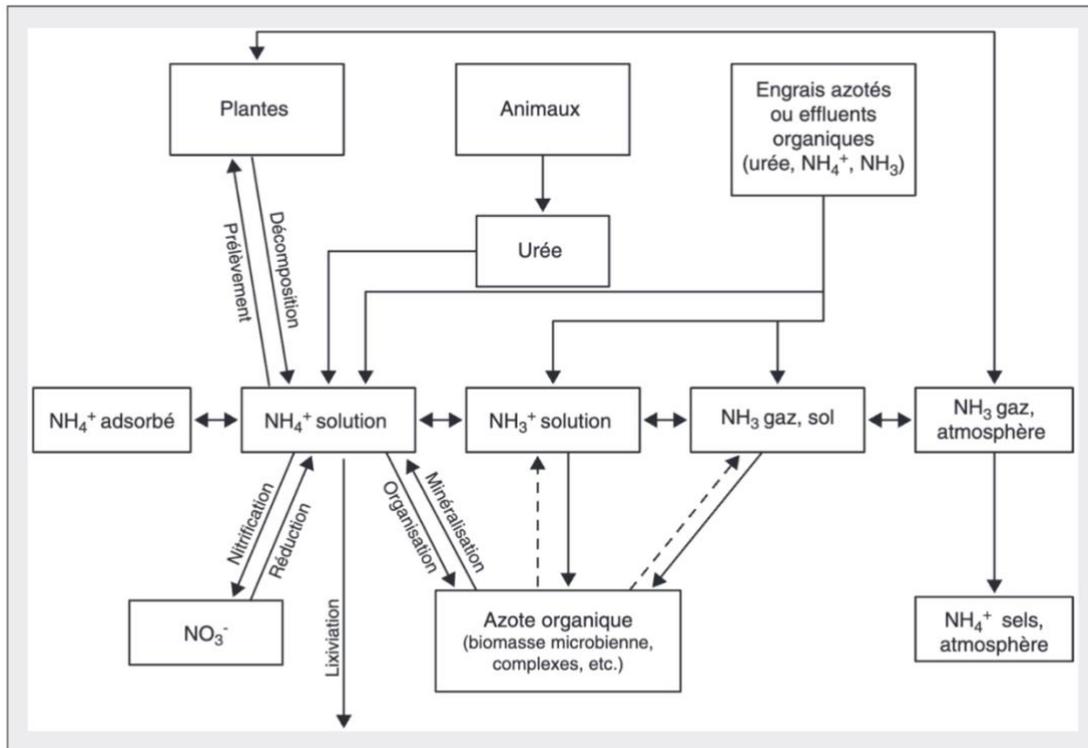


Figure 3. Schéma des transformations de l'azote ammoniacal au sein du sol, incluant les flux entre les réservoirs organiques et minéraux, et les pertes vers l'atmosphère (Cellier *et al.* 2003).

La caractérisation de l'azote dans les tissus végétaux repose sur plusieurs approches analytiques. Les méthodes chimiques de référence incluent la méthode de Kjeldahl, qui convertit l'azote organique en ammonium par digestion acide, et la méthode de Dumas, basée sur la combustion complète des échantillons pour mesurer l'azote total (Bradstreet, 1965). Ces analyses, précises mais chronophages, sont souvent complétées par la spectroscopie dans le proche infrarouge (NIRS), une méthode rapide et non destructive fondée sur des calibrations établies à partir d'échantillons de référence (Bertrand *et al.*, 2008). Ces techniques permettent de relier les concentrations mesurées à la dynamique physiologique et à la distribution verticale de l'azote dans le couvert.

Une fois assimilé par les racines, l'azote est transporté vers les parties aériennes et incorporé en priorité dans les tissus jeunes et en croissance. Ces organes, à forte activité métabolique, accumulent l'essentiel de l'azote organique, tandis que les parties plus âgées ou en sénescence présentent des concentrations plus faibles, l'azote y étant progressivement remobilisé vers les organes en croissance ou reproductifs (Duru & Ducrocq, 2000 ; Lemaire *et al.*, 2008). Ce processus de translocation permet à la plante d'optimiser l'utilisation de ses

ressources au cours de son cycle, notamment lors des transitions entre croissance végétative et reproduction.

Cette dynamique interne s'accompagne d'un phénomène de dilution, décrit par Lemaire *et al.* (2008). Ils ont mis en évidence une relation logarithmique inverse entre la biomasse accumulée et la concentration en azote, traduisant un effet de dilution azotée lors de la croissance (Figure 4). Cette relation est influencée par l'espèce, le niveau de fertilisation et le stade de développement. Par exemple, une augmentation de l'apport en azote permet souvent de maintenir une concentration foliaire plus élevée malgré la croissance de la biomasse, jusqu'à un seuil au-delà duquel l'efficacité d'absorption diminue (Lemaire *et al.*, 2008).

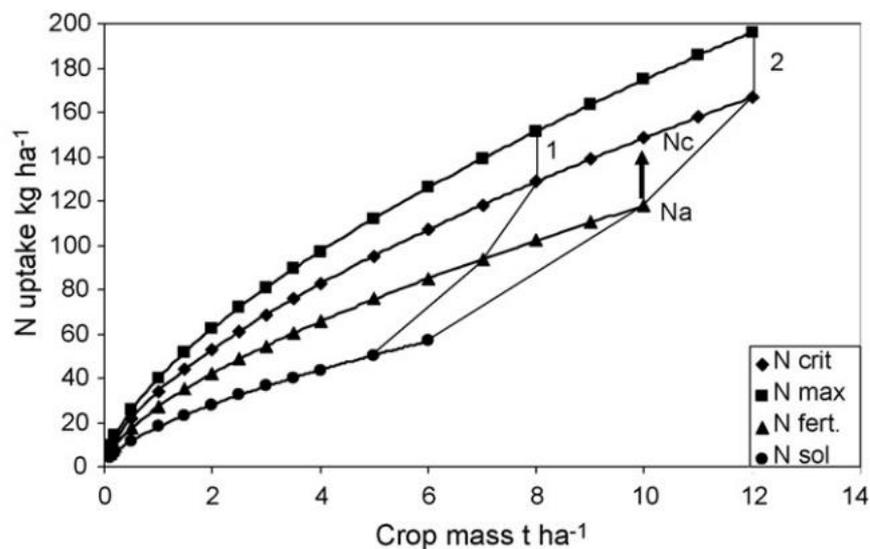


Figure 4. Courbe critique de dilution de l'azote en fonction de la biomasse. (Lemaire *et al.*, 2008)

Les formes de stockage de l'azote dans les tissus diffèrent également selon les groupes fonctionnels. Dans les graminées, une part importante de l'azote est incorporée dans des protéines enzymatiques, notamment la Rubisco, abondante dans les tissus photosynthétiques et jouant un rôle central dans la fixation du carbone. Chez les légumineuses, une proportion plus élevée de l'azote est associée à des composés solubles tels que les acides aminés et les petites protéines, ce qui contribue à leur meilleure valeur nutritive (Gastal *et al.*, 2015). Ces différences de répartition et de forme influencent la digestibilité et l'efficacité d'utilisation de l'azote par les ruminants.

2.5. Stratification verticale et compartiments physiologiques

La structure du couvert prairial présente une organisation verticale prononcée, issue de la dynamique de croissance des plantes et de la stratification progressive des tissus (Laca *et al.*, 1992). Cette structure se définit à la fois par la hauteur totale du couvert, la distribution de la surface foliaire, et la répartition de la biomasse et des nutriments le long du profil vertical. Au cours du cycle végétatif, la proportion relative des organes végétatifs (feuilles, tiges) et reproducteurs évolue, modifiant simultanément la quantité produite, la qualité nutritive et la structure verticale. Une augmentation des organes reproducteurs, souvent plus fibreux et moins digestibles, entraîne une baisse de la valeur alimentaire, tandis qu'une dominance de tissus végétatifs jeunes maintient un bon niveau de qualité (Duru *et al.*, 2008).

Les feuilles jeunes et les apex, situés dans les strates supérieures, sont les plus actifs sur le plan métabolique, plus digestibles et plus riches en azote. À l'inverse, les parties basales, constituées de tissus plus âgés ou sénescents, présentent des teneurs plus faibles en nutriments et une valeur alimentaire réduite, en raison des phénomènes de remobilisation et de lignification (Lemaire *et al.*, 2008 ; Li *et al.*, 2019). Ces gradients verticaux sont généralement plus contrastés chez les poacées, où la teneur en azote peut varier de plus de 50 % entre les couches supérieures et inférieures, alors que les fabacées tendent à maintenir des profils plus homogènes grâce à leur capacité de fixation symbiotique (Carlsson & Huss-Danell, 2003).

La distribution verticale influence directement la répartition de la biomasse et de l'azote le long du profil. Dans les prairies tempérées, les couches supérieures peuvent contenir en moyenne 30 à 50 % d'azote de plus que les couches basales (Baumont *et al.*, 2004 ; Li *et al.*, 2019). Sur le plan quantitatif, des mesures réalisées sur des prairies permanentes montrent que 40 à 60 % de la biomasse totale se concentre généralement dans la zone comprise entre 5 et 25 cm de hauteur (Laca *et al.*, 1992 ; Baumont *et al.*, 2004).

Cette hétérogénéité interne se retrouve également dans les valeurs de digestibilité. Les strates apicales, dominées par des tissus jeunes, peuvent dépasser 80–85 % de digestibilité de la matière organique (OMD), alors que les couches basales, plus lignifiées, tombent souvent sous 60 % (Duru & Ducrocq, 2000). Cette différence explique en partie les comportements de sélection observés au pâturage, où les animaux privilégient les parties hautes et digestibles (Laca *et al.*, 1992).

Elle est par ailleurs amplifiée dans les prairies associant graminées et légumineuses. Les graminées concentrent l'essentiel de la biomasse sur l'ensemble du profil, tandis que les légumineuses, grâce à leurs tissus plus riches en azote et moins lignifiés, améliorent la qualité des strates supérieures (Carlsson & Huss-Danell, 2003).

Pour décrire cette organisation interne, Jouven *et al.* (2006) ont proposé un découpage du couvert en quatre compartiments physiologiques : le végétatif vivant (GV), le végétatif mort (DV), le reproducteur vivant (GR) et le reproducteur mort (DR) (Figure 5). Ces compartiments se distinguent par leur composition et leurs caractéristiques nutritionnelles. Les tissus végétatifs vivants, jeunes et photosynthétiquement actifs, présentent des concentrations en azote comprises entre 3,5 % et 4,2 % chez des graminées comme le ray-grass anglais (*Lolium perenne* L.), tandis que les tiges et organes reproductifs n'en contiennent souvent que 1,5 % à 2,5 % (Duru *et al.*, 2008 ; Lemaire *et al.*, 2008). Chez les légumineuses telles que *Trifolium pratense* L., les feuilles jeunes peuvent dépasser 4,5 % d'azote sur matière sèche, illustrant leur contribution à l'amélioration de la qualité de la biomasse aérienne (Carlsson & Huss-Danell, 2003).

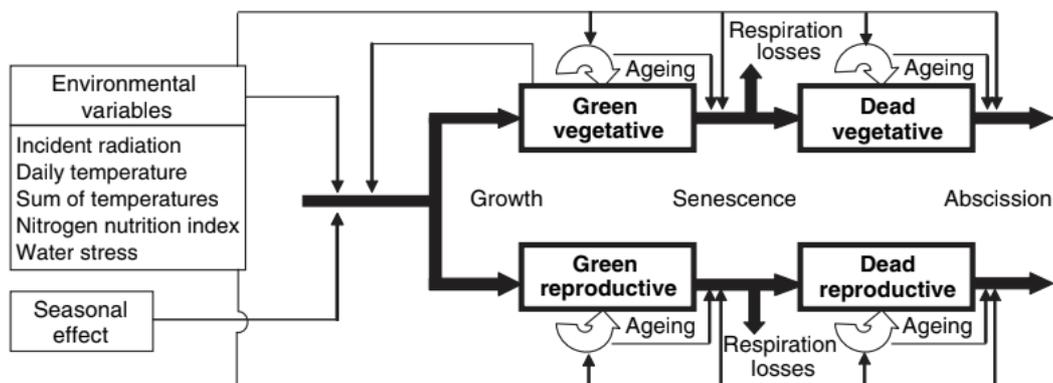


Figure 5. Représentation schématique du compartimentage physiologique des prairies (Jouven *et al.*, 2006).

2.6. Modélisation mécanistes des prairies

La complexité structurelle et fonctionnelle des prairies, liée à la diversité spécifique et aux interactions entre climat, sol et pratiques de gestion, rend leur étude difficile sans outils

intégrateurs. Pour représenter ces écosystèmes et simuler leur dynamique, différents modèles mécanistes ont été développés (Jouven *et al.*, 2006 ; Kokah *et al.*, 2023).

Le modèle ModVege (Jouven *et al.*, 2006) décompose la biomasse prairiale en quatre compartiments physiologiques : végétatif vivant, végétatif mort, reproducteur vivant et reproducteur mort. Cette structuration permet de représenter les flux de croissance, de sénescence et de décomposition de la biomasse, ainsi que la digestibilité des différentes fractions, en fonction des conditions environnementales et des modalités d'exploitation.

Le modèle GRASSIM (Kokah *et al.*, 2023), une évolution de Modvege, intègre de manière plus explicite les processus de croissance, de sénescence, ainsi que les flux d'azote et d'eau, et permet de simuler la réponse de plusieurs types fonctionnels à différentes stratégies de gestion et conditions environnementales (Kokah *et al.*, 2023). Ce modèle permettent ainsi de décrire l'évolution de la biomasse et de la qualité des prairies en réponse au climat, au sol et aux pratiques de gestion (Figure 6).

Bien que ces approches offrent une vision synthétique de la dynamique prairiale, elles s'appuient généralement sur des valeurs moyennes de biomasse et de composition chimique à l'échelle du couvert. Cette simplification ne permet pas de représenter la variabilité interne des prairies, notamment la distribution verticale et les différences de qualité entre compartiments physiologiques. Elle limite également la précision de l'estimation des flux d'azote, ceux-ci dépendant non seulement de la teneur en azote mais aussi de sa répartition verticale et de la quantité de biomasse effectivement prélevée selon le mode de gestion (hauteur de coupe, intensité du pâturage, etc.).

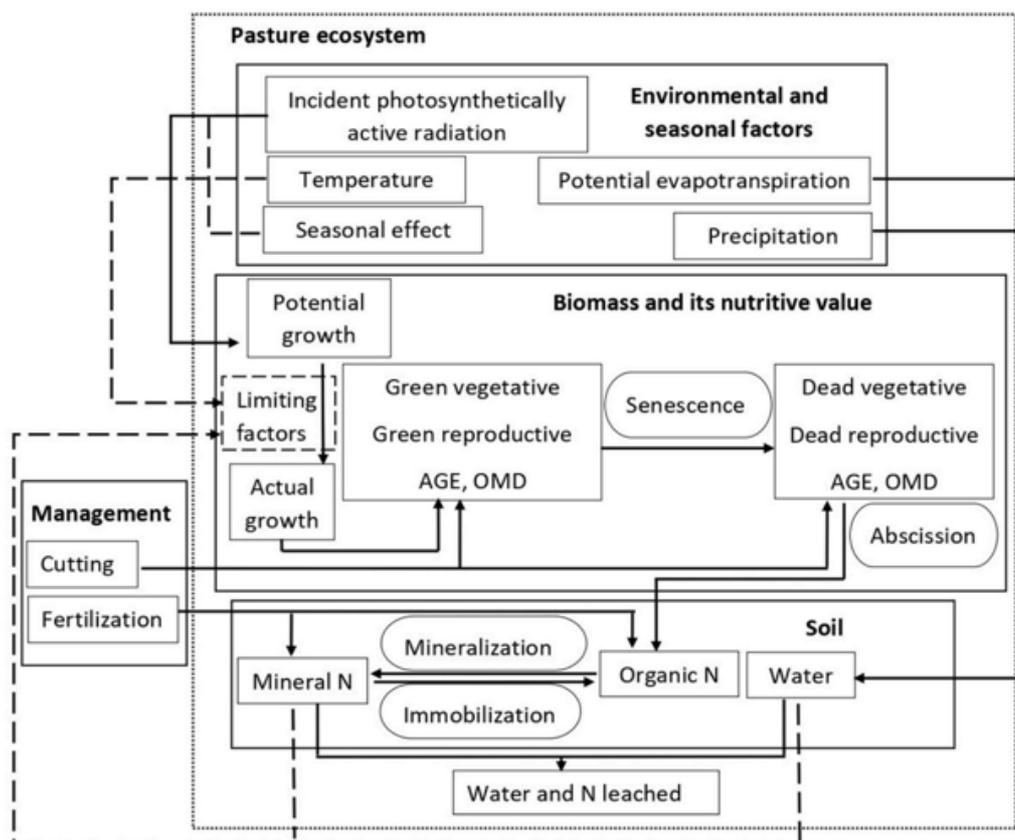


Figure 6. Schéma du modèle GrassSim simulant les flux de biomasse, d'azote et d'eau dans les prairies permanentes. (Kokah et al. 2023).

2.7. Nécessité de modéliser finement les prairies

Les modèles mécanistes de dynamique prairiale sont devenus des outils incontournables pour simuler la croissance et la qualité des prairies en fonction des conditions climatiques, des pratiques de gestion et de la composition botanique (Jouven *et al.*, 2006 ; Bindelle *et al.*, 2021). En complément des expérimentations de terrain, qui sont chronophages et coûteuses, ces modèles permettent de tester différents scénarios de production et d'adaptation aux prévisions climatiques, tout en offrant une approche prédictive pour optimiser la conduite des prairies (Soussana & Lemaire, 2014).

Pour que ces modèles soient fiables, il est nécessaire de disposer de données précises décrivant la structure et la composition des prairies, permettant de relier les variations de production aux facteurs de gestion et aux conditions environnementales (Li *et al.*, 2019). La

structure verticale joue un rôle clé non seulement sur la qualité nutritionnelle, mais aussi sur l'ingestion par les animaux. Les ruminants sélectionnent préférentiellement les tissus jeunes et digestibles situés dans les strates supérieures, adaptant leur comportement de pâturage à la distribution verticale des feuilles, tiges et inflorescences (Laca *et al.*, 1992 ; Baumont *et al.*, 2004). Ne pas intégrer cette hétérogénéité dans les modèles revient à sous-estimer l'impact de la structure du couvert sur la quantité réellement ingérée et, in fine, sur les performances animales.

2.8. Lacunes scientifiques identifiées

De nombreuses études ont montré que la qualité des fourrages dépend fortement de la structure verticale et des types de tissus qui composent le couvert (Baumont *et al.*, 2004 ; Duru *et al.*, 2008). L'absence de ces paramètres dans les modèles empêche une représentation précise de la qualité et des flux de nutriments dans les prairies.

De plus, les données disponibles dans la littérature sur la répartition verticale et compartimentale de la biomasse, de l'azote et de la digestibilité restent limitées, en particulier dans des prairies multi-espèces typiques des systèmes herbagers européens (Li *et al.*, 2019 ; Urbain *et al.*, 2023). Ce manque de données détaillées constitue un frein majeur au développement de modèles capables de prédire la qualité des prairies de manière robuste et adaptable à différentes situations de gestion et de climat.

En définitive, bien que de nombreuses avancées aient été réalisées dans la modélisation du fonctionnement des prairies, la distribution verticale de l'azote, de la biomasse et de la digestibilité reste encore peu décrite expérimentalement et donc peu intégrée dans les approches de simulation actuelles. Le présent travail vise à mieux caractériser cette répartition verticale dans des prairies multi-espèces, afin de fournir des données expérimentales qui pourront servir de base à l'amélioration et au raffinement ultérieur des modèles existants.

3. OBJECTIF DE CE TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDE

Compte tenu de l'importance de la modélisation et de la nécessité d'approfondir la compréhension du fonctionnement des plantes afin d'améliorer les hypothèses sous-jacentes aux modèles, ce travail a pour objectif d'étudier la répartition verticale de la biomasse, de l'azote et de la digestibilité au sein du couvert végétal des prairies tempérées. Cette caractérisation est menée en lien avec la structure morphologique des plantes (type de tissus/compartiment) et leur appartenance à différents groupes fonctionnels. Ce travail porte sur des prairies constituées de graminées et de légumineuses, classées selon les groupes fonctionnels définis par Cruz *et al.* (2002 et 2016).

Ce travail repose sur les hypothèses spécifiques suivantes :

- **HS1** : La distribution verticale de la biomasse, de la teneur en azote et de la digestibilité diffère entre les deux dates de coupe étudiées.
- **HS2** : La biomasse varie selon la hauteur et le compartiment physiologique, avec interaction attendue : le végétatif vivant (GV) devrait culminer dans les strates médianes, le reproducteur vivant (GR) dans les strates supérieures, et les tissus morts (DV/DR) en base, reflétant respectivement la zone de feuillage actif, les organes reproducteurs et l'accumulation de tissus sénescents.
- **HS3** : La teneur en azote varie selon la hauteur et le compartiment, avec interaction attendue : %N plus élevé dans les strates supérieures/médianes et dans GV, intermédiaire dans GR, plus faible dans DV/DR, traduisant la dilution et la remobilisation de l'azote avec l'âge des tissus.
- **HS4** : La digestibilité de la matière organique (OMD) varie selon la hauteur et le compartiment, avec interaction attendue : OMD maximale dans GV (strates supérieures/médianes), intermédiaire dans GR, plus faible dans DV/DR (strates basses) en lien avec la lignification progressive.

- **HS5** : Les hauteurs mesurées du couvert (totale et comprimée) sont corrélées aux composantes du couvert : corrélation positive attendue avec la biomasse totale, négative avec %N et OMD (effet de dilution), et plus forte pour la hauteur comprimée car elle reflète mieux la biomasse exploitable.

Les résultats obtenus devraient ainsi améliorer non seulement le paramétrage de modèles de dynamique de croissance et de qualité tels que GrassSim, mais également fournir des données utiles pour le développement ou le calibrage de modèles de comportement d'ingestion au pâturage, où la distribution verticale de la biomasse et des nutriments constitue un facteur déterminant de la sélection alimentaire (Baumont *et al.*, 2004). Dans ce cadre, les analyses sont réalisées séparément pour les graminées et pour les légumineuses, afin de caractériser la répartition verticale propre à chaque groupe fonctionnel. Cette distinction est nécessaire car les compartiments physiologiques définis pour les graminées (végétatif vivant, végétatif mort, reproducteur vivant, reproducteur mort) ne sont pas directement transposables aux légumineuses, dont la morphologie et la dynamique de croissance diffèrent sensiblement (Cruz *et al.*, 2016). L'objectif est donc de produire une description fine et adaptée à chacun, plutôt qu'une comparaison directe entre les deux groupes.

En complément des cinq hypothèses principales, deux analyses exploratoires ont été réalisées afin d'approfondir certains aspects biologiques du couvert. La première examine l'effet de la présence de légumineuses sur la biomasse totale et sur la teneur en azote des graminées, afin d'évaluer leur contribution à la productivité et à la qualité globale du couvert. La seconde caractérise la répartition de la matière lignifiée entre les différentes strates, dans le but de mieux comprendre la variabilité de la valeur alimentaire en lien avec la structure biochimique des tissus.

4. MATÉRIEL ET MÉTHODE

4.1. Organisation générale

Ce travail vise à caractériser la distribution verticale de la biomasse et des nutriments dans des prairies mono- et multi- espèces, à travers un protocole combinant une stratification verticale du couvert, une différenciation des compartiments physiologiques des plantes, ainsi qu'une analyse des teneurs en azote par spectroscopie dans le proche infrarouge (NIRS). L'approche retenue s'appuie sur la compartimentation physiologique du couvert végétal (Jouven *et al.*, 2006), combinée aux principes de caractérisation fonctionnelle des tissus (Duru *et al.*, 2008), adaptée ici aux prairies diversifiées de Wallonie. L'ensemble de la démarche méthodologique est schématisé par l'organigramme à la Figure 7.

