



HAL
open science

Déterminants écologiques et physiologiques de la productivité et de la stabilité des associations graminées-légumineuses

Gaëtan Louarn, G. Corre-Hellou, J. Fustec, Elise Pelzer, Bernadette Julier, Isabelle Litrico, Philippe Hinsinger, Christophe Lecomte

► To cite this version:

Gaëtan Louarn, G. Corre-Hellou, J. Fustec, Elise Pelzer, Bernadette Julier, et al.. Déterminants écologiques et physiologiques de la productivité et de la stabilité des associations graminées-légumineuses. *Innovations Agronomiques*, 2010, 11, pp.79-99. hal-01173245

HAL Id: hal-01173245

<https://hal.science/hal-01173245>

Submitted on 31 May 2020

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

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



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0 International License

Déterminants écologiques et physiologiques de la productivité et de la stabilité des associations graminées-légumineuses

Louarn G.¹, Corre-Hellou G.², Fustec J.², Lô-Pelzer E.³, Julier B.¹, Litrico I.¹, Hinsinger P.⁴, Lecomte C.⁵

¹ INRA, UR4 Unité de Recherche Pluridisciplinaire Prairies et Plantes Fourragères, RD 150, BP 80006, F86600 Lusignan

² LUNAM Université ; Groupe ESA; UP LEVA, 55 rue Rabelais, 49007 Angers

³ INRA, UMR Agronomie, INRA - Agro Paris Tech, 78850 Thiverval-Grignon

⁴ INRA, UMR Eco&Sols (INRA-IRD-SupAgro), Place Viala, 34060 Montpellier cedex 2

⁵ INRA, UMR LEG (INRA-AgroSup), 17 rue Sully, 21034 Dijon Cedex

Correspondance : gaetan.louarn@lusignan.inra.fr

Résumé

Les graminées (Poaceae) et les légumineuses (Fabaceae) constituent les deux familles botaniques les plus importantes pour l'agriculture. Leur culture en association (simultanément sur la même parcelle) est un usage ancien qui permet de valoriser les différences écologiques, agronomiques et nutritionnelles des deux familles. Les performances de ces cultures associées en termes de production, de qualité et de bénéfices environnementaux sont étroitement liées à la capacité à maîtriser la proportion de graminées et de légumineuses dans le mélange. L'objectif de cet article est d'examiner comment les interactions entre les caractéristiques propres de chacune des composantes, le milieu (et particulièrement la disponibilité en ressources) et les pratiques culturales affectent la productivité et l'équilibre entre espèces au sein d'associations de graminées et légumineuses d'origine tempérée, annuelles ou pérennes. L'importance des relations de compétition et de facilitation dans l'émergence de complémentarités et les principaux moyens d'action pour les orienter sont plus particulièrement discutés.

Mots-clés : Association graminée-légumineuse, compétition, facilitation, complémentarité entre espèces

Abstract

Grasses (Poaceae) and legumes (Fabaceae) represent the two most important botanical families for food and feed production. They are frequently grown as mixtures (i.e. intercropped simultaneously in the same field) to take advantage of their different ecological and agronomical requirements as well as of their nutritional complementarities. Yield, quality and environmental efficiency of the grass-legume mixtures directly depend on the contribution of the legume in the mixture at harvest. The control of mixture change however remains a challenging task. This article aims at examining how the interactions between plant traits, environment (and more particularly resource availability) and crop management influence productivity and species composition of grass-legume and cereal-grain legume mixtures of temperate origin. The role of developmental processes and resource-based interactions (competition and facilitation processes) in the occurrence of plant complementarities are more particularly discussed. In the last section, the effects of different management practices on mixtures are presented with particular references to different cropping systems (forage, grain, and bio-fuel production).

Keywords: Grass-legume mixture, resource-dependent competition, facilitation, species complementarity

1- Associer graminées et légumineuses : perspectives historiques et attentes actuelles

1-1. Evolutions historiques

Graminées et légumineuses représentent les deux familles botaniques les plus importantes du point de vue économique et nutritionnel pour l'humanité. Leur présence conjointe en un lieu, leur complémentarité nutritionnelle et leur domesticabilité ont été des conditions nécessaires à la sédentarisation de l'homme au néolithique et à l'émergence des civilisations (Aykroyd et Doughty, 1982 ; Mazoyer et Roudard, 1997). La complémentarité fonctionnelle de ces deux groupes de végétaux, même si elle n'était pas comprise dans le détail, a par la suite rapidement été exploitée par l'agriculteur. La révolution agricole antique et l'apparition de la rotation biennale, puis triennale des cultures sont notamment le fait de la prise de conscience du bénéfice que procure une légumineuse en tête de rotation (Virgile, 1^{er} s. av JC).