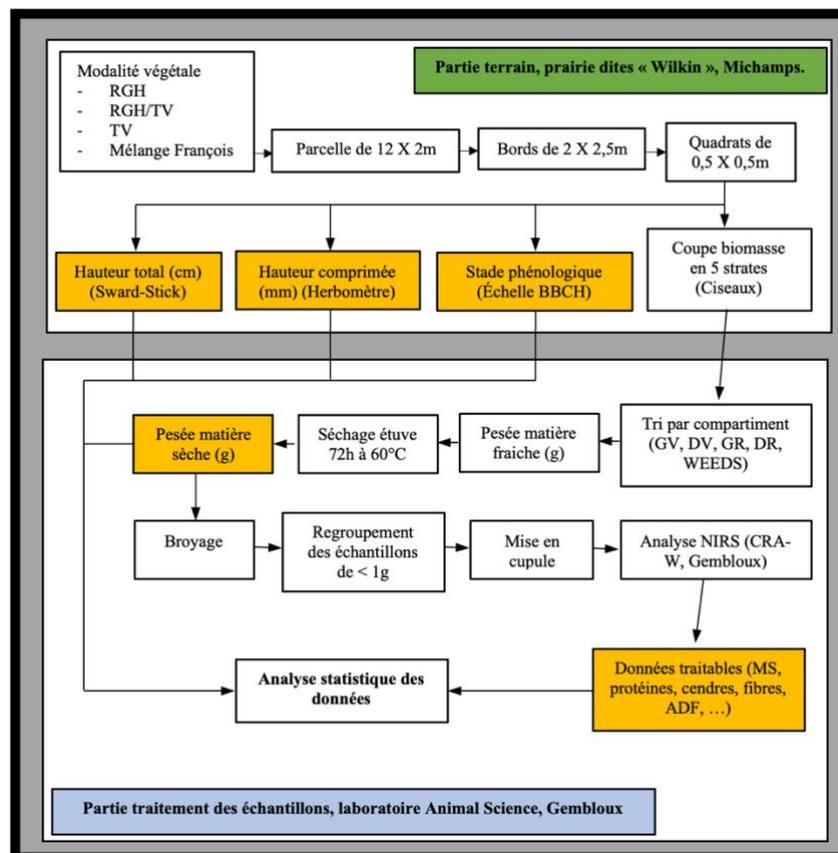


Figure 7. Organigramme général du dispositif expérimental.

4.2. Site expérimental

L'expérimentation a été menée sur la prairie permanente dite « Wilkin », située sur la plateforme expérimentale de l'asbl Centre de Michamps, en province de Luxembourg

(Belgique). La prairie se trouve à une latitude de 50,0389°N et une longitude de 5,8058°E. Le sol correspond au type Gbbfi : un limon peu caillouteux à caillouteux, présentant un bon drainage et un horizon B textural, avec une charge schisto-phylladeuse (Géoportail de la Wallonie, 2025) (Figure 8).



Figure 8. Image aérienne de la parcelle et localisation.

La parcelle a été semée à l'automne 2024 en succession d'une prairie précédente, dans le cadre d'un essai variétal. À la date du premier prélèvement, la fermeture du couvert était en cours. Le dispositif est conduit sous un régime de trois à quatre coupes annuelles, réalisées mécaniquement. Afin d'éviter toute interférence avec les zones récoltées, les mesures ont été effectuées exclusivement sur les bandes non exploitées à l'avant et à l'arrière des parcelles, zones exemptes de perturbation mécanique.

La plateforme est divisée en plusieurs modalités expérimentales (Figure 9). Les parcelles de ray-grass hybride (*Lolium × hybridum* Hausskn.) (RGH – en vert), de trèfle violet (*Trifolium pratense* L.) (TV – en violet), du mélange RGH/TV (en rouge) ainsi que du mélange complexe GAA (« mélange François », en bleu) ont été sélectionnées pour les prélèvements.

Le mélange GAA, conçu dans le cadre des Groupements d'Agriculteur·rice·s en Agroécologie, associe cinq graminées (*Lolium perenne* L. diploïde et tétraploïde, *Phleum pratense* L., *Festuca arundinacea* Schreb., *Poa pratensis* L.) et deux légumineuses (*Trifolium pratense* L., *Trifolium repens* L.) afin de combiner productivité, adaptation pédoclimatique et qualité fourragère sur l'ensemble de la saison.

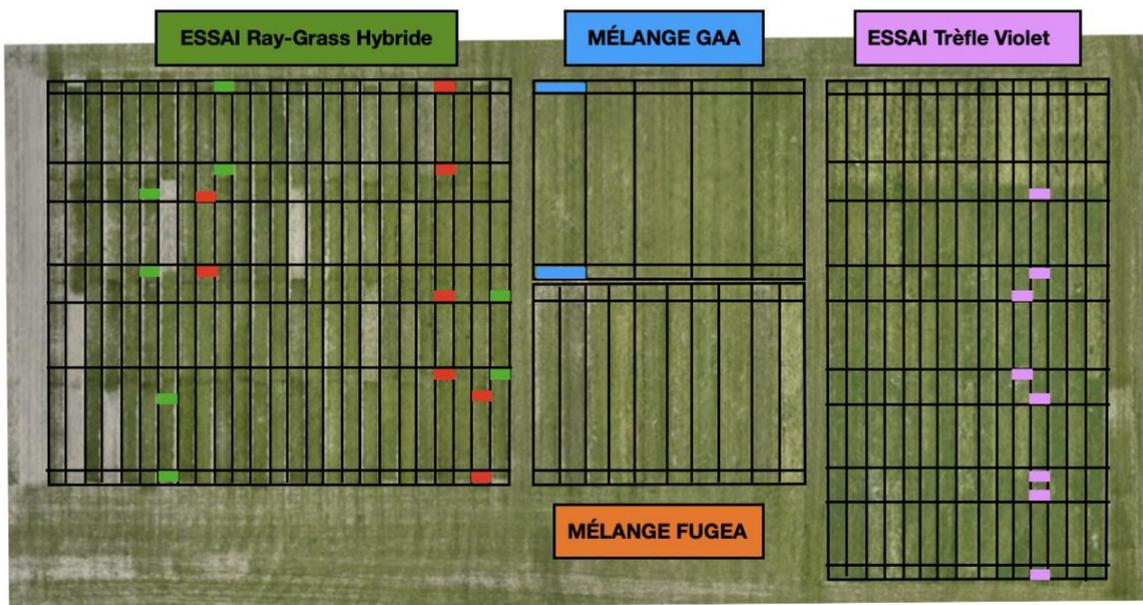


Figure 9. Schéma d'implantation des modalités expérimentales (plateforme de Michamps, 2025).

4.3. Plan expérimental

4.3.1. Organisation spatiale

L'expérimentation a été réalisée dans les bandes périphériques non récoltées des parcelles expérimentales du site de Michamps. Ces zones, préservées des opérations agricoles, ont été retenues pour les prélèvements destructifs afin de garantir un couvert intact et représentatif du développement végétatif. Dans chaque zone de prélèvement, un quadrat de 0,5 m × 0,5 m a été délimité. Ce format permettait un tri manuel précis des compartiments physiologiques tout en assurant une quantité suffisante de matière pour les analyses individuelles par NIRS. Pour éviter toute perturbation entre les deux campagnes d'échantillonnage, chaque quadrat a été placé dans une zone distincte : la première série dans la moitié supérieure et la seconde dans la moitié inférieure de la parcelle (Figure 11). Cette organisation était nécessaire car chaque prélèvement impliquait une coupe à 0 cm, interdisant la réutilisation des mêmes emplacements et garantissant ainsi l'indépendance des échantillons

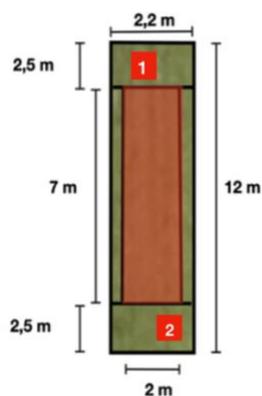


Figure 10. Schéma d'une parcelle et du positionnement des 2 quadrats.

4.3.2. Organisation temporelle

Deux campagnes de prélèvements ont été réalisées au cours du printemps et de l'été 2025. Ces campagnes ont été systématiquement réalisées la veille des coupes mécaniques pratiquées par l'asbl Centre de Michamps, afin de caractériser les prairies dans un état physiologique représentatif de leur stade d'exploitation.

La première campagne, conduite en semaine 19 (9 mai), correspondait à un début d'épiaison. La seconde, réalisée en semaine 27 (30 juin), s'est déroulée en phase de repousse. Ce positionnement temporel permet de comparer un couvert constitué d'herbe de première pousse à un couvert composé de repousses issues d'une deuxième coupe (Figure 12).

Avril				Mai					Juin				Juillet			
S14	S15	S16	S17	S18	S19	S20	S21	S22	S23	S24	S25	S26	S27	S28	S29	S30
					X								X			

Figure 11. Calendrier des prélèvements réalisés en 2025 sur la plateforme expérimentale.

4.3.3. Modalités de fertilisation

Une fertilisation différenciée a été appliquée selon les modalités. Les parcelles en Ray-grass hybride, en mélange Ray-grass/Trèfle violet, ainsi que le mélange complexe « François » ont reçu un apport de 60 unités d'azote minéral (60 uN) début mai 2025, soit après le premier prélèvement. À l'inverse, la modalité en trèfle violet pur n'a pas été fertilisée en azote,

conformément aux pratiques courantes visant à tirer parti de la fixation symbiotique de l'azote atmosphérique par les légumineuses (Ledgard & Steele, 1992 ; Carlsson & Huss-Danell, 2003).

En complément, un apport uniforme de 290 kg/ha d'un engrais phospho-potassique (formulation 0-8-28) a été réalisé sur l'ensemble de la plateforme le 26 mai 2025. Cette fertilisation de fond visait à éviter toute limitation en éléments minéraux autres que l'azote.

4.4. Acquisition des données de terrain

4.4.1. Mesure de la hauteur du couvert

Deux types de mesures ont été réalisées dans chaque quadrat, selon un positionnement précis (Figure 13). Afin de caractériser à la fois l'allongement maximum du couvert et sa densité effective. La hauteur totale de la végétation a été mesurée à l'aide d'un *sward-stick*, latte graduée en métal permettant une estimation directe de l'allongement du couvert (Rueda-Ayala *et al.*, 2019). Cinq mesures ont été prises par quadrat, avant tout prélèvement destructif, pour garantir une représentation fidèle de la variabilité locale.

En complément, la hauteur comprimée a été estimée à l'aide d'un herbomètre EC20 (Jenquip, Feilding, Nouvelle-Zélande). Cet appareil est composé d'une tige graduée et d'un disque circulaire libre, simulant une contrainte modérée sur le couvert végétal. Il permet d'évaluer la portance du peuplement, en lien avec sa densité et son potentiel de biomasse disponible (Tarr *et al.*, 2005).

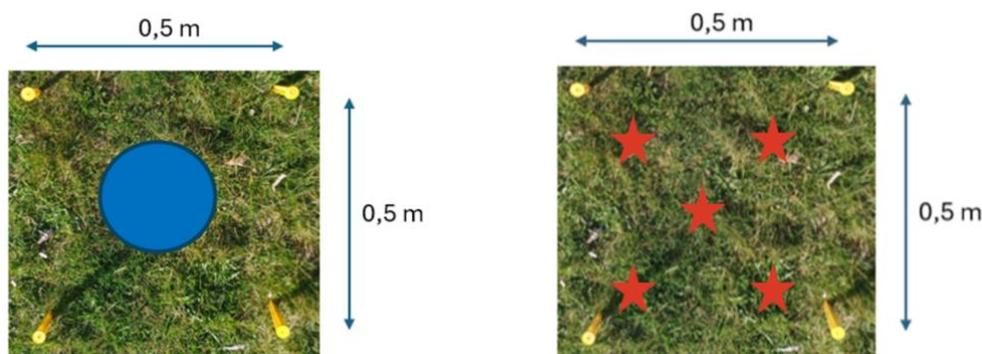


Figure 12. Positionnement des mesures de hauteur dans le quadrat : Herbomètre (en bleu) et Sward-Stick (en rouge).

Les deux types de hauteur permettent une caractérisation complémentaire du couvert. Ils ont ensuite été utilisés pour tester leur lien avec les indicateurs de qualité du couvert (biomasse, teneur en azote, digestibilité) dans les analyses complémentaires (section 5.6).

4.4.2. Détermination du stade phénologique

Le stade phénologique dominant a été évalué dans chaque quadrat à l'aide de l'échelle BBCH, couramment utilisée pour suivre le développement des graminées et légumineuses prairiales (Meier, 2001).

Cette échelle décrit les principales phases de croissance : tallage, montaison, épiaison, floraison, sénescence. Elle permet de contextualiser les données de structure et de composition chimique en fonction de la maturité des plantes au moment des prélèvements. Cette information est essentielle pour interpréter les fonctions attribuées à chaque compartiment physiologique.

4.4.3. Prélèvement de la biomasse

Les prélèvements destructifs ont été réalisés manuellement à l'aide de ciseaux, dans des quadrats de 50 × 50 cm² installés sur les bandes non fauchées des parcelles, afin de préserver l'intégrité du couvert végétal avant la coupe (Figure 14). Pour chaque prélèvement, un guide métallique réglable a été positionné sur le quadrat afin de délimiter précisément la surface échantillonnée et de stabiliser la végétation pendant l'intervention (Figure 15).



Figure 13. Bande périphérique non fauchée d'une parcelle expérimentale en mélange Ray-grass hybride / Trèfle violet, utilisée pour les prélèvements destructifs.



Figure 14. Guide de coupe réglable pour la prise d'échantillons.

La végétation a été sectionnée directement sur le terrain en cinq strates verticales, depuis l'apex des plantes (hauteur maximale mesurée au sward stick) jusqu'au sol : une tranche basale de 0 à 5 cm, trois tranches régulières de 10 cm de hauteur (5–15 cm, 15–25 cm, 25–35 cm), et une strate supérieure définie comme l'ensemble des tissus situés au-dessus de 35 cm (>35cm) (Figure 16).

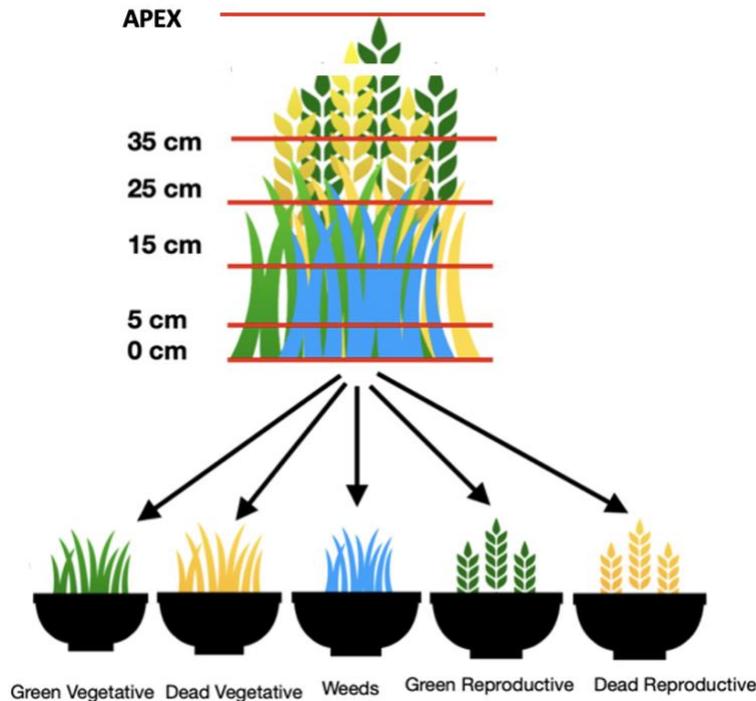


Figure 15. Représentation schématique de la stratification verticale du couvert végétal et du fractionnement des compartiments physiologiques.

Ce découpage vertical, inspiré des protocoles utilisés pour l'étude des gradients fonctionnels dans les prairies (Duru *et al.*, 2008), permet de caractériser avec précision la distribution verticale de la biomasse et des nutriments, tout en maintenant une bonne faisabilité sur le terrain. Chaque strate a été collectée séparément dans des sachets microperforés identifiés selon la modalité, la répétition et la date de prélèvement, afin d'assurer la traçabilité jusqu'aux analyses de laboratoire.

Le choix de limiter le nombre de strates à cinq repose sur un compromis entre la résolution verticale des mesures et la charge de travail induite par le tri manuel des compartiments physiologiques, le séchage et les analyses biochimiques subséquentes (Duru *et al.*, 2008). La strate supérieure (>35cm) n'a pas été subdivisée davantage afin de garantir un volume suffisant de matière sèche pour les analyses, et parce qu'elle est majoritairement composée de tissus jeunes et reproducteurs, relativement homogènes du point de vue de leur composition nutritive (azote, fibres,..) (Baumont *et al.*, 2004 ; Li *et al.*, 2019).

4.4.4. Tri des échantillons

Chaque sachet d'échantillon a été traité individuellement dans des bacs métalliques compartimentés, permettant un tri manuel précis des fragments végétaux selon les critères définis pour chaque modalité (Figure 17). Les échantillons ont été traités strate par strate, conformément au découpage réalisé à l'aide du guide de coupe.



Figure 16. Exemple de bacs métalliques utilisés pour le tri des strates (en bas: échantillons triés ; en haut : non trié).

Pour chaque tranche, les tissus ont été séparés selon deux critères : leur vitalité (vivants ou morts) et leur fonction structurelle (végétatif ou reproductif). Un organe a été considéré comme mort lorsque plus de 50 % de sa surface présentait des signes de dessèchement ou de nécrose, cette règle étant appliquée de manière homogène à l'ensemble des modalités (Figure 18).



Figure 17. Illustration de tissus nécrosés utilisés pour le tri : Ray-grass hybride (à gauche), Trèfle violet (à droite).

Le niveau de tri a varié selon les espèces et mélanges. Pour le ray-grass hybride pur, quatre compartiments ont été distingués : végétatif vivant (GV), végétatif mort (DV), reproducteur vivant (GR) et reproducteur mort (DR). Le trèfle violet a été séparé en tissus vivants, morts et

adventices (WEEDS), en raison de sa morphologie particulière. Dans le mélange RGH/TV, les deux espèces ont été triées séparément selon la même nomenclature que dans les couverts purs. (Figure 16). Enfin, dans le mélange complexe « François », aucune séparation par compartiment n'a été réalisée en raison de l'enchevêtrement marqué des espèces, l'analyse ayant été conduite uniquement par strate.

4.4.5. Pesée et séchage

Chaque fraction issue du tri a été immédiatement pesée à l'aide d'une balance de précision afin de déterminer sa masse fraîche (kg MF/ha). Cette mesure permet d'évaluer la teneur en eau de l'échantillon.

Les sachets ont ensuite été placés dans une étuve ventilée à 65 °C pendant une durée de 72 heures, jusqu'à obtention d'un poids constant (Figure 19). Cette température permet de préserver la qualité des composés azotés tout en assurant une évaporation complète de l'eau contenue dans les tissus végétaux (Tarr *et al.*, 2005). Ensuite, une seconde pesée a été réalisée après séchage pour obtenir la masse sèche (kg MS/ha) de chaque fraction.



Figure 18. Étuve ventilée utilisée pour le séchage des échantillons de biomasse (ferme expérimentale de Gembloux Agro-Bio Tech).

4.4.6. Analyse NIRS

Les échantillons secs ont été broyés finement à l'aide d'un broyeur de laboratoire (granulométrie < 1 mm) (Figure 20). Ils ont ensuite été homogénéisés pour garantir la représentativité du mélange analysé. Lorsque leur masse était inférieure à 1 gramme, la fraction

concernée a été regroupée avec le même compartiment physiologie issu de la strate immédiatement inférieure, afin d'atteindre la masse minimale requise pour l'analyse NIRS.



Figure 19. Broyeur utilisé pour la préparation fine des échantillons secs avant conditionnement en cupule et analyse NIRS.

Après broyage, chaque fraction a été conditionnée dans une cupule identifiée, en vue de son envoi au CRA-W (Gembloux) pour l'analyse par spectroscopie dans le proche infrarouge (NIRS)(Figure 21). Elle permet d'estimer rapidement certains paramètres exprimés en pourcentages corrigés sur matière sèche, dont la teneur en azote organique, sur la base de modèles de calibration préétablis. Les calibrations utilisées ont été développées par le CRA-W à partir de bases de données spécifiques aux prairies tempérées et validées dans le cadre de projets précédents (CRA-W, 2025).



Figure 20. Machine NIRS utilisée pour l'analyse des échantillons broyés (CRA-W, Gembloux).

4.5. Analyses statistiques

L'ensemble des données, constitué de 600 échantillons, a été structuré de manière à ce que la combinaison « strate × compartiment physiologique » dans chaque quadrat constitue l'unité expérimentale. Les analyses ont été réalisées séparément pour chacune des variables d'intérêt. La biomasse sèche (BMS) a été exprimée en kilogrammes de matière sèche par hectare (kg MS/ha).

La teneur en azote n'a pas été mesurée directement en pourcentage d'azote, mais estimée à partir de la variable protéines totales (PT) issue de la spectroscopie proche infrarouge (NIRS). Cette variable est exprimée en pourcentage de protéines sur matière sèche (%MS). Conformément aux méthodes classiques d'estimation de l'azote dans les fourrages, une conversion standard fondée sur le facteur de Jones a été appliquée :

$$\%N = \frac{MPT}{6,25}$$

Ce facteur repose sur le fait que les protéines brutes contiennent en moyenne 16 % d'azote (Bertrand *et al.*, 2008).

Toutes les variables ont été croisées avec les facteurs suivants : la strate verticale (5 niveaux), le compartiment physiologique (GV, GR, DV, DR, G, D, WEEDS), la modalité végétale (RGH, TV, RGHTV, GAA) et la date de prélèvement (9 mai et 30 juin).

La digestibilité de la matière organique (OMD) a été estimée par spectroscopie dans le proche infrarouge (NIRS), à l'aide d'un modèle de calibration du CRA-W basé sur la méthode *in vitro* de De Boever. Les résultats sont exprimés en pourcentage de matière organique digestible sur matière sèche (%MS).

Les analyses statistiques ont été réalisées sous R (version 4.2) en utilisant une analyse de variance non paramétrique par rangs alignés (ART, package **ARTool**), car les conditions d'application des tests paramétriques n'étaient pas remplies (résidus non normalement distribués et faible nombre de répétitions, $n = 4$), conformément aux recommandations pour l'analyse de distributions non normales (Glass *et al.*, 1972 ; Wobbrock *et al.*, 2011). Les modèles incluaient comme effets fixes la strate, le compartiment physiologique et leur

interaction, et intégraient la date de coupe ou la modalité végétale selon l'hypothèse testée. Les blocs expérimentaux (répétitions spatiales sur le site) étaient considérés comme effets aléatoires afin de tenir compte de la variabilité non contrôlée liée à l'hétérogénéité du terrain.

Les effets principaux (strate, compartiment, modalité) et leurs interactions ont été testés par modèle ART, suivi d'un post-hoc par paires (emmeans, test de Tukey). Des tests de corrélation de Spearman (Spearman, 1904) ont été utilisés en complément pour explorer les relations entre biomasse, azote et digestibilité.

Avant les analyses principales, une ANOVA à trois facteurs croisés (Date \times Strate \times Compartiment) avec effet aléatoire "bloc" a été réalisée séparément pour chaque modalité, afin de vérifier si les données des deux dates pouvaient être combinées. L'unité expérimentale correspondait à la combinaison "strate \times compartiment physiologique" dans un quadrat.

5. RÉSULTATS

5.1. Effet de la date sur la biomasse, la teneur en azote et la digestibilité

HS1 : La répartition verticale de la biomasse, de l'azote et de la digestibilité diffère entre les deux dates de coupe.

L'analyse globale met en évidence des effets hautement significatifs de la date, de la strate et du compartiment physiologique sur les trois variables étudiées, ainsi que de leurs interactions bilatérales et trilatérales. L'interaction triple (Date \times Strate \times Compartiment) est significative pour la biomasse sèche, pour la teneur en azote et la digestibilité, indiquant que la distribution verticale et la répartition entre compartiments évoluent différemment selon la période de coupe. L'effet du facteur *Bloc* a été intégré dans le modèle comme effet aléatoire afin de tenir compte de la variabilité entre répétitions expérimentales. Cette complexité justifie de présenter séparément les résultats pour chaque date dans les sections suivantes.

5.1.1. Biomasse sèche (BMS)

L'analyse préliminaire (Date \times Strate \times Compartiment, blocs aléatoires) a révélé une interaction triple hautement significative ($p < 0,001$) pour la biomasse sèche. La figure ci-dessous illustre clairement que les p-valeurs associées aux comparaisons entre dates varient fortement selon la strate et le compartiment. Plusieurs modalités présentent des différences très marquées, avec des p inférieures à 0,01, par exemple dans les strates basses du mélange *RGH_TV* compartiment G ($p = 0,00147$) ou dans les couches intermédiaires du Trèfle Violet compartiment G ($p = 0,00169$). De manière générale, la biomasse tend à augmenter entre la première et la seconde coupe pour les modalités dominées par les graminées, seules ou en mélange, tandis qu'elle reste plus stable dans les systèmes dominés par les légumineuses ou dans les mélanges très productifs.

La figure 21 illustre la répartition verticale de la biomasse selon la date de coupe et met en évidence les contrastes entre strates et compartiments physiologiques pour chaque modalité.

5.1.2. Teneur en azote (%N)

L'analyse préliminaire (Date × Strate × Compartiment, blocs aléatoires) a révélé une interaction triple hautement significative ($p = 0,00168$) pour la teneur en azote. Comme le montre la figure 2, l'effet de la date est hétérogène selon la strate et le compartiment. Certaines combinaisons présentent une diminution nette de la teneur en azote, avec des p très faibles, notamment dans les strates basses du Trèfle Violet compartiment D ($p = 0,000405$) ou dans les couches intermédiaires du RGH compartiment DR ($p = 0,000321$). À l'inverse, plusieurs compartiments de strates supérieures ne présentent pas de différence significative ($p > 0,3$). Globalement, la teneur en azote reste stable pour la majorité des modalités, avec des baisses notables dans certaines conditions spécifiques.

La figure 22 présente la répartition verticale du %N selon la date de coupe, permettant de visualiser les contrastes entre modalités et les variations au sein des strates.

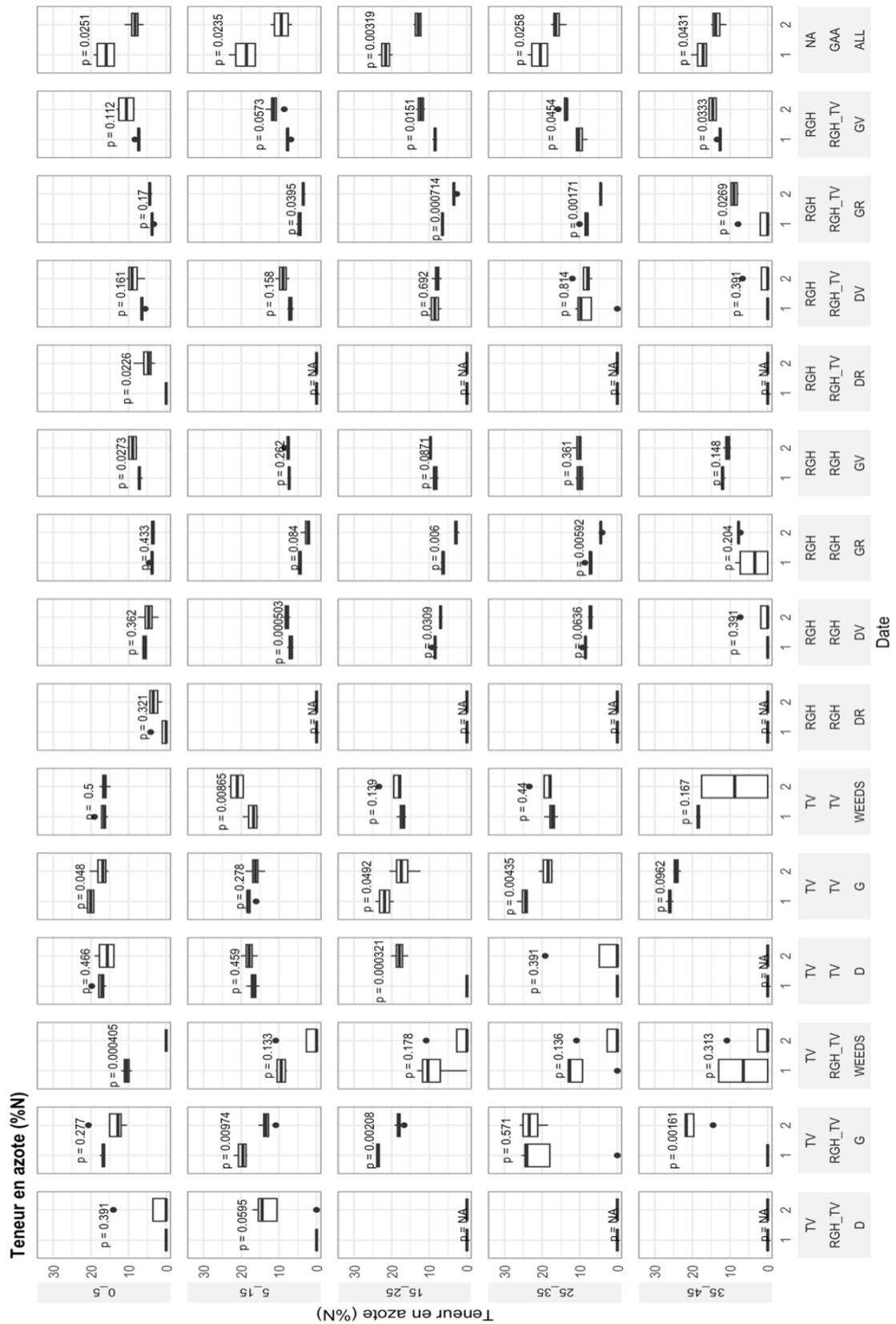


Figure 22. Répartition verticale de la teneur en azote (%N) par strate et compartiment physiologique, selon la date de coupe, avec la p-valeur associée (Médiane, quartiles et valeurs extrêmes)

5.1.3. Digestibilité de la matière organique (DMOrt)

L'analyse préliminaire (Date × Strate × Compartiment, blocs aléatoires) a révélé une interaction triple hautement significative ($p < 0,001$) pour la digestibilité. La figure 3 met en évidence des baisses marquées de digestibilité entre la première et la seconde coupe dans plusieurs combinaisons Strate × Compartiment, avec des p très faibles, par exemple dans les strates hautes du RGH_TV compartiment GV ($p = 0,00134$) ou dans les strates basses du Trèfle Violet compartiment WEEDS ($p = 0,00028$). D'autres combinaisons, en revanche, présentent des variations non significatives ($p > 0,4$), soulignant que l'effet de la date n'est pas uniforme à travers le couvert.

La figure 23 illustre la distribution verticale de l'OMD pour chaque modalité et met en évidence les changements observés entre la première et la seconde coupe.

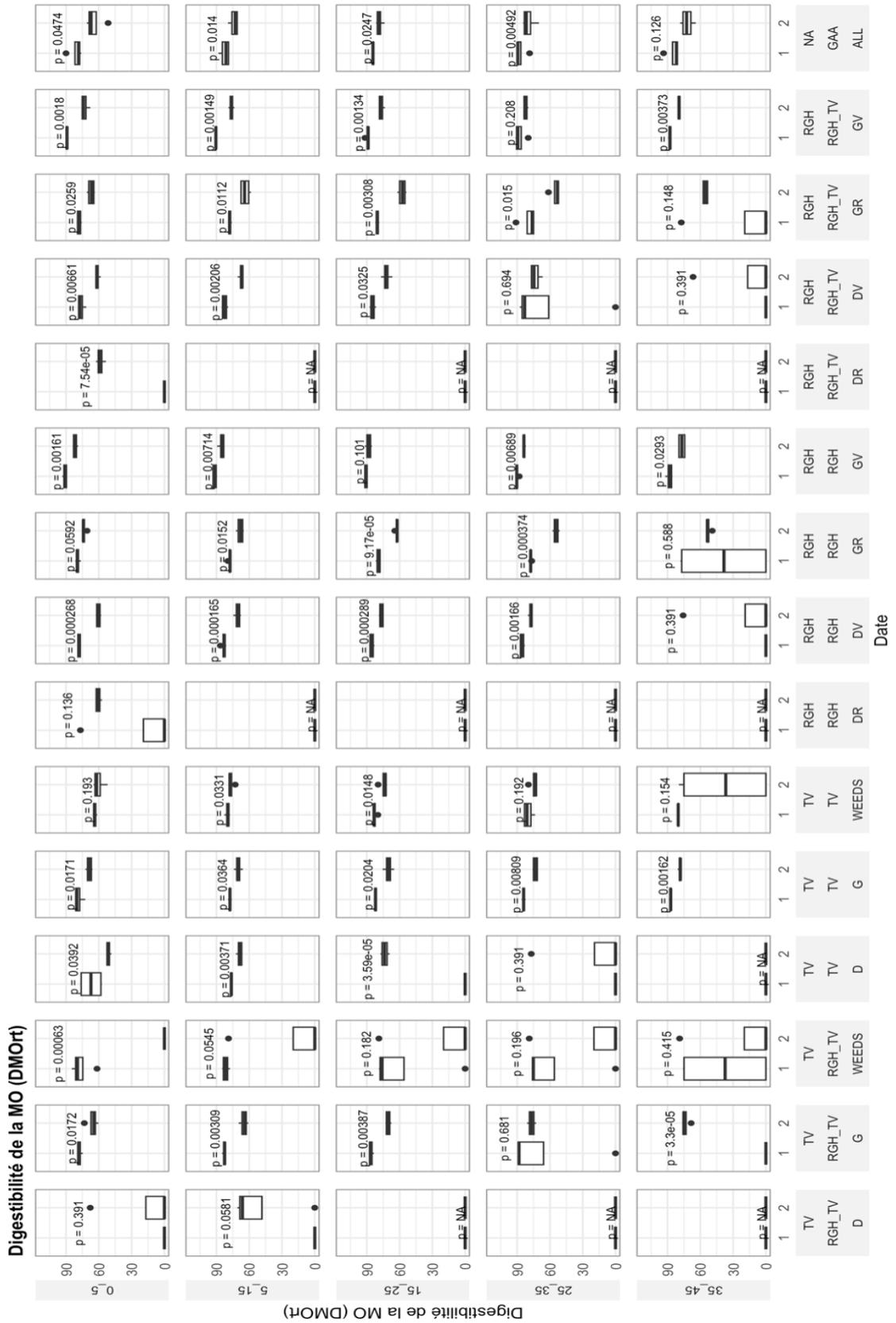


Figure 23. Répartition verticale de la digestibilité de la matière organique (DMOrt) par strate et compartiment physiologique, selon la date de coupe, avec la p-valeur associée (Médiane, quartiles et valeurs extrêmes)

L'ensemble de ces résultats confirme que l'effet de la date ne peut être ignoré. L'interaction triple entre Date, Strate verticale et Compartiment physiologique est significative pour les trois variables étudiées (biomasse, azote, digestibilité). Cette situation impose de scinder toutes les analyses statistiques des hypothèses HS1 à HS3 par date, afin d'éviter de masquer des effets spécifiques à une période de coupe.

À titre informatif, le tableau 1 présente les valeurs moyennes par quadrat de biomasse sèche (BMS), de teneur en azote (%N) et de digestibilité de la matière organique (DMOrt), séparées par date de coupe. Lors de la première coupe, les valeurs de BMS varient de 3 665 kg MS/ha pour RGH à 6 011 kg MS/ha pour TV. À la seconde coupe, elles sont plus élevées pour toutes les modalités, atteignant un maximum de 9 402 kg MS/ha pour RGH_TV.

La teneur en azote reste relativement stable entre les deux dates, oscillant entre 0,81 % et 3,06 % selon les modalités. De même, la digestibilité présente peu de variations, avec des valeurs plus élevées pour GAA ($\approx 83,7$ % à la coupe 1, $\approx 73,6$ % à la coupe 2) et plus faibles pour RGH_TV ($\approx 48,8$ % à la coupe 1, $\approx 43,8$ % à la coupe 2) (Tableau 1).

Tableau 1. Moyennes par quadrat (somme de toutes les strates et compartiments)(\pm SEM) pour la biomasse sèche (BMS, kg MS/ha), la teneur en azote (%N) et la digestibilité de la matière organique (DMOrt, %), séparées par date de coupe.

Modalité	BMS (kg MS/Ha)		%N		DMOrt	
	Date 1	Date 2	Date 1	Date 2	Date 1	Date 2
GAA	4529.47 \pm 300	4924.93 \pm 320	3.06 \pm 0.11	1.93 \pm 0.12	83.74 \pm 1.11	73.62 \pm 1.74
RGH	3664.89 \pm 410	6959.05 \pm 500	0.81 \pm 0.07	0.80 \pm 0.07	57.80 \pm 4.42	54.60 \pm 3.60
RGH_TV	4107.91 \pm 380	9401.92 \pm 470	1.02 \pm 0.09	1.11 \pm 0.09	48.84 \pm 3.45	43.82 \pm 2.87
TV	6010.93 \pm 450	6440.35 \pm 420	2.47 \pm 0.17	2.51 \pm 0.15	62.61 \pm 4.16	59.85 \pm 3.40

5.2. Effet de la strate et du compartiment physiologique sur la biomasse sèche

HS2 : La biomasse varie selon la hauteur et le compartiment, avec interaction attendue car GV devrait culminer en strates médianes, GR en strates hautes, et DV/DR en strates basses, reflétant respectivement feuilles actives, organes reproducteurs et accumulation de tissus sénescents.

5.2.1. Modalité Ray-grass hybride (RGH)

L'analyse par rangs alignés (ART), conduite séparément pour les deux dates de prélèvement, révèle des effets de la triple interactions ($p < 0,001$) lors de la première coupe. Ces effets sont également observés à la seconde coupe ($p < 0,001$).

À la coupe de mai, les compartiments végétatifs (GV) et reproducteurs (GR) vivants montrent une distribution verticale marquée. Les tissus végétatifs vivants (GV) sont significativement plus présents dans les couches intermédiaires du couvert, en particulier entre 5–25 cm, que dans la strate basale 0–5 cm et apicale ($p < 0,01$). Le compartiment GR présente une forte accumulation dans les strates 5-15 cm et 15-25 cm, avec des valeurs supérieures à celles observées pour GV dans la même hauteur ($p = 0,0095$). Les compartiments morts (DV, DR) sont principalement localisés dans les strates inférieures du couvert (Figure 24).

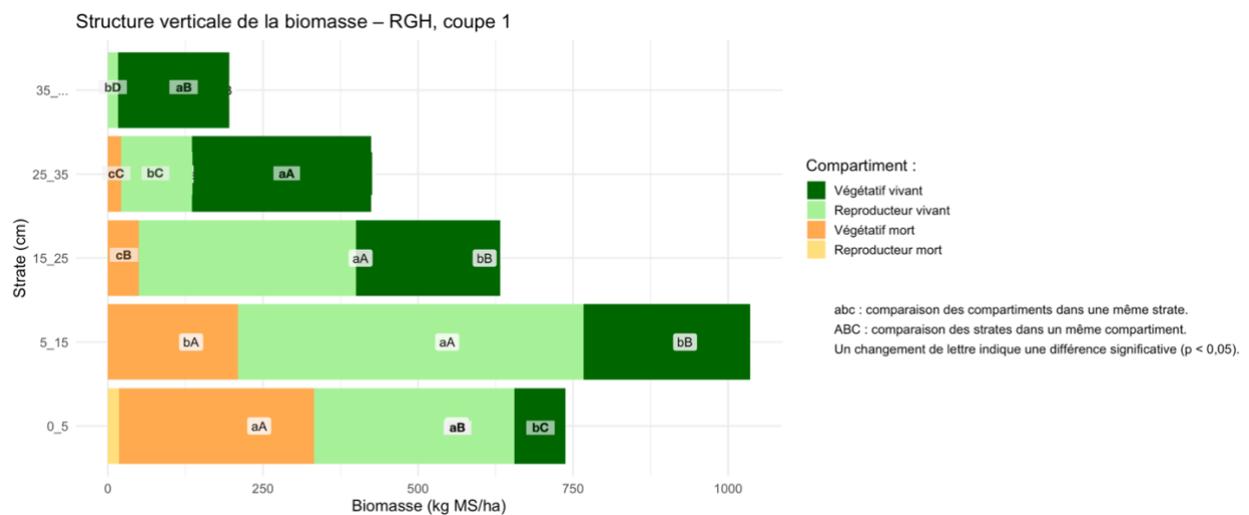


Figure 24. Répartition verticale de la biomasse pour les compartiments physiologiques de la modalité RGH, coupe 1

Lors de la seconde coupe, les mêmes tendances se maintiennent, avec une montée plus nette des compartiments vivants dans les strates supérieures. Le compartiment GR présente une concentration particulièrement marquée dans la strate >35cm, avec une différence très significative par rapport aux autres combinaisons ($p < 0,0001$). Les compartiments morts conservent une distribution inférieure (Figure 25).

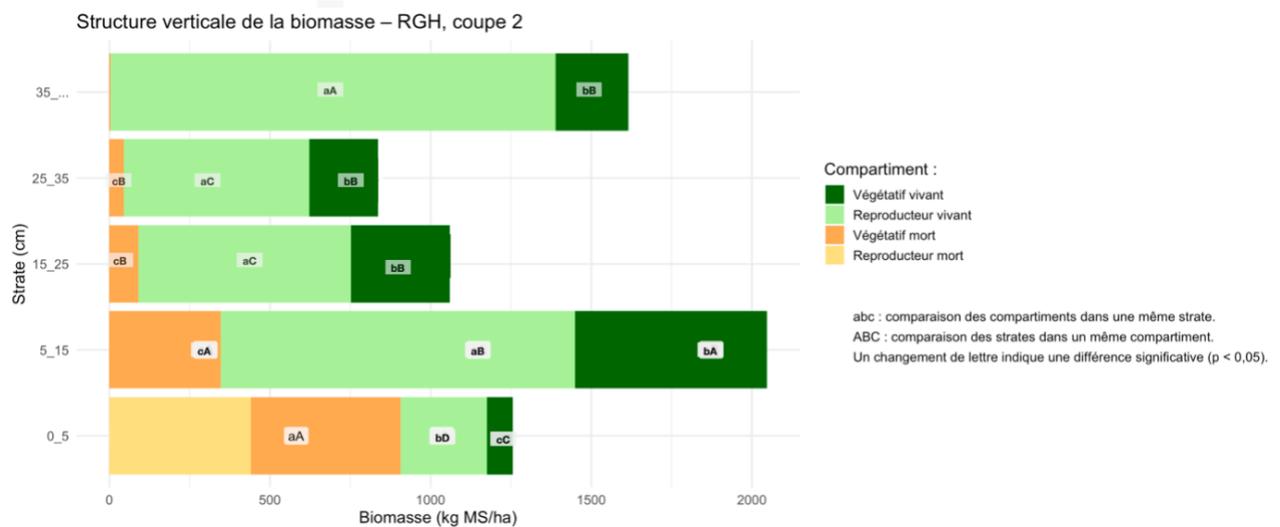


Figure 25. Répartition verticale de la biomasse pour les compartiments physiologiques de la modalité RGH, coupe 2

5.2.2. Modalité Trèfle violet (TV)

L'analyse ART met en évidence des effets de la triple interaction ($p < 0,001$) à la première coupe. Ces effets sont également retrouvés à la seconde coupe ($F = 6,67 ; 46,92 ; 11,28 ; p < 0,001$).

Les tissus vivants (G) se répartissent préférentiellement dans les strates intermédiaires et supérieures, avec des biomasses significativement plus élevées que dans ces strates ($p < 0,001$). Les tissus morts (D) sont fortement concentrés en 0–15 cm. Le compartiment WEEDS est majoritairement localisé dans les strates 5-15cm, avec des valeurs significativement plus élevées que dans les autres couches ($p = 0,0058$ à $< 0,001$ selon les comparaisons) (Figure 26).

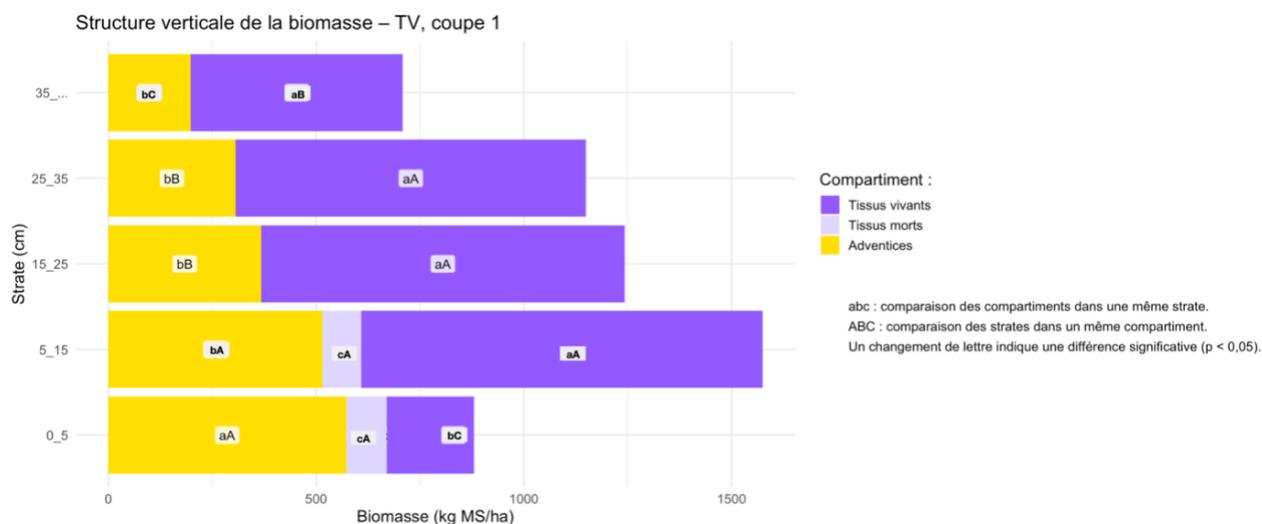


Figure 26. Répartition verticale de la biomasse pour les compartiments physiologiques de la modalité TV, coupe 1

À la seconde coupe, la distribution des compartiments reste similaire, avec une légère remontée des tissus vivants vers les couches hautes. Les adventices et tissus morts conservent leur répartition basale (Figure 27).

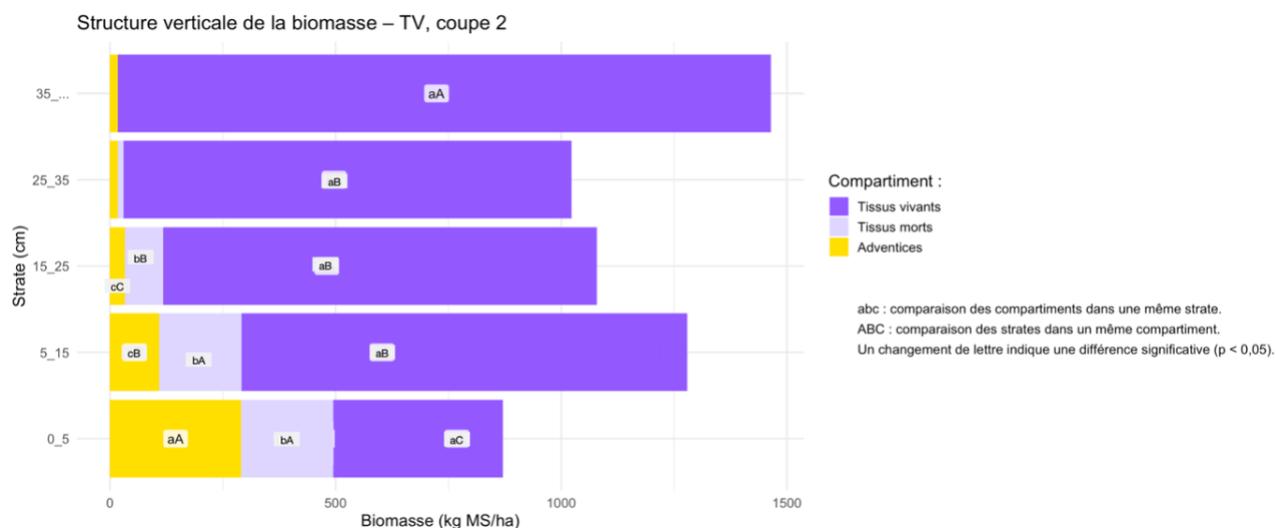


Figure 27. Répartition verticale de la biomasse pour les compartiments physiologiques de la modalité TV, coupe 2

5.2.3. Modalité Ray-grass hybride + Trèfle violet (RGHTV)

L'analyse ART révèle des effets de l'interaction entre les 3 facteurs ($p < 0,001$), à la première coupe. Ces résultats sont confirmés à la seconde coupe ($p < 0,001$).