La production de céréales (graminées productrices de grains) et de légumineuses à graines s'est ainsi historiquement effectuée en Europe sous forme de monocultures séparées dans l'espace, mais reliées dans le temps au travers de la succession ordonnée des cultures. La culture en association, quoique ancienne, est restée limitée à la production de graines à destination fourragère (Justes et al., 2009). Au cours du XX^e siècle, l'avènement des engrais azotés de synthèse a cependant eu pour conséquence une réduction significative de la part des légumineuses dans les rotations. Un regain d'intérêt pour ces cultures s'amorce aujourd'hui sous l'impulsion d'une agriculture qui se veut plus respectueuse de l'environnement et qui projette d'utiliser pour la gestion de la fertilité tant le levier du précédent cultural que celui de la complémentarité en association (jusque là beaucoup plus utilisée en zone inter-tropicale).

Pour les fourrages, l'évolution des associations s'est faite tout à fait différemment. Jusqu'au milieu du XX^e siècle, prairies semées et prairies permanentes étaient au contraire plurispécifiques par essence, comportant une part majoritaire de graminées associées à des légumineuses (Capitaine et al., 2008). Semer une prairie était jusqu'alors recréer une prairie spontanée « améliorée » en utilisant en mélanges les meilleures espèces « indigènes ». La révolution fourragère engagée peu avant la seconde guerre mondiale va profondément modifier cette perception (Blaser et al., 1952 ; Voisin, 1957). L'idée est d'appliquer aux prairies semées les règles de standardisation qui permettent de valoriser en terme de rendement les progrès permis par l'amélioration des plantes et l'intensification des pratiques. La recommandation est à l'utilisation d'un faible nombre de ces espèces performantes pour simplifier l'exploitation. La prairie monospécifique de graminées abondamment fertilisées (principalement fétuque élevée et dactyle), ou plus rarement la prairie d'association simple (une graminée + une légumineuse, Willard, 1951 ; Chazal et Dumont, 1954) sont érigées en modèles et tendent à remplacer, partout où cela est possible, les prairies permanentes peu productives. A partir de la fin des années 60, la logique est poussée à son terme et le maïs, graminée productive d'origine tropicale, remplace à son tour progressivement les prairies temporaires (Salette, 2006). L'accroissement de productivité en volume est un succès et vient à dépasser les besoins pour une autosuffisance alimentaire. Mais à l'épreuve du temps, cette production fourragère à base de monoculture a aussi montré ses limites. Elle est très gourmande en fertilisants (et en eau pour le maïs) et reste peu performante dans les situations difficiles. Des associations graminées-légumineuses systématiques qui existaient à l'origine ne persistent véritablement que l'association ray-gras anglais - trèfle blanc dans les zones tempérées humides (approximativement 1.16 M d'ha en 2006), l'association luzerne – dactyle (environ 0.2 M d'ha) et une grande diversité de prairies d'associations maintenues principalement par l'agriculture biologique (Capitaine et al., 2008).

1-2. Attendus actuels pour la production fourragère

En réaction aux excès de l'intensification des pratiques, une prise de conscience du rôle multifonctionnel des prairies dans l'écosystème cultivé est intervenue (Hervieu, 2002). La mise en balance des fonctions productives et économiques (rentabilité) avec les fonctions non productives telles que la préservation de l'environnement (préservations des ressources, promotion de la biodiversité) ou les préoccupations sociales (flexibilité d'exploitation) conforte le rôle central que doivent occuper les associations graminées-légumineuses pérennes et céréale-légumineuse dans les systèmes fourragers. Les principaux attendus de leur ré-introduction concernent :

- i) la réduction du coût des intrants et la maîtrise des coûts de production : l'introduction de légumineuses dans les prairies dominées par les graminées vise à économiser l'azote, voire à pallier l'absence de fertilisation azotée. Inversement, l'introduction de graminées peu concurrentielles dans les prairies artificielles de légumineuses peut permettre de mieux maîtriser les adventices et pallier les contraintes réglementaires de plus en plus fortes sur les herbicides pour les fourrages dédiés à la déshydratation. L'utilisation d'associations équilibrées peut enfin permettre de prolonger la durée d'exploitation de la prairie (plus forte pérennité des graminées) et faciliter son utilisation en pâturage (réduction des risques de météorisation) comparativement à l'utilisation de légumineuses pures (Chamblee et Collins, 1988 ; Van Keuren et Matches, 1988). Ces deux postes sont en effet les plus critiques pour le coût de revient de l'alimentation des ruminants (Huyghe, 2005).
- ii) l'amélioration de la stabilité des rendements en quantité et qualité : les cultures en association de graminées et de légumineuses sont connues pour combiner les qualités de leurs deux partenaires : valeur énergétique des graminées, teneur en protéines des légumineuses. De plus, du fait de leurs pics de production décalés, l'utilisation d'associations permet généralement de mieux répartir la production fourragère au cours d'une année. L'utilisation de mélanges complexes, capables de s'adapter à l'hétérogénéité spatiale et temporelle du milieu, est également parfois présentée comme une solution à envisager pour répondre à la variabilité interannuelle de rendement (Clark, 2001 ; Capitaine et al., 2008). Les associations d'annuelles du type triticales-pois fourrager apparaissent également intéressantes pour la production d'ensilage riche en fibres et en matières azotées (Protin et al., 2009). Elles contribuent à diversifier et sécuriser les systèmes fourragers (implantation hivernale pour avancer les récoltes et limiter les conséquences de stress hydriques estivaux ; possibilité après récolte d'implanter une culture intermédiaire).
- iii) la préservation de l'environnement : les engrais azotés de synthèse représentent le premier poste de consommation énergétique dans l'agriculture (1,8 kg Equivalent Pétrole pour 1 kg d'azote sous forme d'ammonitrate). Le recours aux légumineuses permet de réduire l'emploi de ces engrais. Les associations graminées-légumineuses et céréales-légumineuses offrent en outre l'avantage sur les cultures pures de légumineuses de limiter les risques de lixiviation des nitrates vers la nappe phréatique (Scherer-Lorenzen et al, 2003). Elles peuvent constituer dans les zones de protection rapprochées des captages d'eau un moyen d'introduire à moindre risque ces cultures riches en azote. Dans les périmètres éloignés, les associations peuvent également permettre de valoriser les effluents dans les zones d'élevage tout en contribuant à l'autonomie protéique des exploitations. L'utilisation des légumineuses et de façon générale la prairie multispécifique, a également un impact positif sur la biodiversité (Carvell et al., 2007 ; Woodcock et al., 2007).

1-3. Attendus actuels pour la production de grains

Les arguments en faveur des associations pour la production fourragère s'appliquent en grande partie aux associations céréale-légumineuse destinées à la production de grains. Si en France elles sont principalement utilisées en agriculture biologique, elles peuvent présenter des applications intéressantes en agriculture conventionnelle pour le développement de cultures multi-services à faible niveau d'intrants. Les associations céréale-légumineuse (modèle blé-pois) connaissent ainsi un regain d'intérêt pour différents débouchés en vue de réduire les intrants azotés et leurs impacts négatifs sur l'environnement, tout en maintenant des niveaux élevés de rendement et de qualité (Jensen, 1996a ; Corre-Hellou et al, 2006). Elles sont un moyen efficace pour produire autant que la moyenne des cultures pures avec moins d'intrants azotés et donc de consommation énergétique induite (Naudin et al, 2010). Elles offrent la possibilité de produire des grains de céréale riches en protéines avec peu ou pas d'intrants azotés et de produire des grains de protéagineux sans les inconvénients fréquemment rencontrés en culture pure (verse, adventices, maladies ; Corre-Hellou et al., 2010). La récolte se fait en une seule fois mais il est nécessaire ensuite de trier les graines, ce qui peut poser un problème logistique en cours d'évaluation (Bousseau, 2009).

1-4. De nouveaux débouchés : la production de bioénergies

Comme les fourrages pour l'animal, la biomasse végétale (de façon générique la lignocellulose) pourrait également être valorisée par les procédés industriels pour la production de bioénergies (biocarburants de seconde génération, biogaz, combustion ; e.g. Thomsen et Hauggaard-Nielsen, 2008). En effet, la raréfaction des ressources en pétrole, l'indépendance énergétique et la nécessaire diversification des productions agricoles ont entraîné un intérêt croissant pour la mise en place de cultures destinées à ces fins. Dans cette perspective, les associations annuelles ou pérennes offrent plusieurs avantages sur les cultures pures dédiées (switchgrass, miscanthus, taillis à courte ou très courte rotation...) : i) en limitant la dépendance de la production aux engrais azotés, elles contribuent à améliorer le bilan environnemental et le rendement énergétique de ces cultures et ii) en permettant de conserver une flexibilité dans les rotations et dans l'utilisation de la production, elles pourraient limiter l'impact des cultures énergétiques sur les surfaces dédiées aux cultures alimentaires et sur les prix de matières premières agricoles. Selon les procédés industriels visés, les critères de qualité de la biomasse (et donc de composition attendue de l'association) varient et peuvent différer sensiblement de ceux de la biomasse fourragère (une bonne teneur en azote n'est par exemple pas nécessairement valorisée).