À la première coupe, les compartiments GV (RGH) et G (TV) sont bien représentés dans les strates intermédiaires. Le compartiment GR présente une concentration plus marquée dans les strates supérieures. Les compartiments morts (DV, DR, D) se répartissent majoritairement en 0–15 cm. Les adventices sont également localisées dans les strates basses (Figure 28).

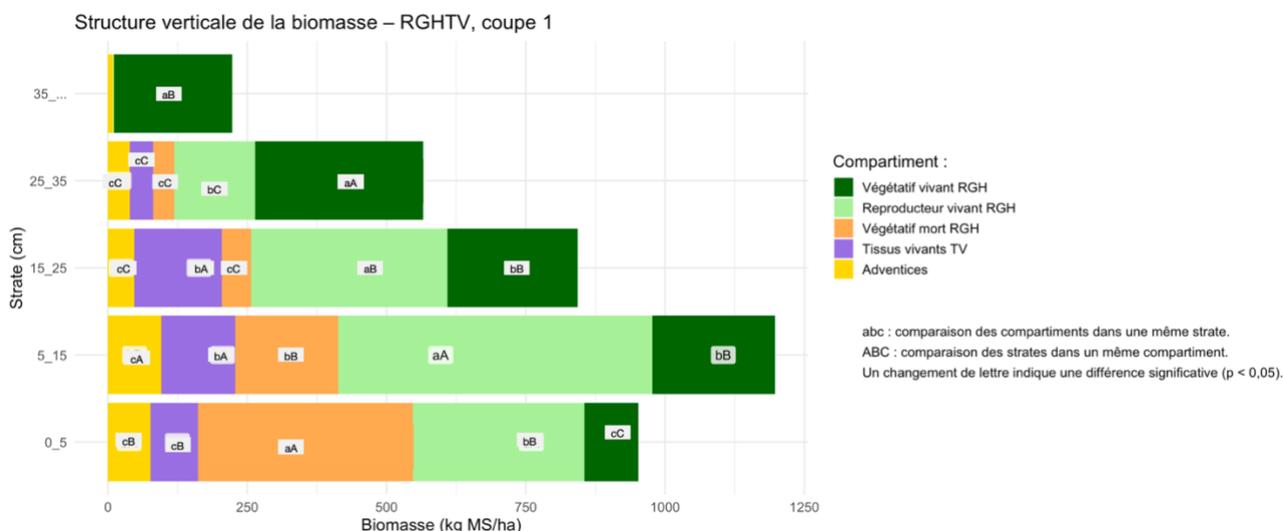


Figure 28. Répartition verticale de la biomasse pour les compartiments physiologiques de la modalité RGHTV, coupe 1

À la seconde coupe, les compartiments vivants, notamment GR et G, sont encore plus abondants dans les 2 dernières strates, avec des biomasses significativement plus élevées qu'en base ($p < 0,001$). Les compartiments morts conservent leur positionnement inférieur (Figure 29)

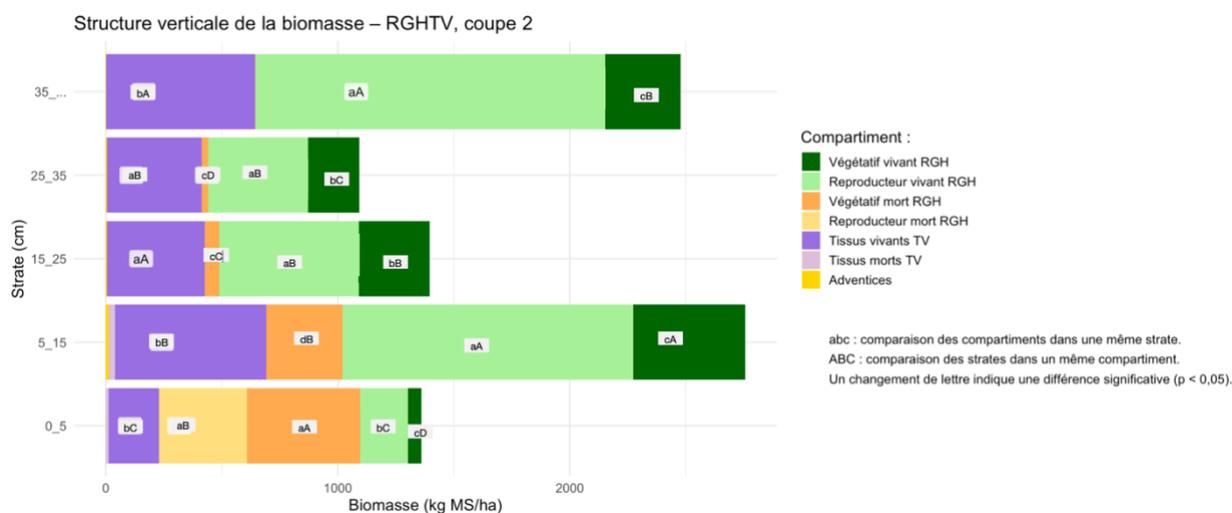


Figure 29. Répartition verticale de la biomasse pour les compartiments physiologiques de la modalité RGHTV, coupe 2

5.2.4. Modalité GAA (mélange complexe)

Pour la modalité GAA, les compartiments physiologiques n'ont pas été distingués. L'analyse ART révèle un effet significatif de la strate sur la biomasse sèche à la première ($p < 0,001$) comme à la seconde coupe ($p < 0,001$).

Dans les deux cas, la biomasse est concentrée dans les strates intermédiaires (5–25 cm), tandis que les couches extrêmes (0–5 cm et >35cm) présentent des valeurs plus faibles. Cette distribution indique un profil vertical régulier du couvert, avec une dominance centrale marquée (Figure 30).

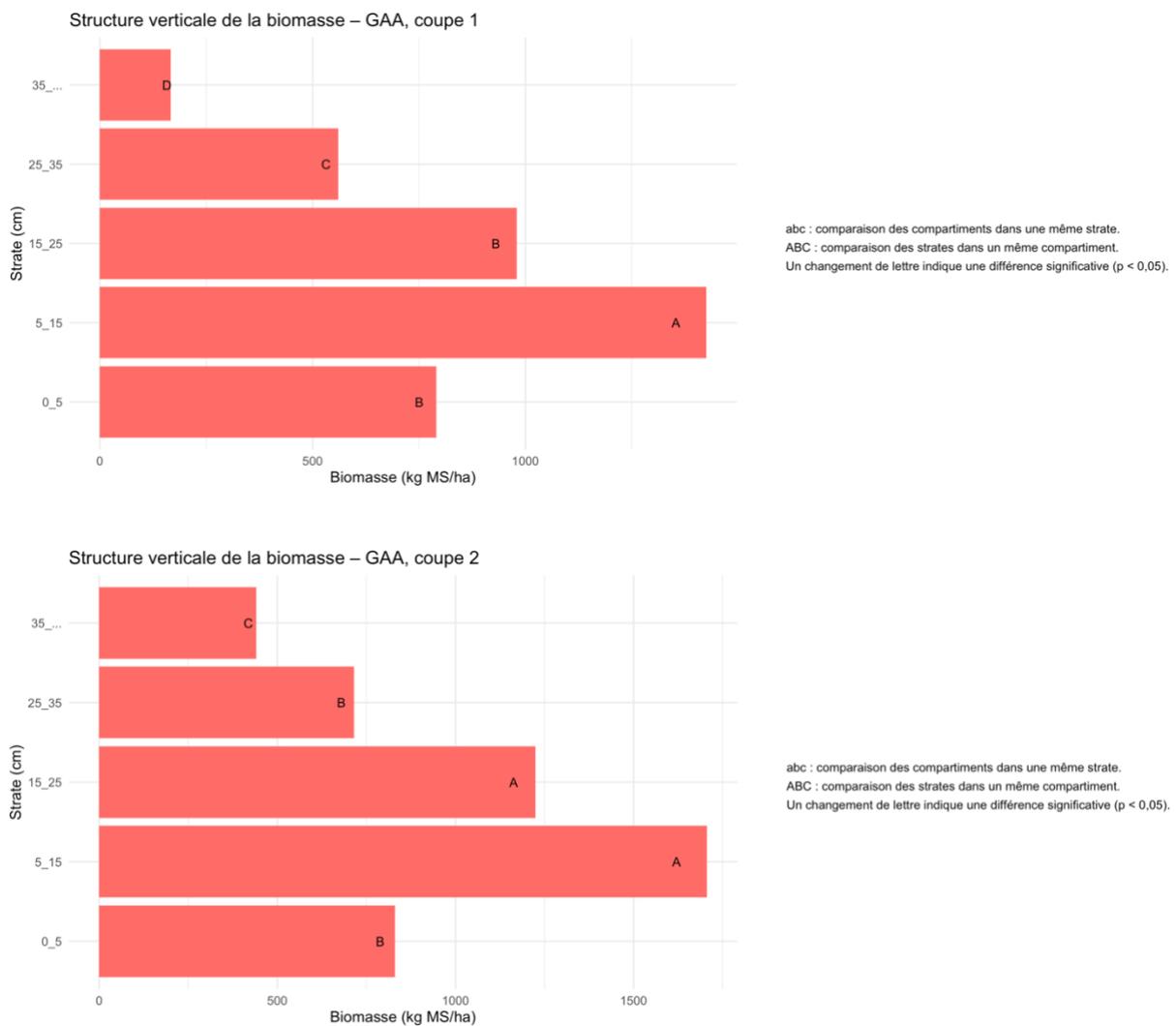


Figure 30. Répartition verticale de la biomasse pour les compartiments physiologiques de la modalité GAA, coupe 1 et 2

5.3. Effet de la strate et du compartiment physiologique sur la teneur en azote total (%N)

HS3 : La teneur en azote devrait décroître de l’apex vers la base, avec GV plus riche que GR, et DV/DR les plus faibles ; ainsi, l’effet de la hauteur varie selon le compartiment (interaction attendue Strate × Compartiment)

5.3.1. Modalité Ray-Grass Hybride (RGH)

L’analyse non paramétrique par rangs alignés (ART) met en évidence des effets significatifs de l’interaction triple ($p < 0,001$) pour la première et la deuxième coupe.

Les graphiques révèlent une structuration verticale nette de la teneur en azote. Le compartiment végétatif vivant (GV) présente les teneurs les plus élevées, atteignant 1,91 % dans la strate >35cm à la première coupe. À l’inverse, les compartiments morts (DV et DR) montrent des valeurs nettement inférieures, proches de 0,2–0,4 % dans les strates supérieures. Le compartiment reproducteur vivant (GR) affiche des valeurs intermédiaires (entre 0,6 et 1,1 %), plus marquées dans les strates médianes (Figure 31).

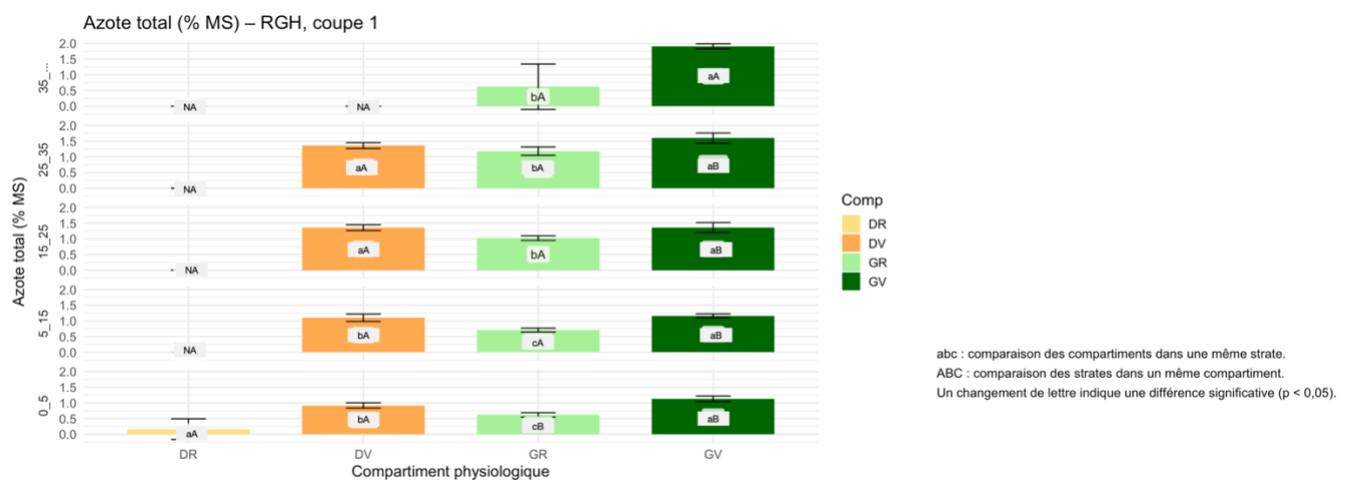


Figure 31. Répartition verticale de la teneur en azote pour les compartiments physiologiques de la modalité RGH, coupe 1

À la seconde coupe, les compartiments vivants GV et GR conservent des teneurs élevées (environ 1,5 %), particulièrement dans les strates 15–35 cm. Les compartiments morts restent faiblement concentrés en azote, oscillant entre 0,2 % et 1,0 % selon la strate (Figure 29). Les

valeurs nulles correspondent à des strates/compartiments sans biomasse récoltée, et non à une teneur en azote réellement nulle (Figure 32).

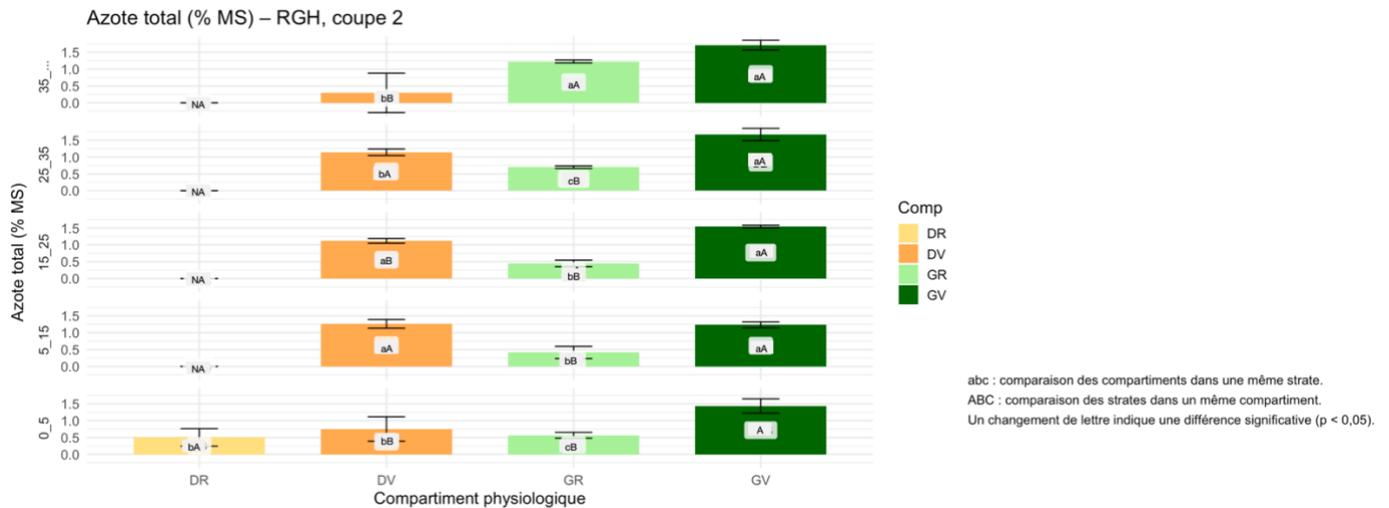


Figure 32. Répartition verticale de la teneur en azote pour les compartiments physiologiques de la modalité RGH, coupe 2

Les comparaisons post-hoc confirment des écarts significatifs entre les compartiments, notamment entre GV et DR dans les strates moyennes et hautes ($p < 0,001$). Des contrastes nets apparaissent également entre GV et DV dans les strates 15–35 cm ($p < 0,01$), soulignant des différences marquées selon l'état physiologique des tissus.

5.3.2. Modalité Trèfle Violet (TV)

L'analyse ART met en évidence des effets significatifs de l'interaction des 3 facteurs ($p < 0,001$) à la première coupe. Ces effets sont confirmés à la seconde coupe ($p < 0,001$).

Lors de la première coupe, le compartiment G (tissus vivants) présente des teneurs élevées en azote, atteignant 4,12 % dans la strate apicale. Ces valeurs sont significativement supérieures à celles observées dans les compartiments morts (D) et adventices (WEEDS), qui varient entre 2 et 3 %. Le compartiment D affiche des pourcentage d'azote proches de 1,4 % dans les strates inférieures, tandis que les adventices culminent à 2,0 % en 0–5 cm (Figure 33).



Figure 33. Répartition verticale de la teneur en azote pour les compartiments physiologiques de la modalité TV, coupe 1

À la seconde coupe, les teneurs maximales sont légèrement inférieures, avec un maximum de 3,08 % pour le compartiment G dans la strate 25–35 cm. Les valeurs pour D et WEEDS varient entre 0,94 % et 1,94 %, avec une distribution plus uniforme que lors de la première coupe (Figure 34).

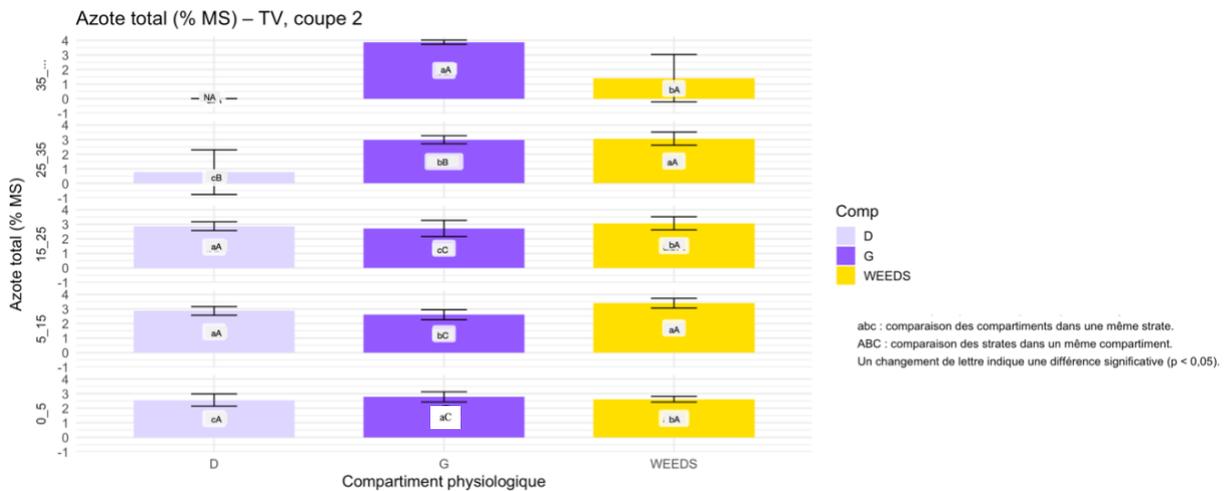


Figure 34. Répartition verticale de la teneur en azote pour les compartiments physiologiques de la modalité TV, coupe 2

Les comparaisons post-hoc confirment des différences significatives entre les compartiments, notamment entre G et D ($p < 0,001$), ainsi qu'entre G et WEEDS dans les strates médianes ($p < 0,01$). L'effet de la strate est également significatif pour G, avec des teneurs plus élevées en hauteur qu'à la base.

5.3.3. Modalité Ray-Grass Hybride + Trèfle Violet (RGH_TV)

L'analyse ART révèle des effets significatifs de l'interaction triple ($p < 0,001$) à la première coupe. Ces effets sont confirmés à la seconde coupe ($p < 0,001$).

Les teneurs en azote sont fortement influencées par le type de compartiment. Le compartiment G (TV) présente des valeurs élevées, atteignant 3,7 % dans la strate 15–25 cm à la première coupe. Les compartiments GV (RGH) et GR (RGH) affichent des valeurs plus modérées, autour de 0,5 % et 2 % respectivement. Les tissus morts végétatif (DV) présentent des teneurs semblables, comprises entre 1,02% et 1,58 % selon la strate. La teneur en azote des adventices varie entre 1,02 % et 1,6 %, avec une tendance à se concentrer en base du couvert (Figure 35).

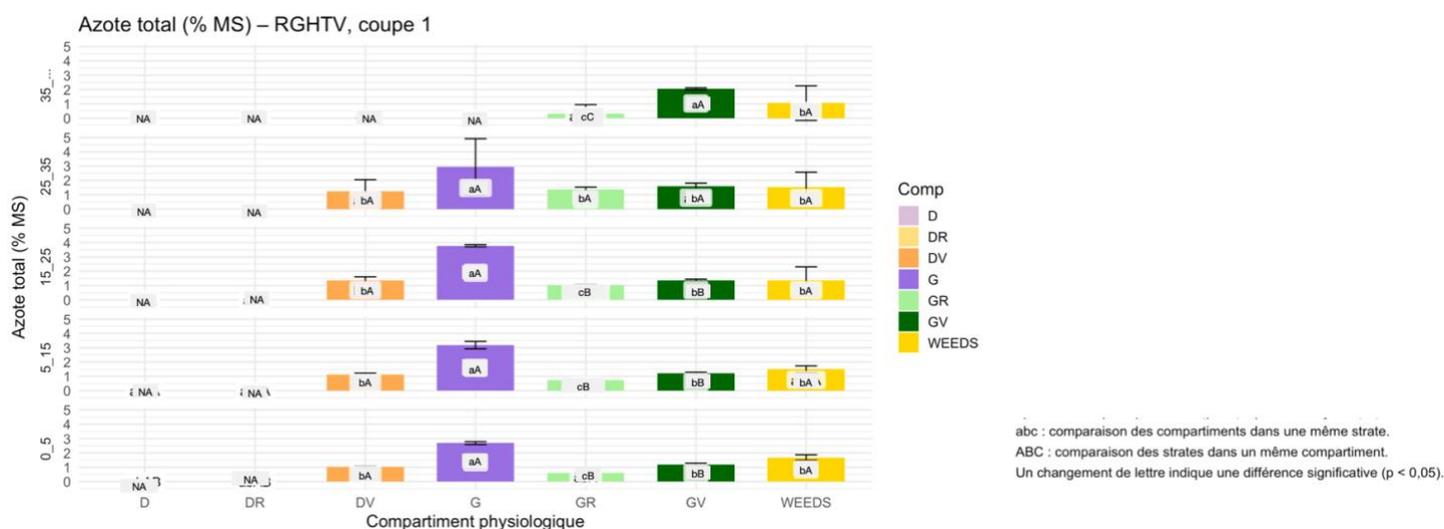


Figure 35. Répartition verticale de la teneur en azote pour les compartiments physiologiques de la modalité RGHT_TV, coupe 1

À la seconde coupe, les teneurs restent similaires pour G et GV (entre 2,1 et 3,6 % pour G ; entre 1,6 et 2,4 % pour GV). Le compartiment GR atteint au maximum 1,5 % dans les couches moyennes, tandis que les tissus morts descendent parfois en dessous de 0,5 % (Figure 36).