Que ce soit pour la production de grains, de fourrages ou de biomasse ligno-cellulosique, les performances en termes de production, de qualité et de bénéfices environnementaux des associations sont toujours étroitement liées à la proportion de graminées et de légumineuses dans le mélange. La maîtrise de cet équilibre dans différentes conditions d'environnement et de conduite représente toujours à ce jour un verrou pour les cultures pérennes comme pour les annuelles. Gain de productivité et stabilité dépendent directement de la possibilité pour les deux partenaires d'être complémentaires dans leur exploitation du milieu. Cela équivaut à limiter les fronts de compétition pour les ressources et à favoriser les opportunités de facilitation entre espèces (Figure 1). Le but de cet article est de passer en revue les connaissances sur le fonctionnement des associations et sur les liens qui existent entre les caractéristiques propres de chacune des composantes, les caractéristiques du milieu, le partage des ressources et les conséquences sur la productivité et la stabilité de la culture. La revue se focalisera sur les associations de graminées et légumineuses tempérées, annuelles et pérennes, qui partagent largement les principes de fonctionnement énoncés. Une dernière partie concernera les moyens d'actions disponibles pour gérer ces cultures, avec des références spécifiques aux différents contextes d'utilisation.

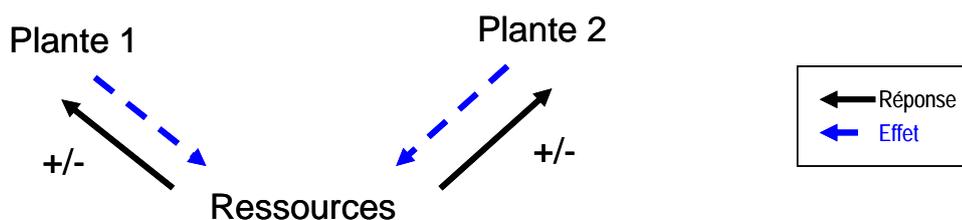


Figure 1 : Schéma d'interaction entre espèces végétales au travers de leurs effets et de leurs réponses sur les ressources du milieu, lorsque celles-ci sont limitées. La compétition correspond à une situation où les effets des espèces sur les ressources induisent une réponse négative chez au moins l'une des deux espèces en présence. A l'inverse, la facilitation correspond à l'induction d'une réponse positive. Les principales ressources pour les plantes sont le rayonnement, l'eau et les minéraux.

2- Spécificités morphologiques et physiologiques des graminées et des légumineuses

Les différences physiologiques et morphologiques des graminées et des légumineuses affectent l'intensité et la nature des relations de compétition et de facilitation qui s'établissent en culture associée. La connaissance des caractéristiques propres à ces deux groupes d'espèces permet d'envisager d'expliquer de façon satisfaisante le fonctionnement des associations, notamment la variabilité des résultats obtenus dans des conditions de production et de disponibilité de ressources variables.

2-1. Cycles de développement et réponses à la température

Des différences phénologiques très marquées existent entre les graminées et les légumineuses. Tandis que les premières ont typiquement un développement déterminé (floraison terminale des tiges qui sépare le cycle en une période végétative et une période reproductive), les secondes ont un développement indéterminé (floraison latérale qui ne met pas fin au développement végétatif ; réalisation des stades reproducteurs étalée entre les différents étages d'une même tige) où l'expansion du système végétatif se poursuit après la floraison. En conséquence, on parle par exemple d'« épiaison » et de « floraison » chez le blé, mais de « début » et de « fin floraison » chez le pois (Figure 2). L'asynchronisme dans la réalisation des stades peut également être important dans les phases végétatives des associations pérennes lorsque les périodes de reprises de végétation sont décalées et contraintes par des phénomènes de dormance. De tels décalages peuvent être recherchés et participer à la complémentarité des espèces (ex : décalage de besoins et de sensibilité aux contraintes) comme ils peuvent représenter dans certains cas une contrainte supplémentaire à gérer (ex : récolte de grains).

La quantification du développement des espèces végétales et la progression d'un stade à l'autre sont couramment décrites par des durées exprimées en sommes de températures moyennes journalières au-dessus d'une valeur de base. La température de base apparaît pour beaucoup d'espèces tempérées cultivées proche de 0°C et discrimine peu le blé et le pois (Gate, 1995 ; Ney et Turc, 1993) ou les graminées et légumineuses fourragères (Brisson et al., 2008). Les besoins en cumul de températures pour compléter les premiers stades sont cependant fréquemment moindres pour les graminées (120 à 150 d.j pour le blé contre de 150 à 180 d.j pour le pois pour la phase de germination-levée, Figure 2), ce qui les favorise dans les phases d'implantation. L'optimum de température, qui influence la plage de température efficace pour le calcul de temps thermique, varie de façon plus importante. Il est similaire entre le blé et le pois mais est plus élevé chez les légumineuses fourragères (22-24°C pour la luzerne ou le trèfle blanc) que chez les graminées qui leur sont associées (18-21°C pour dactyle ou le ray-grass). Il en résulte que les températures estivales sont plus favorables à la croissance des légumineuses dans ces associations (Davies, 2001).

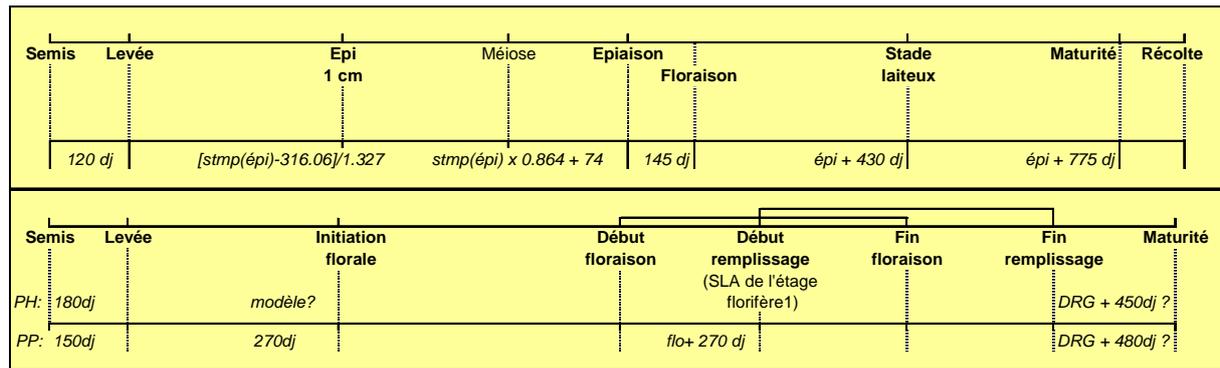


Figure 2. Les principaux stades-repères du blé (schéma supérieur) et du pois (schéma inférieur) et modèles de détermination (PH : Pois d'hiver ; PP : Pois de printemps ; SLA : Stade limite d'avortement ; DRG : début remplissage des graines).

En dehors des plages efficaces pour la croissance et le développement, la température peut constituer un stress pour les plantes. Les températures gélives en particulier tendent à produire plus de dégâts pour les légumineuses que pour les graminées. A titre d'exemple, le blé peut présenter des seuils de résistance inférieurs à -30°C selon les variétés (Lecomte, 1989) contre -23°C au maximum pour les légumineuses. Les durées d'endurcissement au froid diffèrent également : 4 semaines en moyenne chez le blé (Lecomte et al, 2003) et jusqu'à 7 semaines chez le pois. Des conditions d'implantation ou hivernales défavorables vont donc tendre à réduire la part des légumineuses dans le mélange.

2-2. Morphologie des parties aériennes et racinaires

La morphologie très particulière des graminées suffit à les identifier en un coup d'oeil. Sauf exception (le maïs notamment), elles sont constituées d'un système extrêmement ramifié et agrégé en sa base au niveau d'un plateau de tallage qui produit très rapidement une large surface foliaire. Chaque ramification (ou talle) comporte une série de feuilles très allongées enchâssées les unes dans les autres et conserve, durant la partie végétative du cycle, des entre-nœuds courts et une localisation très basse des apex et des zones de croissance des feuilles à proximité du plateau de tallage (Peeters, 2004). A l'inverse, les légumineuses cultivées, annuelles et pérennes, sont des dicotylédones herbacées présentant un degré de ramification moindre et une croissance simultanée des tiges et des feuilles qui situe les zones de croissance aux extrémités des tiges. Il en résulte une dispersion spatiale importante des points de croissance et un développement foliaire généralement moins rapide (Haynes, 1980).

Ces disparités ont des conséquences fortes pour l'adaptation relative des deux types à la compétition pour la lumière. Tout d'abord, l'inclinaison moyenne des feuilles est plus érigée pour les graminées et plus horizontale pour les légumineuses (Haynes, 1980 ; §3.1). La hauteur ensuite peut varier largement dans les deux types, mais est souvent, comme la surface foliaire, à l'avantage des graminées en début de cycle (développement plus rapide ; hauteur qui est fonction de la longueur de la plus grande feuille et non, comme souvent pour les légumineuses, du nombre de feuilles apparues). En productions fourragères et bioénergies, l'adaptation à la défoliation est également largement déterminée par ces caractéristiques morphologiques. Même si une forte variabilité existe (Peeters, 2004), les graminées apparaissent naturellement adaptées à ce type d'exploitation. Avant floraison, elles parviennent généralement à conserver leurs zones de croissance après défoliation (en nombre et en capacité de fonctionnement) et ont une reprise de croissance rapide. Pour les légumineuses en revanche, tout dépend du port des tiges qui expose plus ou moins les zones de croissance au prélèvement (Forde et al., 1989). Les légumineuses fourragères stolonifères, rhizomateuses ou à port prostré parviennent comme les graminées à préserver une forte proportion de leurs apex et restent compétitives vis-à-vis des graminées même en défoliations fréquentes ; celles ayant un port érigé souffrent d'une perte

importante de leur capacité de développement et accusent un retard significatif en début de repousse, devant reprendre leur croissance à partir des quelques bourgeons épargnés sous la hauteur de coupe.