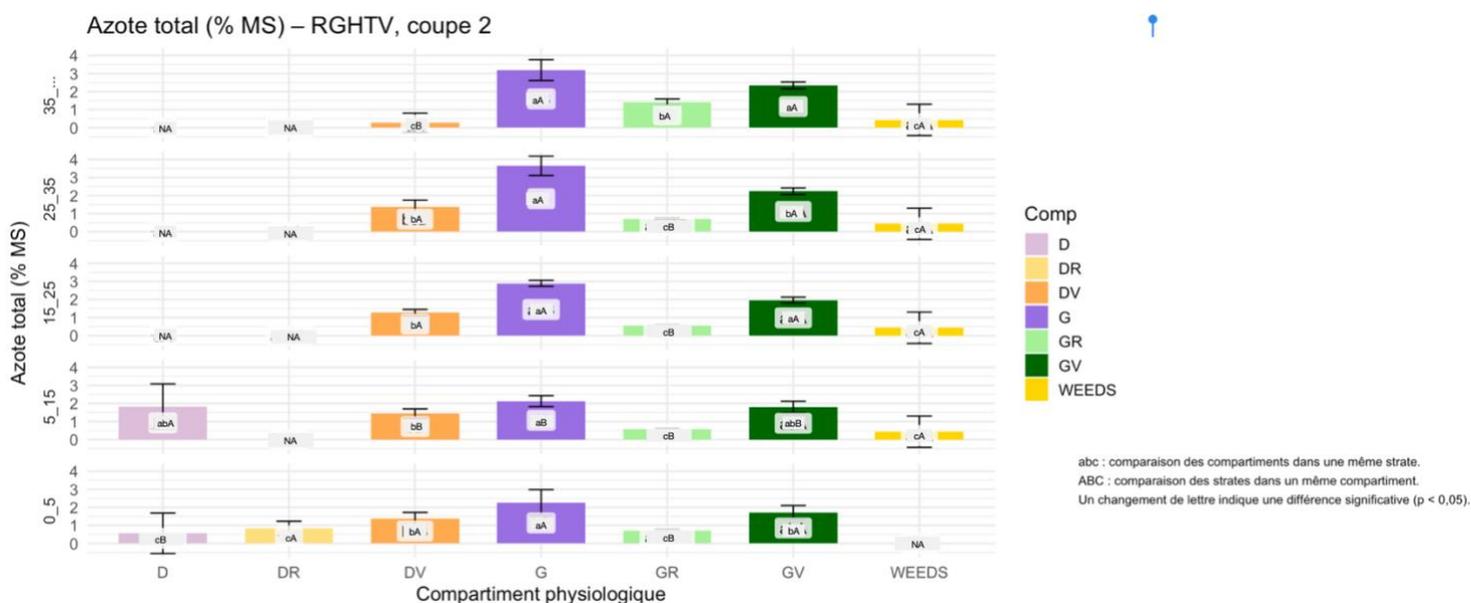


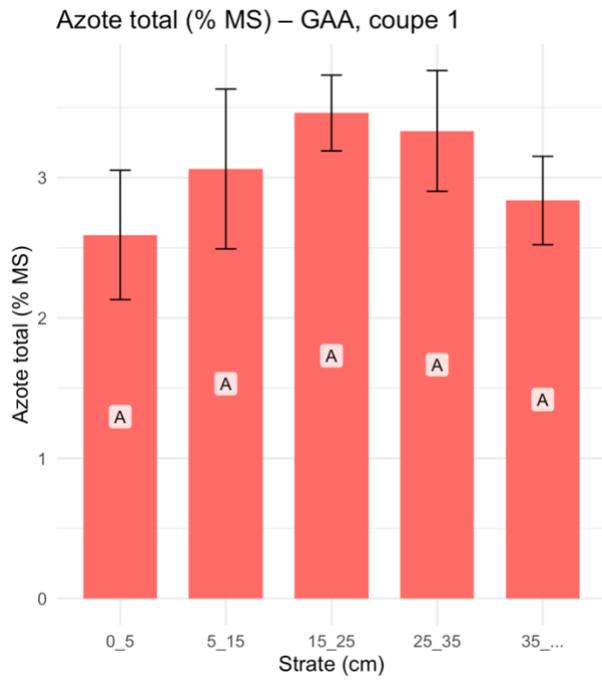
Figure 36. Répartition verticale de la teneur en azote pour les compartiments physiologiques de la modalité RGHT_TV, coupe 2

Les comparaisons post-hoc confirment des écarts significatifs entre les compartiments vivants et morts dans toutes les strates ($p < 0,001$), ainsi qu'un effet de la strate pour les compartiments vivants, avec des pourcentages d'azote significativement plus élevés en 15–35 cm qu'en 0–5 cm.

5.3.4. Modalité GAA (mélange complexe)

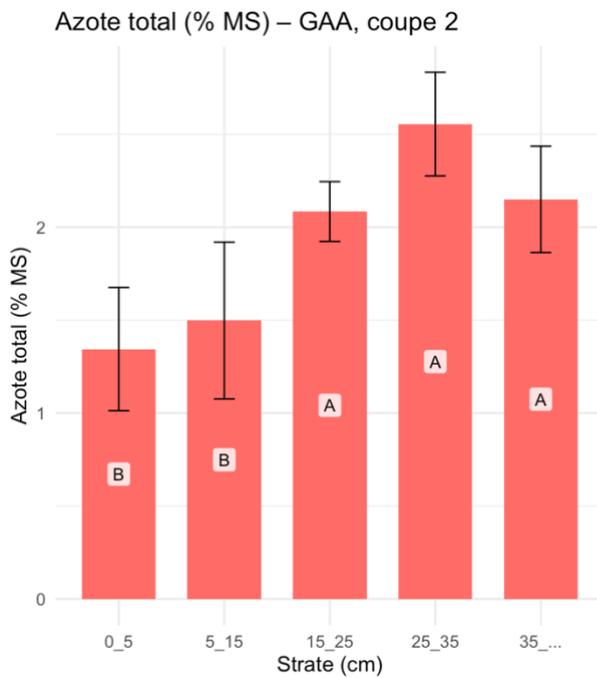
Dans cette modalité, les compartiments physiologiques n'étant pas distingués, seule la strate a été prise en compte dans l'analyse. Les résultats de l'ART n'indiquent pas un d'effet de la strate à la première coupe ($p = 0,023$). Contrairement à la seconde coupe où l'effet de la strate est significatif ($p < 0,001$).

À la première coupe, la teneur en azote est la plus élevée dans la strate 15–25 cm (3,46 %). Les valeurs diminuent progressivement dans les strates extrêmes, atteignant 2,59 % en 0–5 cm et 2,78 % en >35cm. À la seconde coupe, la distribution est similaire, avec un maximum de 2,53 % en 25-35 cm, et une baisse vers 1,32 % dans la strate 0–5 cm. On observe cependant une baisse significative de l'azote entre les deux dates (Figure 37).



explain

ABC : comparaison des strates dans un même compartiment.
Un changement de lettre indique une différence significative ($p < 0,05$).



explain

ABC : comparaison des strates dans un même compartiment.
Un changement de lettre indique une différence significative ($p < 0,05$).

Figure 37. Répartition verticale de la teneur en azote pour les compartiments physiologiques de la modalité GAA, coupe 1 et 2

5.4. Effet de la strate et du compartiment physiologique sur la digestibilité de la matière organique (OMD)

HS4 : La digestibilité devrait décroître de l'apex vers la base, avec GV plus digestible que GR, et DV/DR les plus faibles ; ainsi, l'effet de la hauteur varie selon le compartiment (interaction attendue Strate × Compartiment)

5.4.1. Modalité Ray-Grass Hybride (RGH)

Les résultats de l'analyse ART révèlent des effets significatifs de l'interaction ($p < 0,001$) à la première coupe. Cet effet sont également significatifs à la seconde coupe ($p < 0,001$).

La digestibilité de la matière organique est globalement plus élevée dans les compartiments vivants, en particulier pour GV, avec des valeurs atteignant 82,7 % dans la strate 25–35 cm à la coupe 1. Le compartiment GR atteint un maximum de 80,4 % dans la strate 15–25 cm. Les compartiments morts (DV et DR) affichent des valeurs inférieures, notamment DR en 0–5 cm avec 55,6 % (Figure 38).

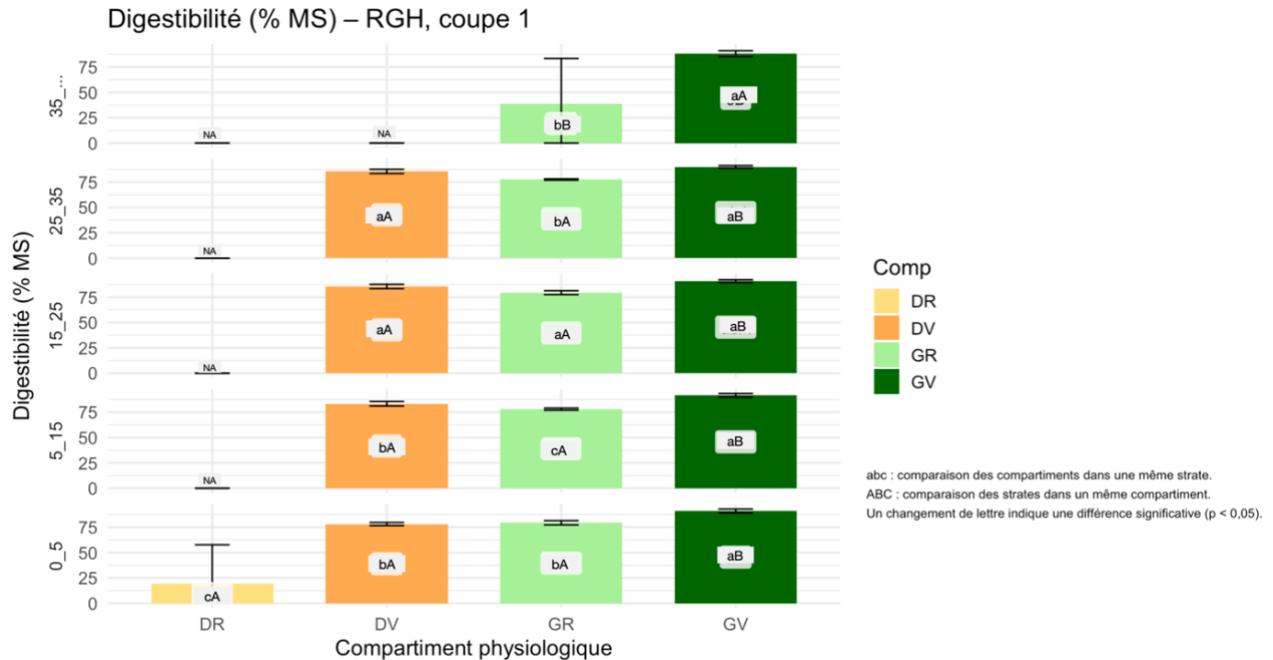


Figure 38. Répartition verticale de la digestibilité pour les compartiments physiologiques de la modalité RGH, coupe 1

À la seconde coupe, GV conserve une digestibilité élevée dans les strates moyennes (jusqu'à 78,6%), alors que GR diminue légèrement. Les tissus morts conservent une digestibilité plus faible, inférieure à 60 % dans les couches inférieures (Figure 39).

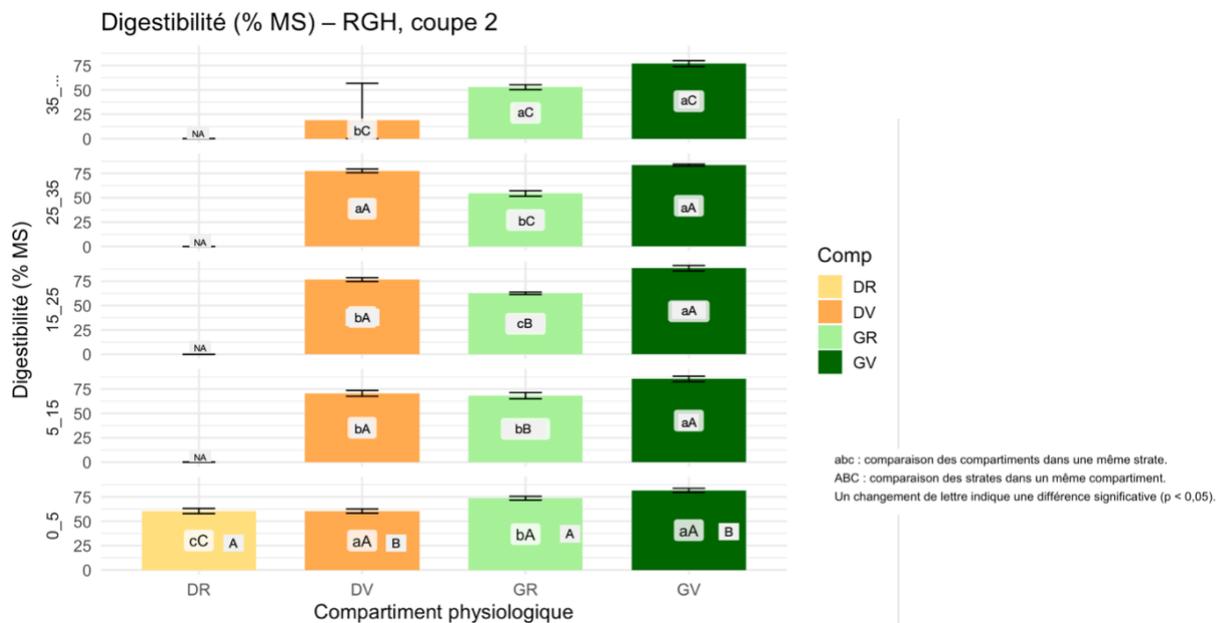


Figure 39. Répartition verticale de la digestibilité pour les compartiments physiologiques de la modalité RGH, coupe 2

Les comparaisons post-hoc révèlent des différences significatives entre les compartiments vivants et morts dans toutes les strates ($p < 0,001$), ainsi qu'un effet de la hauteur, avec des valeurs plus élevées dans les couches médianes du couvert.

5.4.2. Modalité Trèfle Violet (TV)

L'analyse ART met en évidence un effet de l'interaction des 3 facteurs ($p < 0,001$) à la première coupe. À la seconde coupe, l'effets reste marqué ($p < 0,001$).

Le compartiment G affiche les valeurs de digestibilité les plus élevées, atteignant 87,3 % dans la strate 25–35 cm à la coupe 1. Le compartiment D présente des valeurs plus faibles (autour de 75–83 %), principalement localisées dans les strates basses. Les adventices présentent une variabilité importante, avec des valeurs comprises entre 73,1 % (0–5 cm) et 80,0 % (15–25 cm) (Figure 40).

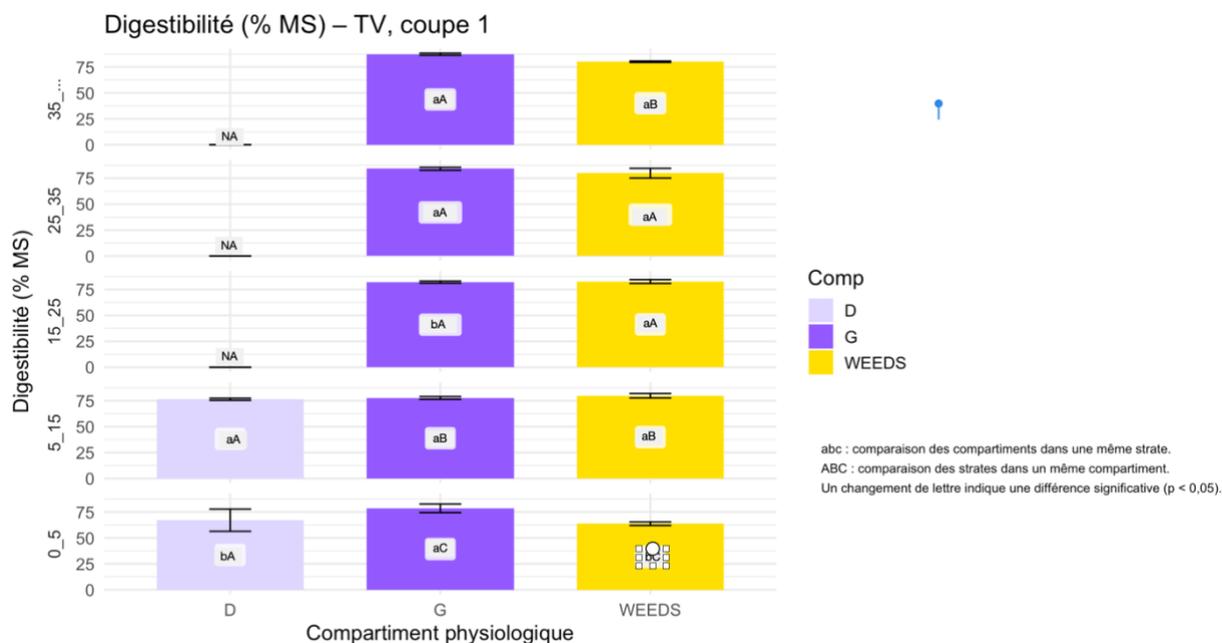


Figure 40. Répartition verticale de la digestibilité pour les compartiments physiologiques de la modalité TV, coupe 1

À la seconde coupe, G conserve une digestibilité élevée (86,5 % en 25–35 cm), tandis que D et WEEDS restent stables dans leur répartition verticale (Figure 41). Les tests post-hoc mettent en évidence des écarts significatifs entre G et les deux autres compartiments dans les strates centrales ($p < 0,001$).

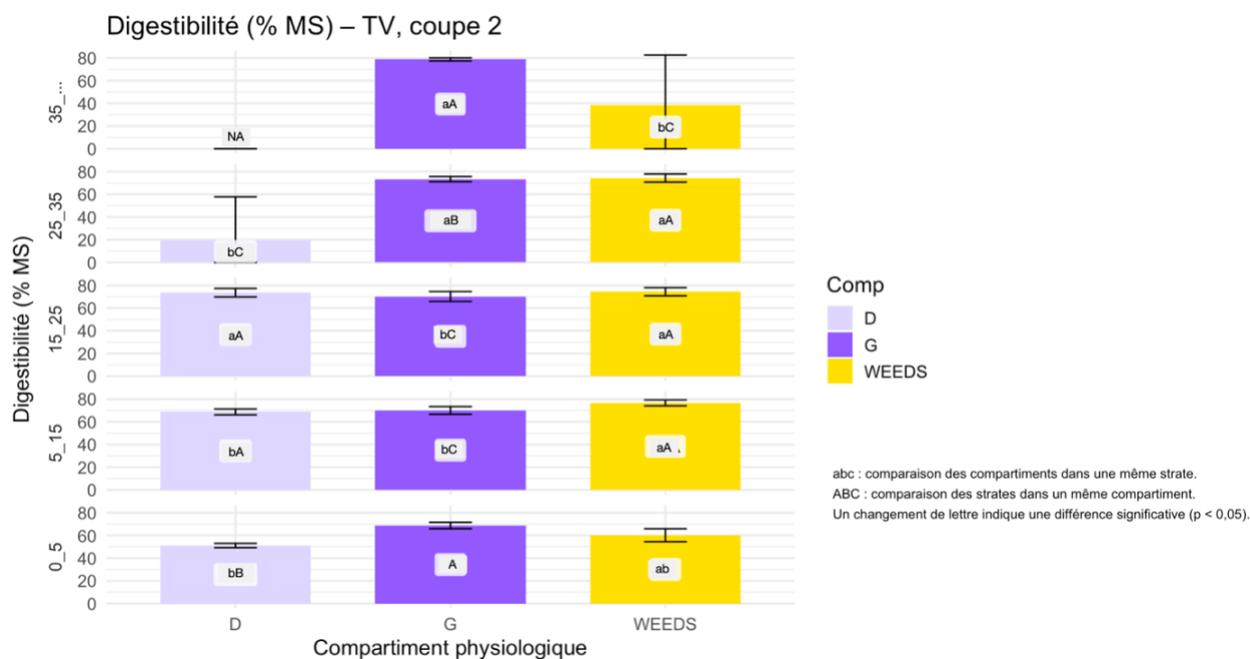


Figure 41. Répartition verticale de la digestibilité pour les compartiments physiologiques de la modalité TV, coupe 2

5.4.3. Modalité Ray-Grass Hybride + Trèfle Violet (RGHTV)

L'analyse ART à la première coupe montre des effets de l'interaction triple ($p < 0,001$). Ces effets sont également significatifs à la seconde coupe ($p < 0,001$).

Les compartiments G et GV présentent des valeurs élevées, avec un pic à 85,9 % pour G en 25–35 cm. GV atteint 82,1 % dans la même strate. GR présente des valeurs intermédiaires (74–77 %), alors que le compartiments mort (DV) présente une digestibilité plus faible en couche supérieur. Les adventices ont une plus grande variabilité et se situent autour de 39-80 %, selon la strate (Figure 42).

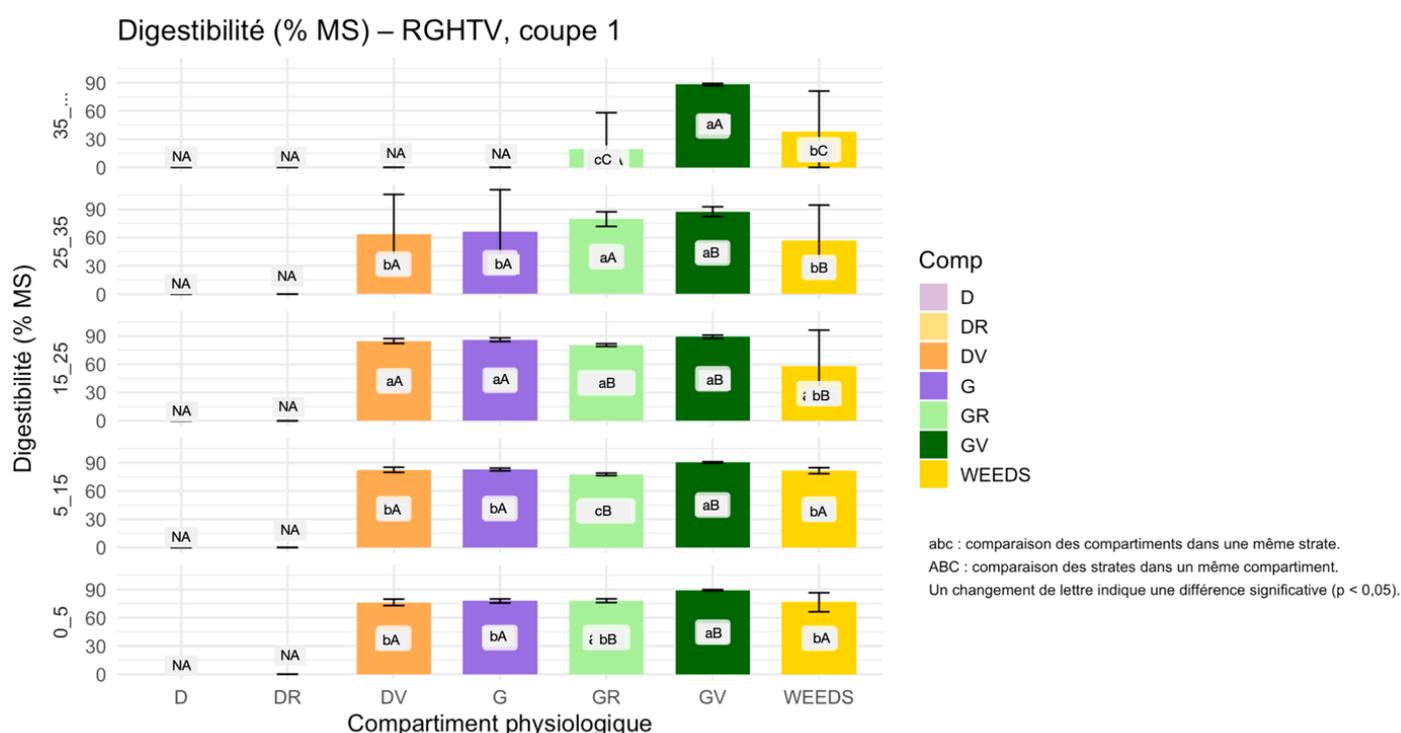


Figure 42. Répartition verticale de la digestibilité pour les compartiments physiologiques de la modalité RGHTV, coupe 1.