En miroir au développement des parties aériennes, les racines de graminées, qui émergent des premiers nœuds de chaque talle, produisent un système fasciculé dense avec de nombreuses racines directement reliées au plateau de tallage. Ces racines sont elles-mêmes fortement ramifiées, explorant un grand volume de sol où la quasi-totalité du système contribue activement à l'absorption d'eau et d'éléments minéraux (Haynes, 1980). Les différences morphologiques entre espèces se situent principalement dans les taux de ramification et la profondeur d'enracinement (fonction de la vitesse d'élongation et de la durée de vie des racines). En comparaison, les légumineuses offrent une plus grande diversité de stratégies d'enracinement. Trois grands groupes peuvent être distingués (Forde et al., 1989) : les légumineuses formant un système pivotant (luzerne, lupin, trèfle violet, lotier corniculé, sainfoin, pois...), celles formant un système rhizomateux, éventuellement à partir d'un pivot initial (lotier pédonculé, trèfle kura), et enfin les légumineuses stolonifères capables de dissémination clonale, développant un système fasciculé de racines adventives à partir des nœuds en contact avec le sol (trèfle blanc). Ces différentes formes représentent trois stratégies bien distinctes vis-à-vis de l'exploration du sol (profondeur d'extraction maximale pour le premier groupe et minimale pour le dernier) et de la pérennité des plantes (modérée pour le premier groupe ; bonne pour les deux autres, mais dans des environnements différents). Elles ont cependant en commun de former des systèmes moins denses et comportant un pourcentage plus faible de racines actives dans le prélèvement des ressources que les graminées (Haynes, 1980). Dans une compétition frontale, et à même capacité physiologique d'absorption, les légumineuses sont donc généralement considérées comme moins compétitives que les graminées pour les ressources du sol.

2-3. Fixation de l'azote atmosphérique

Les carences en azote sont souvent responsables de baisses de production chez les graminées et le rendement est directement lié à la quantité d'azote du sol absorbé par le peuplement. La capacité des légumineuses à fixer l'azote de l'air les prémunit, au moins en partie, contre ce facteur limitant. En effet, la capacité des légumineuses à former des symbioses avec les bactéries des genres *Rhizobium* et *Bradyrhizobium*, qui peuvent réduire le di-azote de l'air (N_2) et l'utiliser comme source d'azote pour elles-mêmes ou la plante hôte, est responsable d'une grande partie de leur intérêt agronomique (§1). La description des mécanismes de formation de la symbiose et des facteurs la régulant dépasse le cadre de cette synthèse sur les associations (Ledgard et Steele, 1992). Il est simplement ici rappelé :

- i) qu'une spécificité existe entre la plante hôte et la bactérie fixatrice, et qu'une variabilité génétique existe dans l'efficacité des souches bactériennes à fixer l'azote. Un moyen d'améliorer l'entrée d'azote atmosphérique dans une association est de s'assurer, par inoculation notamment, qu'une souche compétitive vis-à-vis des souches naturellement présentes, compatible et efficace est présente dans la rhizosphère des légumineuses (Frame, 2005).
- ii) que l'utilisation de cette voie alternative d'acquisition de l'azote par les légumineuses représente un surcoût par rapport aux voies usuelles d'absorption d'azote minéral (environ 2.5 mg de C/mg d'N fixé, contre 1.6 mg pour l'assimilation du nitrate, Hartwig, 1998) et qu'elle n'est pas prioritaire pour la plante. La disponibilité en nitrate inhibe ainsi la formation de nodosités et la fixation d'azote atmosphérique dans les nodosités existantes et fait se comporter les légumineuses comme des plantes non fixatrices.
- iii) que les facteurs du milieu affectant la croissance des légumineuses, et le stress hydrique en particulier, mais aussi la faible disponibilité du phosphore ou du fer, réduisent avec une intensité plus forte encore la fixation symbiotique (Hartwig, 1998 ; Jayasundara et al., 1998).

Au total, les valeurs médianes trouvées dans la littérature pour la fixation en culture pure sont (en kg d'N.ha⁻¹.an⁻¹) de 200 pour le trèfle blanc, 180 pour la luzerne, 170 pour le trèfle violet, et 150 pour le pois et le lupin (Werner, 1992 ; Frame, 2005). En association, la part très variable des légumineuses dans le mélange fait préférer une expression par unité de masse de la légumineuse plutôt que par unité de surface au sol (en kg d'N.t⁻¹.an⁻¹). Des gammes de 24-36 pour le trèfle violet, 30-46 pour le trèfle blanc ou 21-27 pour le pois sont ainsi reportées pour les entrées d'azote atmosphérique.