À la seconde coupe, G et GV conservent leurs niveaux élevés de digestibilité, en particulier dans les strates médianes, tandis que les compartiments morts restent significativement inférieurs aux vivants ($p < 0,001$) (Figure 43).

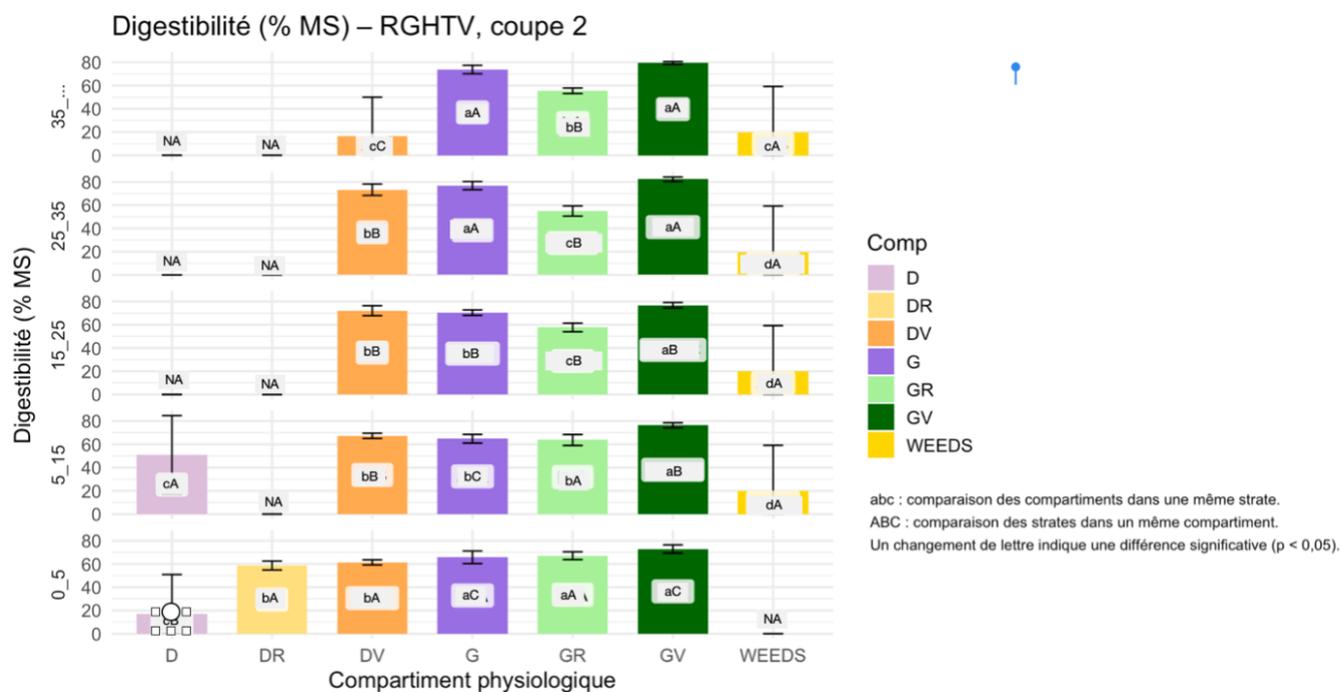


Figure 43. Répartition verticale de la digestibilité pour les compartiments physiologiques de la modalité RGH_TV, coupe 2

Les comparaisons post-hoc confirment des différences significatives entre compartiments dans la plupart des strates ($p < 0,001$), ainsi qu'un effet significatif de la hauteur sur la digestibilité des tissus vivants.

5.4.4. Modalité GAA (mélange complexe)

Dans la modalité GAA, seuls les effets de la strate sont pris en compte. L'analyse ART révèle un effet non significatif de la strate à la première coupe ($p = 0,1406$), mais significatif à la seconde ($p < 0,001$).

À la première coupe, les valeurs sont assez homogènes, oscillant entre 77,0 % et 80,6 % selon les strates, sans variation significative. À la deuxième coupe, la digestibilité est plus hétérogène. Elle atteint un maximum en 25-35 cm (83,4 %), avec une diminution marquée vers la base (64,2 %) et le sommet (73,5 %)(Figure 44).

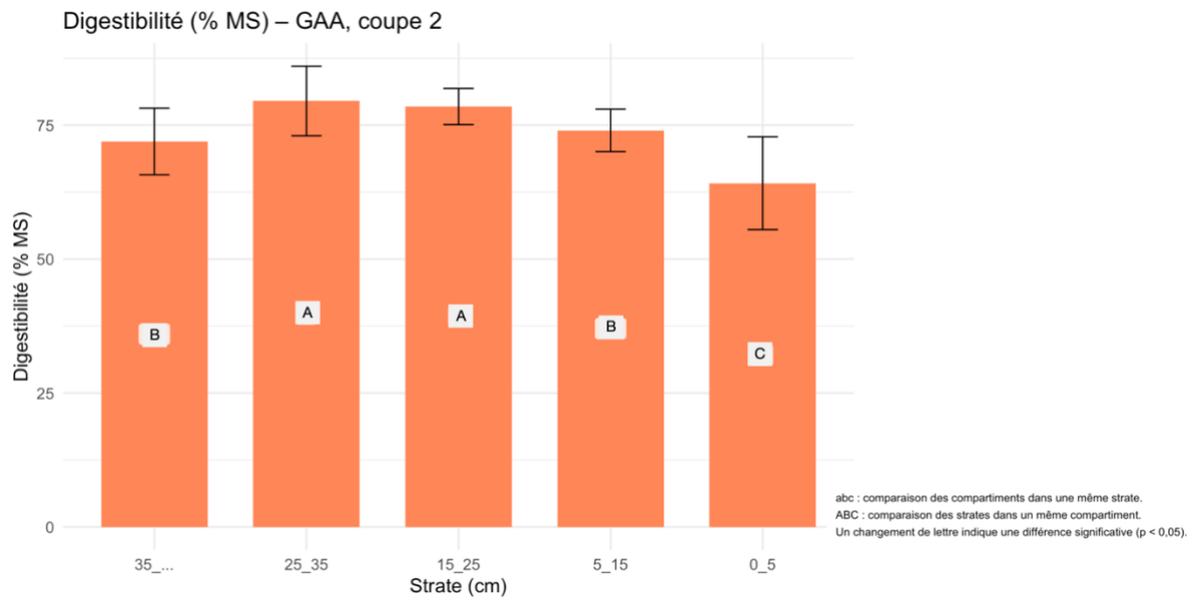
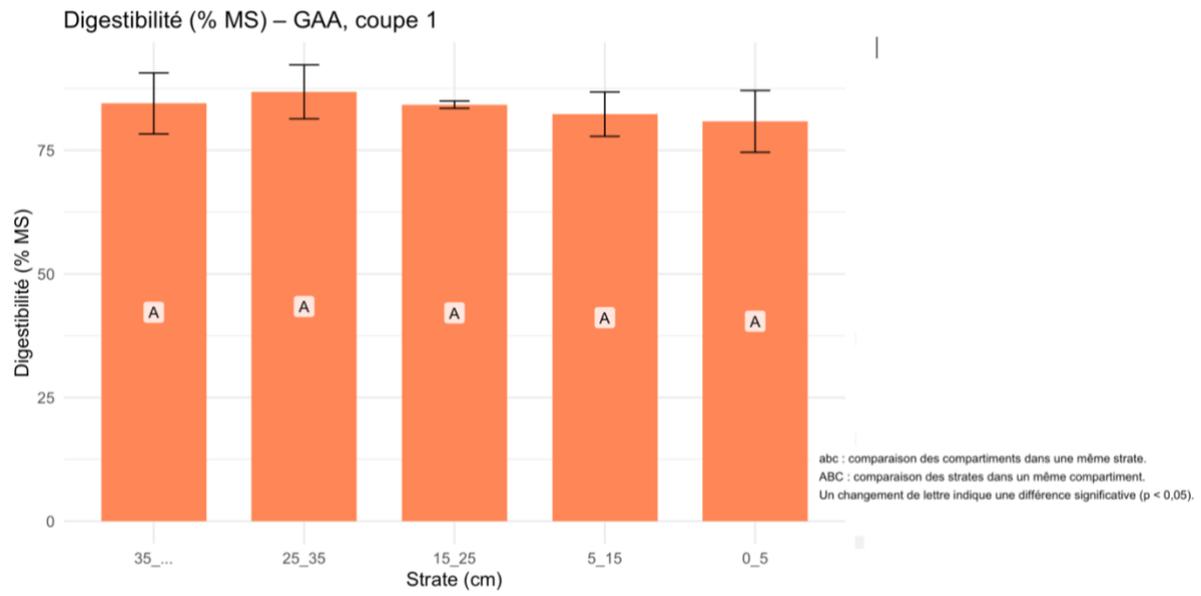


Figure 44. Répartition verticale de la digestibilité pour les compartiments physiologiques de la modalité GAA, coupe 1 et 2

5.5. Prédiction de la qualité par la hauteur du couvert

HS5 : Les hauteurs mesurées du couvert (totale et comprimée) sont **corrélées** aux composantes du couvert (biomasse, teneur en azote et OMD)

L'objectif de cette hypothèse était d'évaluer dans quelle mesure la hauteur totale du couvert (mesurée au sward-stick) ou la hauteur comprimée (mesurée à l'herbomètre) pouvait constituer un indicateur prédictif de la valeur fourragère du couvert, en termes de biomasse sèche, de teneur en azote (%N) et de digestibilité de la matière organique (OMD).

À la première date de prélèvement, la hauteur totale est significativement corrélée de façon négative à la teneur en azote totale ($\rho = -0,56$, $p = 0,024$) et à la digestibilité totale ($\rho = -0,55$, $p = 0,026$), suggérant qu'un couvert plus haut est globalement moins riche et moins digestible. Une tendance similaire est observée pour la biomasse ($\rho = -0,46$), sans toutefois atteindre le seuil de significativité ($p = 0,074$). En revanche, la hauteur comprimée ne présente aucune corrélation significative avec ces trois variables à cette date, les p-values étant toutes largement supérieures à 0,5. Cela indique qu'elle ne constitue pas un indicateur fiable de la qualité ou de la quantité de matière à ce stade de développement.

Les corrélations sont plus nettes et cohérentes à la deuxième date de coupe. La hauteur totale est fortement et négativement corrélée à la digestibilité ($\rho = -0,83$, $p < 0,001$) et à la teneur en azote ($\rho = -0,74$, $p = 0,0016$), ainsi qu'à la biomasse ($\rho = -0,51$, $p = 0,046$). Cette évolution suggère qu'avec l'avancée de la maturité du couvert, les peuplements les plus élevés sont aussi ceux dont la valeur nutritive a le plus diminué. À cette même date, la hauteur comprimée montre une corrélation significative avec le pourcentage d'azote ($\rho = 0,72$, $p = 0,0016$), indiquant qu'elle peut refléter partiellement la teneur en éléments nutritifs. Néanmoins, elle ne montre aucune relation significative avec la digestibilité ni avec la biomasse.

5.6. Analyses complémentaires

5.6.1. Effet de la présence de légumineuse sur la biomasse totale et la teneur en azote des graminées.

Cette analyse visait à déterminer si l'intégration de légumineuses dans le couvert végétal (modalité RGH_TV) avait un effet sur deux composantes : la biomasse totale (graminées + légumineuses) et la teneur en azote des graminées. Pour cela, une comparaison a été effectuée entre les modalités RGH (graminées pures) et RGH_TV (graminées + trèfle violet), séparément pour les deux campagnes de prélèvement. L'interaction significative entre la date, la strate et le compartiment justifie en effet une analyse différenciée selon la date, comme démontré précédemment (section 5.1).

Concernant la biomasse totale, aucune différence significative entre modalités n'a été observée à la première date ($p = 0.162$), bien que la modalité RGH_TV ait présenté une biomasse moyenne plus élevée (3780 ± 363 kg MS/ha) que RGH (3026 ± 876 kg MS/ha). En revanche, à la seconde date, la biomasse totale était significativement plus importante dans les couverts incluant des légumineuses ($p = 0.0047$), atteignant 9080 ± 1354 kg MS/ha contre 6814 ± 1446 kg MS/ha en RGH pur (Figure 37). Ce qui représente une augmentation de +33,2 %. Ces résultats confirment un effet positif de la présence de légumineuses sur la productivité totale à la seconde coupe uniquement.

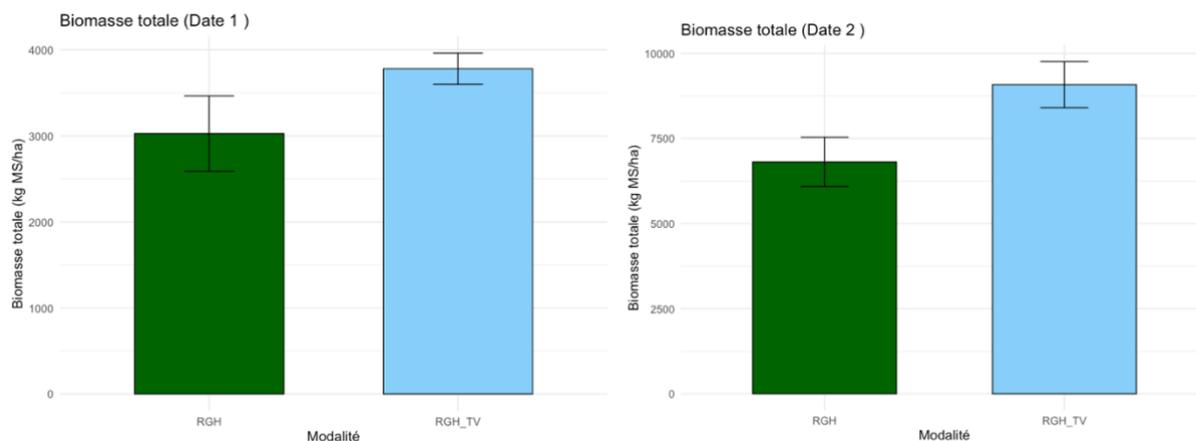


Figure 45. Biomasse totale en fonction de la présence de légumineuses, aux deux dates de coupe.

En ce qui concerne la teneur en azote des graminées, aucun effet significatif n'a été détecté à la première date ($p = 0.797$), les teneurs étant similaires entre modalités (0.811 ± 0.053 %MS

en RGH vs. 0.807 ± 0.077 %MS en RGH_TV). À la seconde date en revanche, la teneur en azote des graminées s'est révélée significativement plus élevée dans les couverts mixtes ($p = 0.0047$), atteignant 1.03 ± 0.099 %MS contre 0.801 ± 0.085 %MS en RGH pur (Figure 38). Cela représente une augmentation relative de +28,6 %.

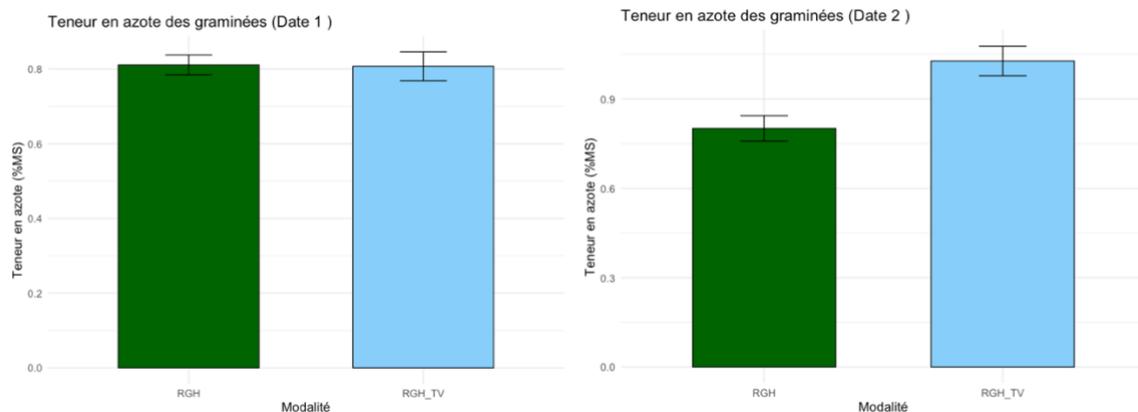


Figure 46. Teneur en azote des graminées dans les couverts avec ou sans légumineuses, aux deux dates de coupe.

5.6.2. Corrélations entre la digestibilité (OMD) et les paramètres biochimiques (%N, cellulose, fibres)

Dans le but de mieux comprendre les déterminants de la digestibilité de la matière organique (OMD), une série d'analyses de corrélation a été conduite entre cette variable et plusieurs composés chimiques du couvert végétal : la teneur en azote (%N), la cellulose (CEL), les fibres totales (NDF), les fibres acides (ADF) et la lignine (ADL).

Les résultats indiquent une corrélation positive significative entre la teneur en azote et l'OMD ($\rho = 0,19$; $p < 0,001$), bien que relativement modérée. Cela confirme que les tissus riches en azote sont globalement plus digestibles, comme attendu dans la littérature.

À l'inverse, l'ensemble des composants fibreux présentent des corrélations négatives fortes avec l'OMD. C'est particulièrement marqué pour la cellulose (CEL), dont le coefficient de Spearman atteint $-0,87$ ($p < 0,001$), suivie de l'ADF ($-0,75$), de la NDF ($-0,62$) et de l'ADL ($-0,54$), toutes significatives à un seuil de 0,001.

Ces tendances sont visibles graphiquement, qu'à l'aide du graphique des corrélations de Spearman (Figure XX), Ainsi qu'avec des nuages de points illustrant des relations inversement proportionnelles entre les teneurs en fibres et la digestibilité du couvert végétal (Figure 39).

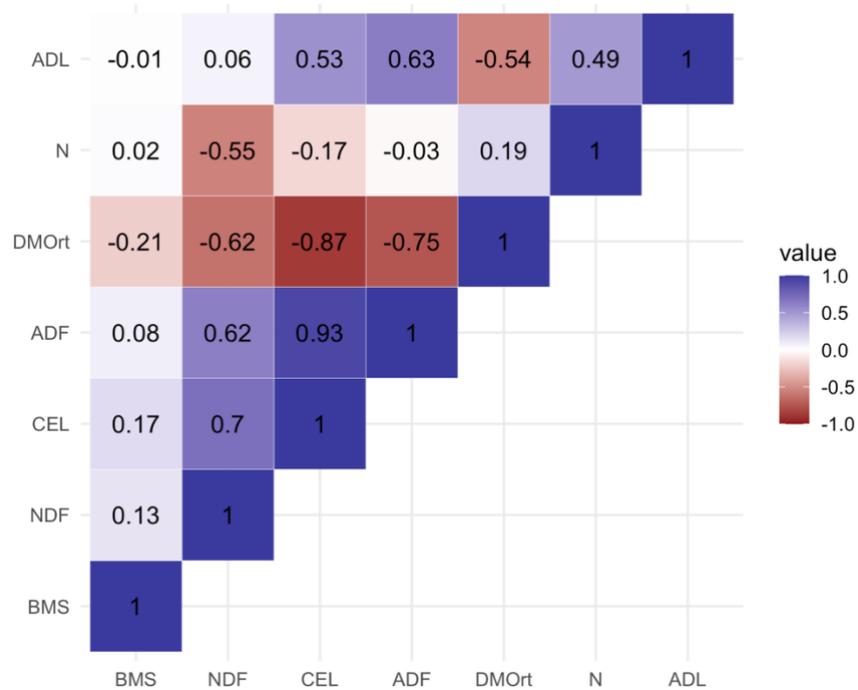


Figure 47. Matrice des corrélations de Spearman entre les paramètres chimiques et la digestibilité (OMD) du couvert végétal.

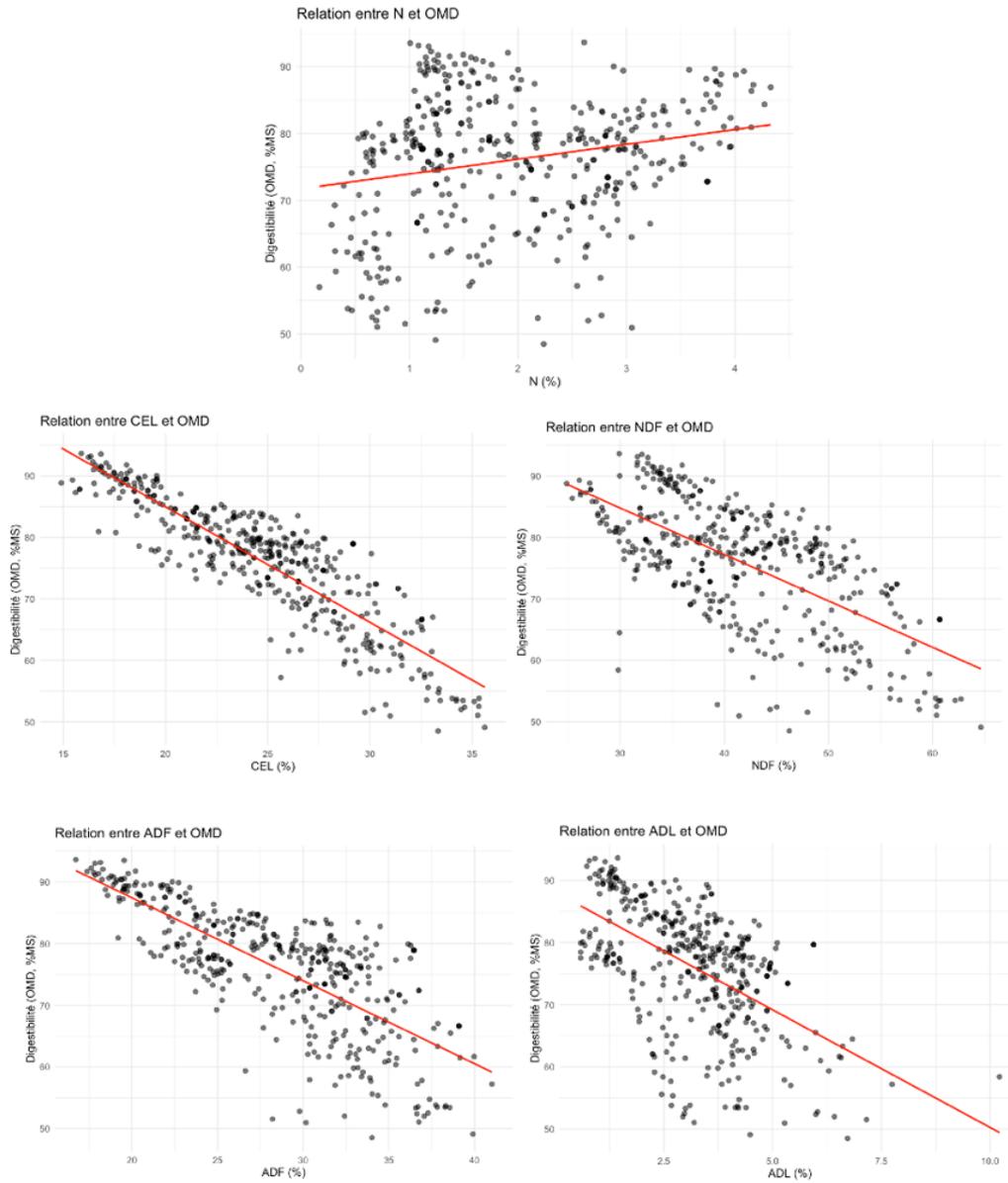


Figure 48. Relations entre la digestibilité de la matière organique (OMD) et différents paramètres biochimiques du couvert végétal : teneur en azote (%N), cellulose (CEL), fibres totales (NDF), fibres acides (ADF) et lignine (ADL).