3- Compétition : effet de la nature des ressources contestées et du partage de ressources sur la productivité des partenaires

La taille relative des partenaires (entendue par la hauteur, la profondeur d'enracinement et la surface d'échange des feuilles et des racines) est un élément primordial pour déterminer le partage des ressources. Toutefois selon le type de ressource limitant la croissance, la taille a un poids plus ou moins important (Schwinning et Weiner, 1998 ; Keddy, 2001). On distingue ainsi les ressources générant une compétition asymétrique, où l'essentiel de la ressource est capté par le dominant (i.e. la lumière, les ressources peu mobiles du sol), de celles qui impliquent une compétition symétrique où le partage se fait proportionnellement à la taille (i.e. les ressources mobiles du sol). Symétrie et asymétrie sont en réalité souvent partielles, mais la distinction du degré d'asymétrie peut être importante pour la dynamique des associations, car le premier mode de compétition implique une tendance à l'accroissement des différences entre partenaires et à l'exclusion du dominé, tandis que dans le second on tend à maintenir les différences et à stabiliser l'association.

3-1. Partage de la lumière

La lumière, et plus précisément la fraction photosynthétiquement active du rayonnement (PAR), est une ressource tout à fait particulière dans le sens où elle doit être captée et utilisée instantanément au risque d'être définitivement perdue. De ce fait, l'évolution a conduit les feuilles à disposer de propriétés qui leur permettent d'être très efficaces pour la retenir : 95% du PAR incident est absorbé lorsqu'un rayon passe au travers d'une feuille. La lumière présente en outre la particularité d'être fournie de façon directionnelle, depuis le haut de la canopée. Il s'agit donc typiquement d'une ressource que les plantes dominantes peuvent préempter au détriment des plus petites.

Trois éléments principaux interviennent pour expliquer le partage de lumière dans un couvert mixte en fonction de sa structure (Sinoquet et Caldwell, 1995) : la hauteur relative des partenaires, leurs surfaces foliaires (LAI pour Leaf Area Index : m² de feuilles par m² de sol) et l'efficacité de ces surfaces à intercepter la lumière (dépendant de l'inclinaison moyenne des feuilles et de la distribution de densité foliaire). A même surface foliaire (Figure 3a), les légumineuses (planophiles et comportant une forte proportion de surface en haut des plantes, Haynes, 1980) tendent à être plus efficaces pour capter la lumière que les graminées (érectophiles avec une forte proportion de surface vers le bas des plantes). La hauteur relative des deux partenaires intervient pour une grande part dans la modulation de ces effets (Figure 3b). Le choix d'associations où la graminée est dominante est ainsi souvent présenté comme celui ayant le plus de potentiel en termes de productivité et de stabilité (Haynes, 1980). Il permet en effet de contrebalancer la moindre efficacité de la graminée à capter la lumière pour obtenir un partage plus équitable du PAR. Il correspond également à la distribution théorique d'inclinaison foliaire (feuilles érigées en haut, puis de plus en plus horizontales en bas) qui permet d'optimiser la transmission du PAR à une large surface foliaire et de maximiser la photosynthèse globale du couvert (Rhodes et Stern, 1978). A l'inverse, les associations où la légumineuse est plus grande accentuent les différences liées aux angles foliaires. Elles génèrent une compétition très asymétrique et la production d'associations difficiles à maintenir à cause d'une tendance à l'exclusion de la graminée (Chamblee et Collins (1988) sur les associations à base de luzerne par exemple).

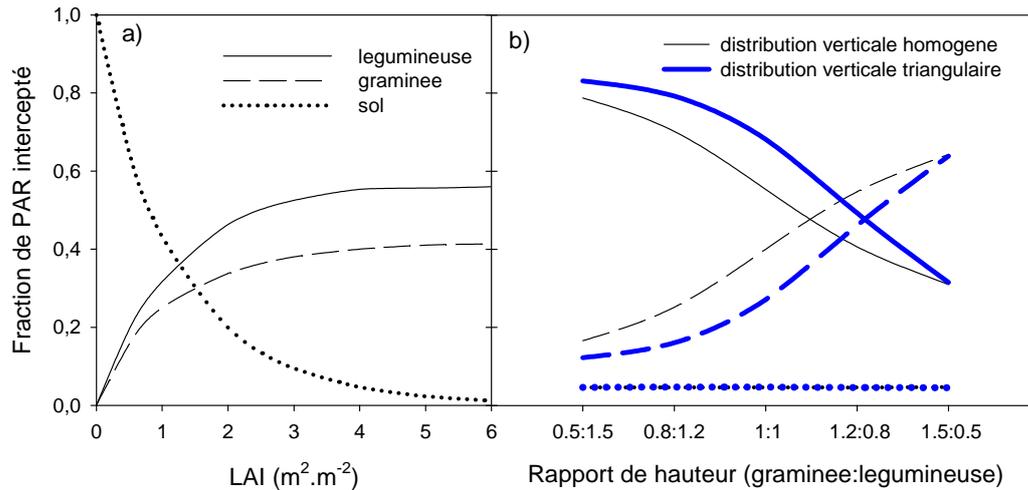


Figure 3 : Effet de la surface foliaire (a) et du rapport de hauteur (b) sur le partage de lumière entre graminées et légumineuses (d'après Sinoquet et Caldwell, 1995). En a), le rapport de hauteur est 1 : 1 et la distribution verticale de surface est homogène. En b) le LAI est égal à 2. La distribution triangulaire (traits épais) correspond à une distribution verticale hétérogène avec un pic à 1/3 de la hauteur pour la graminée et à 2/3 pour la légumineuse.