6. DISCUSSION

6.1. Effet de la structure verticale du couvert sur la distribution de la biomasse et de la qualité fourragère (HS2, HS3 et HS4).

L'analyse conjointe des strates verticales et des compartiments physiologiques révèle une structuration interne nette des prairies étudiées, traduisant une hiérarchie fonctionnelle dans la distribution des tissus. Les tissus vivants, jeunes et métaboliquement actifs, se concentrent préférentiellement dans les strates supérieures (≥ 25 cm), tandis que les tissus sénescents ou morts s'accumulent dans les couches basales. Les adventices, lorsqu'elles sont présentes, s'installent également en partie basse, en raison d'une moindre compétitivité verticale. Cette organisation verticale, cohérente avec les travaux de Li *et al.* (2019), reflète la dynamique naturelle des couverts multi-étagés en croissance.

Cette différenciation spatiale s'accompagne d'une hétérogénéité marquée des propriétés nutritives. Les strates apicales présentent les valeurs les plus élevées en azote total (%N $> 3,5$ %) et en digestibilité de la matière organique (OMD > 75 %), en lien avec la prépondérance des tissus jeunes. À l'inverse, les couches inférieures (0–15 cm), dominées par des tissus lignifiés et faiblement métaboliques, affichent des teneurs en azote inférieures à 1,5 % et des OMD qui chutent parfois sous 50 %. Cette dégradation verticale de la qualité, déjà décrite par Baumont *et al.* (2004) et Duru & Ducrocq (2000), renforce l'importance d'une approche stratifiée dans l'évaluation du fourrage.

Au-delà de ce gradient vertical, les données révèlent un effet plus global de dilution de l'azote. Plusieurs modalités montrent une dissociation nette entre accumulation de biomasse et concentration en azote, traduisant un effet physiologique classique. Par exemple, dans le mélange RGHTV, la strate 0–15 cm représente près de la moitié de la biomasse totale mais n'apporte qu'un quart de l'azote total. Cette dynamique est illustrée par la relation négative entre la biomasse et le %N, qui structure nettement l'ensemble des données.

L'ajustement d'un modèle de type Lemaire ($N = a \times BMS^{-b}$) confirme des comportements différenciés selon les modalités. Dans les systèmes dominés par les graminées (RGH et RGHTV), les courbes révèlent un effet de dilution significatif, avec des coefficients b positifs ($b = 0,19$ pour RGH, $b = 0,12$ pour RGHTV ; $p < 0,05$), en accord avec les dynamiques

décrites par Lemaire *et al.* (2008). À l'inverse, la modalité TV présente un comportement opposé, avec un coefficient négatif ($b = -0,045$; $p = 0,033$), traduisant une légère augmentation du %N avec la biomasse. Ce résultat s'explique par la capacité du trèfle violet à maintenir une teneur élevée en azote grâce à la fixation symbiotique, indépendamment de la production totale (Carlsson & Huss-Danell, 2003). Le mélange complexe GAA adopte une position intermédiaire, avec un coefficient non significatif ($b = 0,0787$; $p = 0,23$), probablement en raison de la forte variabilité intra-modale, due à la coexistence d'espèces aux stratégies contrastées. Ce cas souligne la difficulté de modéliser la relation biomasse - azote dans les peuplements très diversifiés (Figure 40).

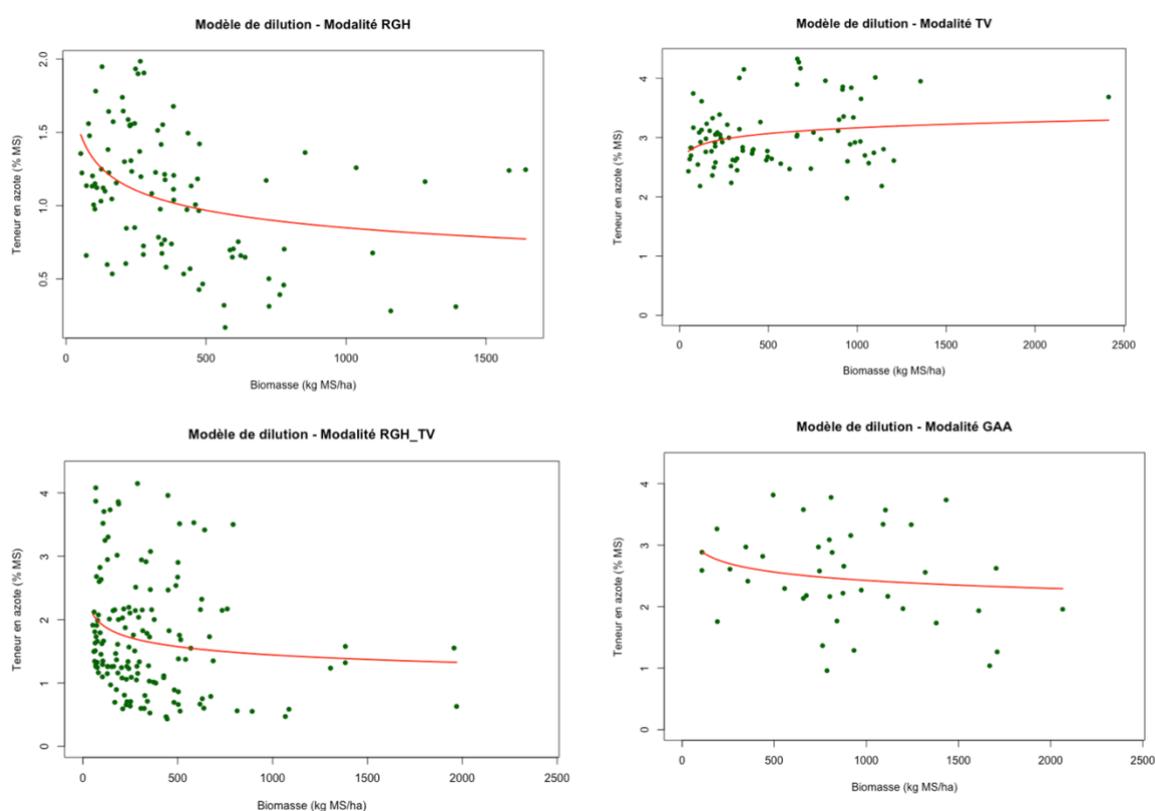


Figure 49. Relation entre la teneur en azote (%N) et la biomasse sèche (BMS) par strate et modalité, ajustée selon le modèle de dilution de Lemaire ($N = a \times BMS^{-b}$).

Ces résultats suggèrent que le modèle de dilution de Lemaire, s'il reste pertinent dans les systèmes à forte dominance graminéenne, ne peut être généralisé aux prairies multi-espèces. Dans ces dernières, la composition spécifique du peuplement modifie profondément la dynamique d'absorption et de stockage de l'azote, et rend la prédiction plus complexe. D'un point de vue agronomique, cela implique que la qualité réelle du fourrage disponible dépend

non seulement de la quantité produite, mais aussi de sa distribution verticale et de la stratégie physiologique des espèces dominantes.

L'hétérogénéité verticale mise en évidence a également des implications directes sur les stratégies d'ingestion animale. Elle conditionne non seulement le niveau d'ingestion brute, mais surtout la qualité réelle du fourrage sélectionné. Dans les systèmes pâturés, où les animaux trient activement les tissus les plus nutritifs, une stratification marquée peut conduire à une surconsommation des parties apicales et à une sous-utilisation des couches inférieures, augmentant ainsi les pertes par refus. Ce constat rejoint les observations de Baumont *et al.* (2004), qui insistent sur la nécessité de prendre en compte la structure interne du couvert dans les modèles de sélection alimentaire.

Enfin, cette organisation verticale complexifie la modélisation agronomique des prairies. Les modèles actuels, tels que ModVege ou GrassSim, intègrent des compartiments physiologiques, mais reposent encore trop souvent sur des valeurs moyennes par mètre carré. Or, nos résultats suggèrent que la qualité du couvert ne peut être correctement prédite sans une représentation verticale explicite des flux de biomasse et d'azote. Intégrer cette dimension permettrait d'améliorer la prédiction de la valeur alimentaire à différents stades de développement, mais aussi de mieux anticiper l'impact des modalités de gestion (hauteur de coupe, fréquence de pâturage, fertilisation) sur les compartiments fonctionnels du peuplement.

6.2. Influence de la composition spécifique sur la production et la qualité fourragère

La composition floristique du couvert se révèle être un déterminant majeur de la productivité, de la qualité fourragère et de l'organisation verticale des tissus. Les modalités testées montrent des réponses contrastées, révélatrices de leurs stratégies fonctionnelles dominantes et de leurs interactions potentielles.

Le couvert de Ray-grass hybride (RGH) présente une stratégie axée sur la productivité brute. À la seconde coupe, il atteint une biomasse moyenne de $6\,814 \pm 1\,446$ kg MS/ha, traduisant une capacité de repousse importante et une bonne valorisation de l'espace aérien. Toutefois, cette dynamique de croissance rapide s'accompagne d'une spécialisation fonctionnelle verticale : les strates supérieures sont dominées par des tiges reproductrices peu

digestibles, tandis que la base accumule des tissus sénescents et morts. Cette structuration hiérarchisée, typique des graminées pérennes (Duru & Ducrocq, 2000), se traduit par une hétérogénéité marquée de la qualité, avec des teneurs en azote faibles ($0,801 \pm 0,085$ % MS dans les graminées) et une digestibilité souvent inférieure à 65 % dans les couches supérieures. Cette dissociation entre masse et valeur alimentaire souligne les limites du ray-grass dans un objectif qualitatif.

À l'inverse, le Trèfle violet (TV) adopte une stratégie centrée sur la qualité. La biomasse produite est plus modeste (environ 5200 kg MS/ha), mais la composition des tissus est nettement plus favorable : les tissus sont majoritairement végétatifs, faiblement lignifiés, et présentent des taux élevés en composés solubles. Les teneurs en azote atteignent ainsi jusqu'à 3% dans les strates basales, et l'OMD dépasse parfois 75–80 %. Ce profil qualitatif, caractéristique des légumineuses s'explique par la combinaison d'un apport azoté endogène via la fixation symbiotique, et d'une croissance moins hiérarchisée spatialement (Gastal & Lemaire, 2015).

Le mélange RGHTV, associant ray-grass et trèfle violet, illustre clairement l'intérêt des associations fonctionnelles. À la seconde coupe, la biomasse totale atteint $9\,080 \pm 1\,354$ kg MS/ha, soit une augmentation significative de +33,2 % par rapport à RGH seul. Ce gain ne peut s'expliquer uniquement par un effet additif, d'autant plus que la densité de semis est restée quasi identique entre les modalités (30-35 kg/Ha). Il traduit probablement une synergie écologique, liée à la complémentarité des architectures, à l'occupation plus efficace du volume foliaire, et à une meilleure utilisation des ressources (eau, lumière, éléments minéraux). Sur le plan qualitatif, la teneur en azote des compartiments graminéens dans RGHTV atteint $1,03 \pm 0,099$ %, contre $0,801 \pm 0,085$ % dans RGH seul, soit un gain relatif de +28,6 %. Ce résultat est particulièrement notable : il indique que la présence du trèfle n'améliore pas seulement la qualité du mélange via ses propres tissus, mais stimule aussi la nutrition azotée des graminées. Plusieurs mécanismes peuvent expliquer cet effet : transferts d'azote via la rhizosphère, l'amélioration de l'environnement racinaire, ou interactions positives dans l'allocation des ressources (Nyfeler *et al.*, 2011).

La modalité GAA, quant à elle, présente une productivité intermédiaire (3 000–5 000 kg MS/ha) mais très variable selon les répétitions. La diversité floristique, construite sur la cohabitation d'espèces aux stratégies divergentes, engendre une structuration verticale moins

lisible, et une qualité irrégulière (%N variant entre 1,3 et 3,5 %). Cette hétérogénéité traduit à la fois une richesse potentielle en fonctions écologiques, mais aussi une instabilité à court terme, rendant le pilotage agronomique plus délicat.

Ainsi, la composition spécifique du couvert conditionne directement sa structure verticale, la répartition des compartiments physiologiques, la valorisation de l'azote, et in fine l'équilibre entre rendement et qualité. Dans une perspective agronomique, ces résultats soulignent l'intérêt de mélanges fonctionnels ciblés, fondés non sur la seule diversité taxonomique, mais sur la complémentarité effective entre architectures, stratégies nutritionnelles et rythmes de croissance (Duru *et al.*, 2008).

6.3. Dynamique saisonnière : évolution entre les deux dates de coupe (HS1)

L'évolution de la biomasse entre les deux dates met en évidence des trajectoires contrastées selon les modalités (Figure 1). Les couverts à dominante graminéenne, en particulier RGH et RGHTV, présentent une forte accumulation de matière sèche. La biomasse moyenne passe de $3\,026 \pm 876$ à $6\,814 \pm 1\,446$ kg MS/ha pour RGH, et de $3\,780 \pm 363$ à $9\,080 \pm 1\,354$ kg MS/ha pour RGHTV, traduisant une repousse très active post-fauche.

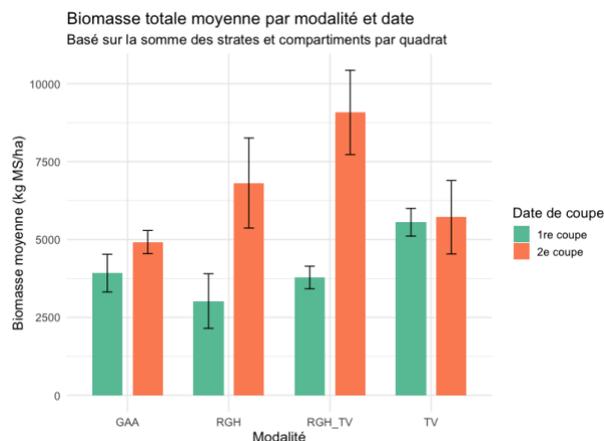


Figure 50. Biomasse totale moyenne (kg MS/ha) par modalité et par date. Basée sur la somme des strates et compartiments par quadrat ($n = 4$).

Cette dynamique est favorisée par la fertilisation : 60 unités d'azote minéral ont été appliquées après la première coupe sur RGH, RGHTV et GAA. L'apport a été efficacement valorisé dans les deux premiers cas, probablement en lien avec une architecture fonctionnelle

bien structurée (compartimentation verticale claire, dominance graminéenne), propice à la reconquête rapide de l'espace foliaire (Duru *et al.*, 2008).

À l'inverse, TV et GAA montrent des évolutions plus modérées (respectivement +160 kg MS/ha et +997 kg MS/ha), malgré la fertilisation pour GAA. Cela suggère une efficacité d'utilisation de l'azote plus faible, possiblement liée à une synchronisation moins efficace entre disponibilité de l'azote et dynamique de croissance.

En parallèle de l'augmentation de biomasse, la teneur en azote évolue différemment selon les modalités (Figure 42). Dans RGHTV, l'azote total passe de $53,6 \pm 4,2$ à $149,4 \pm 22,8$ kg N/ha, soit une augmentation de +179 %. En RGH, l'azote double également ($32,5 \pm 9,3 \rightarrow 61,9 \pm 13,3$ kg N/ha). Cette évolution témoigne d'une bonne assimilation de l'azote apporté, mais masque en réalité une dilution : la concentration en %N diminue légèrement avec l'accumulation de biomasse, notamment dans les strates hautes (*cf.* 6.1).

L'interprétation des résultats a été menée en exprimant la quantité d'azote en kg N/ha, et non en pourcentage de matière sèche. Cette approche reflète la quantité d'azote effectivement prélevée par le couvert, ce qui est plus directement lié aux performances productives et à la réponse à la fertilisation. Elle permet ainsi une lecture agronomique plus fonctionnelle, en cohérence avec les objectifs de gestion.

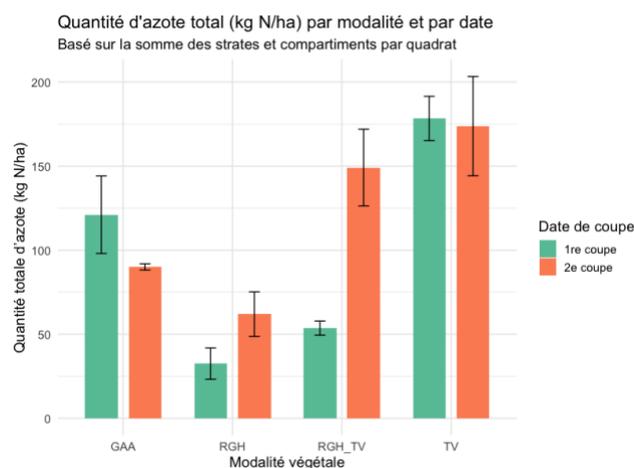


Figure 51. Quantité totale d'azote (kg N/ha) par modalité et par date. Exprimée en kg d'azote par hectare, moyenne \pm écart-type ($n = 4$).

À l'opposé, le TV, bien que non fertilisé, conserve des valeurs très élevées et stables ($178,3 \pm 13,2 \rightarrow 174,1 \pm 29,5$ kg N/ha), illustrant la contribution autonome du trèfle violet via la

fixation symbiotique (Carlsson & Huss-Danell, 2003). La modalité GAA, malgré la fertilisation, montre une baisse ($121,0 \pm 23,0 \rightarrow 90,0 \pm 1,9$ kg N/ha), révélant une valorisation moins efficace, sans doute liée à l'hétérogénéité fonctionnelle du mélange.

Les données d'OMD suivent la même tendance : les modalités à croissance rapide voient leur digestibilité diminuer entre les deux dates, en lien avec une augmentation des tissus lignifiés et une maturité physiologique plus avancée.

Les modalités graminéennes présentent à la seconde coupe une stratification verticale plus marquée. L'allongement des tiges et la répartition fonctionnelle des tissus accentuent la dissociation entre les couches basales (tissus sénescents) et les strates apicales (tissus reproducteurs, moins digestibles). Cette différenciation s'accompagne d'une concentration des compartiments digestibles dans les couches intermédiaires.

Dans le mélange RGHTV, la présence du trèfle violet semble limiter partiellement cette spécialisation verticale, en enrichissant les strates médianes en azote. Le TV seul, quant à lui, présente un profil beaucoup plus homogène, avec peu de variation verticale des compartiments physiologiques.

Un point notable concerne l'accumulation de tissus morts dans la strate 0–5 cm à la seconde coupe. Cet enrichissement ne résulte pas uniquement de la sénescence naturelle : il est également amplifié par les limites techniques de la fauche sur le site expérimental. La machine utilisée à Michamps laisse systématiquement une base résiduelle non récoltée, qui persiste entre les cycles. Cette biomasse "résiduelle" s'ajoute aux tissus morts de la repousse, créant une couche dense, peu digestible, parfois majoritaire dans cette strate.

Ce phénomène contribue à la baisse globale de qualité dans les couches inférieures, tout en biaisant potentiellement l'estimation réelle de la proportion de tissus vivants. Sur le terrain, cela pourrait se traduire par une moindre ingestion de cette partie du couvert par les animaux, et donc une perte fourragère (Baumont *et al.*, 2004).

Les effets croisés entre date, strate et compartiment physiologique soulignent la complexité du fonctionnement du couvert. Les modalités n'évoluent pas uniquement en termes de quantité produite, mais aussi dans leur organisation spatiale et la nature des tissus formés. À la seconde

coupe, les tissus vivants tendent à se concentrer dans les strates médianes, tandis que les extrêmes (0–5 et >35cm) s'appauvrissent en qualité.

Ce gradient, qui s'accroît avec la maturité, ne peut être correctement appréhendé sans une approche stratifiée. Il révèle la nécessité de dépasser les moyennes globales par mètre carré, et de considérer la prairie comme un système verticalement structuré, en interaction permanente avec la gestion (coupe, fertilisation) et la dynamique propre de chaque espèce.

Les évolutions observées en biomasse et en azote entre les deux dates doivent également être replacées dans leur contexte climatique et phénologique, les résultats n'étant interprétables que dans ces conditions spécifiques et ne pouvant être directement extrapolés à d'autres contextes. La période entre les coupes a été marquée par une température moyenne d'environ 16 °C et des précipitations cumulées de 87 mm, un niveau relativement élevé pour la saison, ce qui a probablement favorisé la vitesse de repousse et amélioré l'efficacité de valorisation des ressources nutritives. Sur le plan phénologique, les couverts à base de graminées (RGH, RGHTV) sont passés rapidement de la montaison à la première coupe (BBCH 40–49) à l'épiaison-floraison avancée (BBCH 60–73) lors de la seconde coupe, traduisant un allongement marqué des tiges et une accumulation de tissus lignifiés. Cette avancée rapide du stade végétatif a permis une assimilation efficace de l'azote apporté, mais s'est accompagnée d'un effet de dilution de la teneur en %N en raison de l'augmentation de biomasse. À l'inverse, le trèfle violet présentait à la seconde coupe un stade plus avancé (BBCH 59–61) par rapport à celui observé à la première coupe (BBCH 27–30), ce qui a limité le gain de biomasse mais permis de maintenir une teneur en azote stable dans l'ensemble du couvert.

6.4. Effets spécifiques de la présence de légumineuses (RGH vs RGHTV)

La comparaison entre les modalités avec et sans légumineuse met en lumière l'influence déterminante du trèfle violet sur le fonctionnement du couvert. En intégrant cette espèce à une base graminéenne, le système évolue non seulement en rendement, mais surtout en efficacité. La biomasse produite en présence de légumineuse est significativement supérieure, alors même que les conditions pédoclimatiques et la fertilisation azotée sont strictement identiques. Cette différence ne peut donc pas être imputée à des effets exogènes, mais traduit une modification

intrinsèque du comportement du peuplement, liée à des interactions fonctionnelles entre les espèces.

L'effet ne se limite donc pas à la quantité produite : la présence du trèfle violet améliore également la teneur en azote des graminées elles-mêmes, ce qui constitue un effet qualitatif particulièrement intéressant. Ce phénomène, bien documenté dans la littérature, peut résulter soit d'un transfert d'azote des légumineuses vers les graminées (via la rhizosphère ou la décomposition racinaire), soit d'un effet de stimulation de l'absorption, lié à des modifications locales de la dynamique minérale dans le sol (Ledgard & Steele, 1992). La rapidité de la réponse observée dans notre essai, dès la seconde coupe, oriente l'interprétation vers un effet de facilitation immédiat, plutôt qu'un transfert lent via la matière organique.

Cette interaction positive illustre bien la notion de complémentarité fonctionnelle. Le trèfle violet, par son architecture semi-étalée et son autonomie azotée, n'entre pas en compétition directe avec le Ray-grass hybride. Au contraire, il libère ce dernier d'une partie de la pression nutritionnelle, et permet une meilleure expression de son potentiel productif. Ce phénomène a déjà été décrit par Nyfeler *et al.* (2011), qui montrent que les mélanges graminée-légumineuse bien structurés peuvent dépasser les performances des cultures pures. D'autres travaux, comme ceux de Hauggaard-Nielsen *et al.* (2009), confirment que ces associations sont souvent plus efficaces dans l'utilisation des ressources que les systèmes monospécifiques.

Cette dynamique s'inscrit pleinement dans les principes de l'agronomie écologique : stabiliser les performances avec moins d'intrants, en s'appuyant sur des interactions bénéfiques entre espèces. Ce résultat souligne que la diversité spécifique n'est un levier agronomique que si elle s'accompagne d'une complémentarité fonctionnelle réelle, comme le rappellent Cruz *et al.* (2016). À l'inverse, des mélanges non structurés ou trop hétérogènes (comme GAA) ne garantissent pas ces effets bénéfiques. Dans cette optique, Suter *et al.* (2015) insistent sur la robustesse agronomique des mélanges multi-espèces bien conçus, capables de performer dans des contextes variés.

En somme, la présence de légumineuses ne joue pas uniquement un rôle de substitut azoté. Elle agit comme un modulateur du système, modifiant les flux de nutriments, la structure verticale et l'efficacité globale du couvert. Ces résultats invitent à concevoir les associations végétales non plus comme des mélanges d'espèces, mais comme des systèmes coopératifs, dont

la performance dépend de l'agencement fonctionnel et de l'interaction dynamique entre les partenaires.

6.5. Déterminants biochimiques de la digestibilité

La digestibilité de la matière organique (OMD) dépend directement de la structure biochimique des tissus végétaux. Cette relation repose sur un antagonisme bien connu : d'un côté, les tissus jeunes et métaboliquement actifs, riches en protéines solubles et en azote, offrent une haute digestibilité ; de l'autre, les tissus mûrs ou morts, fortement lignifiés, présentent une résistance accrue à la dégradation ruminale. Ce contraste a été largement documenté dans les systèmes prairiaux (Duru & Ducrocq, 2000 ; Bertrand *et al.*, 2008), et se vérifie ici à travers les différences nettes entre compartiments physiologiques.

Les corrélations obtenues entre l'OMD et les composés pariétaux renforcent ces observations. L'ADF (Acid Detergent Fiber) et, en son sein, la cellulose, ressort comme le facteur le plus pénalisant pour la digestibilité ; au-delà de la quantité totale de fibres (NDF = cellulose + hémicellulose + lignine), c'est leur nature et leur association à la lignine (ADL) qui freinent la digestion. La lignine, bien qu'en proportion plus faible, joue un rôle disproportionné en rendant les autres fibres inaccessibles. Ce mécanisme, bien établi, est aussi visible dans les valeurs d'OMD les plus faibles mesurées dans les compartiments lignifiés et les strates basales.

À l'inverse, la corrélation entre %N et OMD, bien que plus faible, traduit une réalité agronomique : un tissu riche en azote est généralement un tissu jeune, à paroi mince, donc plus digestible. Ce lien ne reflète pas une causalité directe, mais constitue un indicateur utile, comme déjà montré dans les travaux de Bertrand *et al.* (2008) sur la prédiction de la valeur alimentaire par NIRS.

Les différences observées entre modalités confirment que la composition spécifique conditionne aussi la qualité biochimique du couvert. Le trèfle violet, en particulier, se distingue par une faible teneur en lignine et un profil favorable à la digestion, même dans les strates intermédiaires. À l'inverse, les compartiments reproducteurs des graminées, notamment chez RGH, accumulent rapidement des fibres peu dégradables, ce qui fait chuter leur OMD. Ces contrastes valident l'intérêt de sélectionner des espèces ou variétés moins lignifiées pour maintenir un bon niveau de qualité fourragère au cours du cycle.

Ces éléments montrent que la digestibilité n'est pas une propriété fixe, mais le résultat d'une évolution chimique dynamique des tissus. Elle peut donc être anticipée par l'analyse de variables simples, comme l'ADF, facilement mesurable via spectroscopie proche infrarouge. L'enjeu, pour la gestion des prairies, est de mobiliser ces indicateurs pour adapter les périodes de récolte ou de pâturage aux phases où la qualité est optimale, avant que la maturation des tissus ne dégrade la valeur alimentaire du couvert.

6.6. Intérêt agronomique des hauteurs mesurées pour estimer la qualité du couvert (HS5)

La hauteur du couvert prairial est couramment utilisée comme indicateur non destructif de la productivité, mais son lien avec la qualité reste peu exploré. Les résultats obtenus montrent que la hauteur totale mesurée au *sward stick* est significativement corrélée à la teneur en azote (%N), à la digestibilité de la matière organique (OMD) et, dans une moindre mesure, à la biomasse sèche, en particulier à la seconde date de coupe. À ce stade plus avancé de développement, les peuplements les plus hauts sont aussi ceux présentant la plus faible qualité nutritionnelle ($\rho = -0,83$ pour l'OMD ; $\rho = -0,74$ pour le %N), traduisant une accumulation de tissus fibreux peu digestibles. Ce lien négatif entre hauteur et qualité confirme que l'élongation du couvert s'accompagne d'une maturation physiologique défavorable à la valeur alimentaire, comme fréquemment observé en fin de cycle végétatif (Duru & Ducrocq, 2000).

À la première date de prélèvement, une corrélation négative significative est également observée entre la hauteur totale et le %N ($\rho = -0,56$, $p = 0,024$) ainsi qu'avec l'OMD ($\rho = -0,55$, $p = 0,026$). Une tendance similaire apparaît pour la biomasse ($\rho = -0,46$), sans toutefois atteindre le seuil de significativité ($p = 0,074$). Ce résultat, bien que contre-intuitif, peut s'expliquer par l'homogénéité des hauteurs observées à cette date, associée à des différences marquées de densité entre modalités. Dans ce contexte, la faible variabilité des hauteurs limite la capacité à mettre en évidence une relation robuste. La présentation, en annexe, de la distribution des hauteurs permettrait d'illustrer cette homogénéité. Avec un jeu de données plus important et une variabilité plus marquée des hauteurs, la relation pourrait prendre une forme différente.

En revanche, la hauteur comprimée, mesurée à l'herbomètre, montre des résultats plus contrastés. Elle n'est pas corrélée à la digestibilité ni à la biomasse, et n'est significativement

liée à la teneur en azote qu'à la seconde date ($\rho = 0,72$; $p = 0,0016$). Cela suggère qu'elle capte davantage la densité des couches inférieures (encore riches en trèfle ou en tissus jeunes dans certains cas), mais n'offre pas une image complète de la structure du couvert, notamment des strates hautes. Ainsi, contrairement aux attentes initiales, la hauteur comprimée ne se révèle pas plus performante que la hauteur totale pour prédire la qualité du couvert.

Ces observations s'accordent également avec les stades phénologiques relevés au champ. Pour les modalités à base de graminées (RGH, RGHTV), la hauteur totale augmente nettement entre la première et la seconde coupe, accompagnée d'un passage de BBCH 40–49 (montaison) à 60–73 (épiaison à floraison avancée), indiquant une forte maturité structurale. Ce basculement correspond bien à la dégradation observée de la qualité, liée à la présence accrue de tissus reproducteurs. Pour le trèfle violet, le développement est plus progressif : les stades BBCH évoluent de 27–30 (début de ramification) à 59–61 (début floraison), sans franchissement brutal d'un seuil qualitatif. Ces différences de dynamique végétative expliquent en partie la moindre corrélation entre hauteur et qualité dans cette modalité. Ainsi, le couplage entre hauteur mesurée et stade BBCH pourrait fournir un outil complémentaire utile pour prédire la qualité du couvert en conditions de terrain.

Ces résultats ouvrent des pistes intéressantes pour l'application en contexte de terrain. La mesure de la hauteur totale, simple et rapide, pourrait servir de proxy qualitatif à condition d'être correctement étalonnée. Dans les systèmes à dominante graminéenne, une hauteur élevée pourrait alerter sur une baisse de qualité imminente et justifier une récolte ou un pâturage anticipé. À l'inverse, une hauteur modérée associée à une forte proportion de légumineuses pourrait indiquer un bon compromis entre production et qualité, comme observé sur certaines bandes RGHTV.

Néanmoins, ces corrélations restent dépendantes du stade de développement, de la composition spécifique et de la structure interne du couvert. Elles ne peuvent donc se substituer aux mesures analytiques directes, mais pourraient utilement compléter les outils d'aide à la décision dans un cadre de gestion adaptative. L'intégration de ces indicateurs dans des modèles prédictifs, notamment pour les prévisions de qualité ou le pilotage des dates de fauche, semble prometteuse, à condition de tenir compte des effets d'interaction complexes relevés (Date \times Hauteur \times Compartiment).

En résumé, la hauteur du couvert apparaît comme un indicateur pertinent de la maturité et, indirectement, de la qualité fourragère, mais son interprétation nécessite une bonne connaissance du système observé. Son usage en gestion prairiale devra être calibré aux conditions locales et combiné à d'autres variables pour en exploiter tout le potentiel prédictif.

6.7. Limites de l'étude et pistes de valorisation

Comme tout travail expérimental, cette étude présente certaines limites qu'il convient de considérer pour bien interpréter les résultats et envisager les perspectives d'amélioration.

D'un point de vue méthodologique, le protocole de tri par compartiments physiologiques s'est révélé exigeant, notamment en ce qui concerne l'identification fine des tissus morts, reproducteurs ou vivants. Malgré une attention rigoureuse, une part de subjectivité subsiste dans le tri visuel, en particulier pour les stades intermédiaire. De plus, la distinction entre compartiments a parfois montré des incohérences, comme l'absence d'adventices en strate 0–5 cm mais leur présence marquée en 5–15 cm, ce qui suggère des erreurs ponctuelles de détection ou de tri lors de la récolte. Ces éléments, bien que ponctuels, peuvent influencer localement la composition chimique observée et donc les corrélations biologiques établies.

Le protocole repose également sur un découpage en compartiments discrets (GV, GR, DV, DR, etc.), qui ne reflète pas nécessairement la continuité fonctionnelle des tissus dans le couvert. Une approche plus intégrée, combinant profils verticaux et données morphologiques continues, pourrait apporter une représentation plus fidèle du fonctionnement réel des peuplements.

Le dispositif expérimental, fondé sur une seule parcelle (site de Michamps, parcelle Wilkin), limite la portée généralisable des résultats. Les réponses observées, notamment vis-à-vis de la fertilisation ou des associations d'espèces, peuvent dépendre fortement des conditions pédoclimatiques locales. Il s'agit d'une prairie de première année conduite en conditions expérimentales, ce qui ne reflète pas nécessairement les conditions réelles de production. De plus, le nombre restreint de répétitions ($n = 4$) réduit la puissance statistique pour certains contrastes fins, en particulier pour les modalités à forte variabilité (GAA). La généralisation des tendances observées nécessiterait une validation sur d'autres sites, en conditions plus diverses.

Malgré ces limites, ce travail ouvre des perspectives concrètes. Le découpage vertical et physiologique a permis de révéler des gradients de qualité souvent invisibles dans les approches moyennes classiques. La possibilité d'associer ces informations à des mesures non destructives (hauteur, NIRS, structure) laisse entrevoir le développement d'outils d'aide à la décision pour le pilotage des prairies. L'utilisation combinée de variables simples (hauteur, stade BBCH, dominance fonctionnelle) et de modèles mécanistes pourrait permettre, à terme, de mieux anticiper les fenêtres optimales de récolte ou de pâturage.

Enfin, les résultats obtenus sur les mélanges graminée-légumineuse renforcent l'intérêt d'une gestion fondée sur la complémentarité fonctionnelle, et non uniquement sur la productivité brute. Le potentiel de ces systèmes pour allier performance, autonomie azotée et stabilité en contexte extensif mérite d'être approfondi, notamment par des approches de modélisation intégrant les interactions entre espèces, strates et compartiments.

7. CONCLUSION

Ce travail a permis de caractériser finement la répartition verticale de la biomasse, de l'azote et de la digestibilité dans des prairies multi-espèces, en distinguant les compartiments physiologiques propres aux graminées et aux légumineuses. L'approche adoptée, combinant stratification verticale et analyse compartimentale, a révélé une hétérogénéité marquée au sein du couvert, confirmant que la qualité et la productivité des prairies ne peuvent être évaluées de manière homogène à l'échelle du seul couvert global (Baumont *et al.*, 2004 ; Duru *et al.*, 2008).

Les résultats montrent que la distribution de la biomasse est fortement structurée par la hauteur et le compartiment physiologique, avec une accumulation des tissus vivants (GV, GR, G) dans les strates intermédiaires et supérieures, et des tissus morts (DV, DR, D) concentrés en base. La teneur en azote, plus élevée dans les tissus jeunes et apicaux, décroît vers la base, traduisant les phénomènes de dilution et de remobilisation décrits par Lemaire *et al.* (2008). La digestibilité suit la même logique, atteignant ses valeurs maximales dans les strates hautes riches en tissus jeunes et légumineuses (Carlsson & Huss-Danell, 2003).

Ces gradients verticaux sont modulés par la composition botanique et la dynamique saisonnière. Les légumineuses, en particulier le trèfle violet, maintiennent des teneurs en azote élevées et une meilleure digestibilité dans les couches supérieures, tandis que les graminées présentent des profils plus contrastés, avec une forte baisse de qualité en base. Les mélanges complexes (GAA) affichent une distribution plus homogène de la biomasse et une stabilité relative de la qualité, ce qui confirme l'intérêt agronomique des associations multi-espèces pour concilier productivité et résilience (Soussana & Lemaire, 2014 ; Li *et al.*, 2019).

Les corrélations observées entre les hauteurs mesurées et les variables de qualité confirment le potentiel des hauteurs comprimées comme indicateur indirect de la biomasse exploitable, mais également les limites de cette approche pour estimer précisément les paramètres de qualité (Lemaire *et al.*, 2008). L'effet de dilution de l'azote avec l'augmentation de la biomasse, bien documenté dans la littérature, a été mis en évidence, soulignant la nécessité d'intégrer ces relations dans les modèles prédictifs de qualité des prairies.

Sur le plan méthodologique, la prise en compte explicite de la structure verticale et des compartiments physiologiques ouvre la voie à un raffinement des modèles mécanistes tels que

GRASSIM (Kokah *et al.*, 2023). Les données acquises pourront alimenter les modules de simulation de qualité et d'ingestion, améliorant la précision des prédictions dans des contextes de gestion variés.

Enfin, cette étude souligne l'importance de poursuivre les recherches sur des cycles annuels complets et sur des modalités de gestion contrastées (pâturage vs fauche, fertilisation différenciée), afin de mieux intégrer la variabilité intra- et inter-saisonnière. L'ajout de paramètres biochimiques complémentaires (fibres, lignine, sucres solubles) et l'exploration d'outils de phénotypage rapide (imagerie hyperspectrale, LiDAR) pourraient renforcer la capacité à prédire la qualité des prairies à différentes échelles spatiales et temporelles (Bindelle *et al.*, 2021).

En conclusion, les résultats obtenus confirment que la compréhension fine des gradients verticaux de biomasse, d'azote et de digestibilité est essentielle pour optimiser la conduite des prairies. Elle constitue un levier stratégique pour améliorer simultanément la productivité, la valeur nutritive et la durabilité des systèmes herbagers, dans un contexte où les enjeux climatiques et environnementaux imposent une gestion plus précise et adaptée des ressources fourragères.

8. CONTRIBUTION DE L'ÉTUDIANT

En tant qu'étudiant, j'ai pris part à l'ensemble des étapes de ce travail. Sur la base de la littérature et en concertation avec mon encadrant, J. Philippart et mon promoteur J. Bindelle, j'ai défini les enjeux scientifiques et méthodologiques sur lesquels s'est articulé ce mémoire. J'ai élaboré le protocole expérimental et réalisé, en équipe, la collecte des données sur le terrain. J'ai également assuré le traitement des données ainsi que l'élaboration des différents modèles nécessaires à la réponse aux objectifs fixés.

9. BIBLIOGRAPHIE

- Allen, V. G., Batello, C., Berretta, E. J., Hodgson, J., Kothmann, M., Li, X., McIvor, J., Milne, J., Morris, C., Peeters, A., & Sanderson, M. (2011). An international terminology for grazing lands and grazing animals. *Grass and Forage Science*, 66(1), 2–28.
- Baumont, R., Meuret, M., & Morand-Fehr, P. (2004). A mechanistic model of intake and grazing behaviour in sheep integrating sward architecture and animal decisions. *Animal Feed Science and Technology*, 112(1-4), 5-28.
- Bertrand, D., Dardenne, P., & Gillon, F. (2008). Applications de la spectroscopie proche infrarouge à la détermination de la valeur alimentaire des fourrages. *Productions Animales*, 21(2), 151-159.
- Bindelle, J., *et al.* (2021). GrassSim: A process-based model for simulating the seasonal dynamics of dry matter yield and nutritive value of managed grasslands. *European Journal of Agronomy*, 130, 126381.
- Bouwman, A. F., Boumans, L. J. M., & Batjes, N. H. (2002). Emissions of N₂O and NO from fertilized fields: Summary of available measurement data. *Global Biogeochemical Cycles*, 16(4), 1058
- Bradstreet, R. B. (1965). *The Kjeldahl Method for Organic Nitrogen*. Academic Press
- Carlsson, G., & Huss-Danell, K. (2003). Nitrogen fixation in perennial forage legumes in the field. *Plant and Soil*, 253(2), 353-372.
- Carrère, P., Duru, M., Soussana, J. F., & Lemaire, G. (2002). La prairie: un système complexe d'interactions plante-sol-animal. *Fourrages*, (171), 307-328.
- Cellier, P., Rochette, P., Hénault, C., Générmont, S., Laville, P., & Loubet, B. (2003). Les émissions gazeuses dans le cycle de l'azote à différentes échelles du territoire : une revue. *INRA Productions Animales*, 16(4), 287–300.
- Conant, R. T. (2010). Challenges and opportunities for carbon sequestration in grassland systems. *FAO technical report*.

- Cruz, P., Duru, M., Therond, O., Theau, J. P., Jouany, C., Al Haj Khaled, R., & Ansquer, P. (2002). Une nouvelle approche pour caractériser les prairies à flore complexe et évaluer leurs valeurs d'usage. *Fourrages*, 172, 335-354.
- Cruz, P., Latchoumane, L., Ritska, T., Lecloux, E., Fort, F., Lambs, L., Merah, O., Moussa, I., Saint-Pierre, L., & Jouany, C. (2016). *Une première ébauche de typologie fonctionnelle de légumineuses fourragères*. INRA, poster présenté au séminaire DEPE - INRA.
- Duru, M., & Ducrocq, H. (2000). Growth and senescence of the successive grass lamina on a tiller: A functional approach. *Annals of Botany*, 85(5), 635–643.
- Duru, M., Cruz, P., Theau, J.P., & Ducrocq, H. (2008). A biomass-based model to predict growth and nutritive value of grassland under different managements. *Agronomy for Sustainable Development*, 28(2), 267–274.
- FAO. (s.d.). Prairies, pâturages et cultures fourragères. Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture. Consulté le 20 juin 2025, depuis <https://www.fao.org/agriculture/crops/plan-thematique-du-site/theme/spi/prairies-paturages-et-cultures-fourrageres/prairies-paturages-et-cultures-fourrageres/fr/>
- Field, A. P. (2013). *Discovering Statistics using IBM SPSS Statistics* (4th ed.). Sage Publications.
- Fischer, J., Lindenmayer, D. B., & Manning, A. D. (2008). Biodiversity, ecosystem function, and resilience: ten guiding principles for commodity production landscapes. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6(2), 80-86.
- Galloway, J. N., *et al.* (2008). Transformation of the nitrogen cycle: recent trends, questions, and potential solutions. *Science*, 320(5878), 889-892.
- Gastal, F., Lemaire, G. & Durand, J.-L. (2015). Quantifying crop responses to nitrogen and avenues to improve nitrogen-use efficiency. In V.O. Sadras & D. Calderini (Eds), *Crop Physiology – Applications for genetic improvement and agronomy* (pp. 159–206). Academic Press / Elsevier
- Gibson, D. J. (2009). *Grasses and Grassland Ecology*. Oxford University Press.

- Givens, D. I., De Boever, J. L., & Deaville, E. R. (1997). The principles, practices and some future applications of near infrared spectroscopy for predicting the nutritive value of foods for animals and humans. *Nutrition Research Reviews*, 10(1), 83-114.
- Glass, G. V., Peckham, P. D., & Sanders, J. R. (1972). Consequences of failure to meet assumptions underlying the fixed effects analyses of variance and covariance. *Review of Educational Research*, 42(3), 237–288.
- Jouven, M., Carrère, P., & Baumont, R. (2006). Model predicting dynamics of biomass, structure and digestibility of herbage in managed permanent pastures. 1. Model description. *Grass and Forage Science*, 61(2), 112–124.
- Laca, E.A., Ungar, E.D., Seligman, N., & Demment, M.W. (1992). Effects of sward height and bulk density on bite dimensions of cattle grazing homogeneous swards. *Grass and Forage Science*, 47(1), 91–102
- Lassaletta, L., *et al.* (2014). 50 year trends in nitrogen use efficiency of world cropping systems: the relationship between yield and nitrogen input. *Global Biogeochemical Cycles*, 28(6), 557-570.
- Ledgard, S. F., & Steele, K. W. (1992). Biological nitrogen fixation in mixed legume/grass pastures. *Plant and Soil*, 141(1-2), 137-153.
- Lemaire, G., Jeuffroy, M. H., & Gastal, F. (2008). Diagnosis tool for plant and crop N status in vegetative stage: Theory and practices for crop N management. *European Journal of Agronomy*, 28(4), 614–624.
- Lemaire, G., Hodgson, J., & de Moraes, A. (2005). *Grassland ecophysiology and grazing ecology*. CABI Publishing.
- Li, J., Shi, R., Wang, X., Ding, G., & Wang, S. (2019). Vertical distribution of nitrogen concentration in forage canopy: implications for precision nitrogen management. *Field Crops Research*, 234, 1-9.
- Meier, U. (2001). Growth stages of mono- and dicotyledonous plants – BBCH Monograph. BBA, Berlin

- Nyfelner, D., *et al.* (2011). Grass–legume mixtures can yield more nitrogen than pure legume stands due to synergistic interactions. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 139(4), 393-401.
- Pomeranz, Y., & Meloan, C. E. (2000). *Food Analysis: Theory and Practice* (3rd ed.). Springer, New York.
- Rueda-Ayala V.P., Peña J.M., Höglind M., Bengochea-Guevara J.M. & Andújar D., 2019. Comparing UAV-Based Technologies and RGB-D Reconstruction Methods for Plant Height and Biomass Monitoring on Grass Ley. *Sensors* **19**(3), 535, DOI:10.3390/s19030535.
- Sala, O. E., Yahdjian, L., Havstad, K., & Aguiar, M. R. (2017). Rangeland ecosystem services: Nature’s supply and humans’ demand. *Rangeland Systems*, 467-489
- Squires, V. R., Dengler, J., Feng, H., & Hua, L. (Eds.). (2018). *Grasslands of the World: Diversity, Management and Conservation*. CRC Press.
- Soussana, J. F., & Lemaire, G. (2014). Coupling carbon and nitrogen cycles for environmentally sustainable intensification of grasslands and crop-livestock systems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 190, 9-17.
- Soussana, J. F., Lemaire, G., *et al.* (2015). Managing grassland systems in a changing climate: challenges and opportunities. *Grassland Science in Europe*, 20, 3-22.
- Spearman, C. (1904). The proof and measurement of association between two things. *American Journal of Psychology*, 15(1), 72–101.
- Sutton, M. A., *et al.* (2011). Too much of a good thing. *Nature*, 472(7342), 159-161.
- Tarr A., Moore K. & Dixon P., 2005. Spectral Reflectance as a Covariate for Estimating Pasture Productivity and Composition. *Crop Sci.* **45**(3), 996-1003,
- Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., *et al.* (2001). Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science*, 292(5515), 281-284.
- Kokah, E. U. , Knoden, D., Lambert, R., Himdi, H., Dumont, B., & Bindelle, J. (2023). Modeling the daily dynamics of grass growth of several species according to their functional type, based

on soil water and nitrogen dynamics: Gras-Sim model definition, parametrization and evaluation. *Journal of Agriculture and Food Research*, 14, 100875.

Van Soest, P.J. (1994). *Nutritional Ecology of the Ruminant*. 2nd ed. Cornell University Press.

White, R., Murray, S., & Rohweder, M. (2000). *Pilot Analysis of Global Ecosystems: Grassland Ecosystems*. World Resources Institute, Washington, DC.

Wobbrock, J.O., Findlater, L., Gergle, D., & Higgins, J.J. (2011). *The aligned rank transform for nonparametric factorial analyses using only ANOVA procedures*. In Proceedings of the SIGCHI Conference on Human Factors in Computing Systems (pp. 143–146)

Wood, S., & Cowie, A. (2004). A review of greenhouse gas emission factors for fertiliser production. *IEA Bioenergy*.

Zhao, Y., Perring, M. P., & Ziter, C. D. (2020). Cultural ecosystem services of grasslands: A systematic review. *People and Nature*, 2(4), 979–994.