Ces éléments illustrent les effets que peut avoir la structure du couvert sur le partage instantané de PAR, mais ils ne replacent pas les conséquences du partage sur la dynamique de croissance subséquente des plantes en associations. Les différences d'acquisition du PAR à un temps t engendrent une croissance différentielle en biomasse, surface foliaire, hauteur (etc...) des deux partenaires à un temps $t+1$. Ce type de relation est généralement appréhendé au travers de modèles de culture en association qui permettent de quantifier les effets sur la productivité finale (Malézieux et al., 2009). Beaucoup de ces modèles reposent sur une formulation de la forme :

$$\text{Biomasse totale} = \sum_{t=0}^{t=n} \text{PAR}_{inc}(t) \cdot (\varepsilon_{leg} \cdot \text{RUE}_{leg} + \varepsilon_{gr} \cdot \text{RUE}_{gr}) \quad \text{Eq. 1}$$

$$\text{avec pour tout } t \quad \varepsilon_{leg} + \varepsilon_{gr} + \varepsilon_{sol} = 1$$

où $\text{PAR}_{inc}(t)$ est le PAR incident au temps t , $\varepsilon_i(t)$ est la proportion de rayonnement absorbé (respectivement par la légumineuse, la graminée et le sol) au temps t et RUE est l'efficacité de conversion du rayonnement absorbé en biomasse (respectivement pour la légumineuse et la graminée). Comme décrit précédemment, $\varepsilon_i(t)$ est elle-même fonction du LAI, de la hauteur et de l'orientation des feuilles. Un tel formalisme fait ressortir i) que la biomasse (et le rendement) produite par chaque composante de l'association est proportionnelle à son cumul de PAR absorbé (termes

$\sum_{t=0}^{t=n} \text{PAR}_{inc}(t) \cdot \varepsilon_i$), ii) que les bénéfices vis-à-vis d'une culture pure d'une éventuelle complémentarité

de l'association en terme d'interception globale de lumière, et donc de productivité potentielle, sont à attendre dans les phases où une culture pure ne parvient pas à capturer complètement le PAR ($\varepsilon_{sol} > 0$; Davies, 2001) et iii) que les effets du partage de lumière sur la productivité ne peuvent être raisonnés indépendamment des autres facteurs du milieu (température, ressources du sol) qui affectent la croissance foliaire (LAI) et l'efficacité de conversion du rayonnement de chaque espèce à des degrés divers. Les effets au travers de réduction d'expansion foliaire sont généralement plus marqués que ceux médiés par la RUE du fait d'une plus grande sensibilité relative aux effets du milieu (Brisson et al., 2008; Louarn et al., 2008). De façon très schématique, tout facteur qui affecte positivement (ou négativement) l'une des composantes de l'association en terme de LAI ou de RUE tend à favoriser (ou désavantager) cette composante.

3-2. Répartition et satisfaction des besoins en eau

Le besoin en eau d'une association et sa répartition entre les espèces sont étroitement liés à l'interception et au partage de lumière dans le couvert (Lemaire, 1995 ; Wallace, 1995). En effet, le rayonnement net absorbé (qui inclut les courtes et les grandes longueurs d'ondes au-delà du PAR) fournit l'entrée d'énergie nécessaire au processus de transpiration et pilote la demande transpiratoire : 95% de l'énergie solaire absorbée est dissipée sous forme de chaleur, principalement pour assurer le changement d'état de l'eau sous forme vapeur. L'eau transpirée représente 95 à 99% de l'eau prélevée par une culture.

La compétition pour l'eau commence à s'exercer lorsque le stock d'eau du sol accessible aux plantes ne permet plus d'assurer les besoins de l'un au moins des constituants de l'association. La disponibilité de l'eau dépend à la fois de la quantité présente, de sa répartition dans le sol et de ses possibilités de déplacement (résistance hydraulique du sol). Les principaux caractères qui déterminent les capacités de prélèvement d'eau de chaque composante de l'association tiennent à leur capacité à placer des racines dans les horizons du sol où l'eau est présente : vitesse et profondeur d'enracinement, densité et distribution du système racinaire, durée de vie des racines (Ozier-Lafontaine et al., 1998). Ces caractères qui contrôlent la morphologie et la plasticité du système racinaire sont reconnus pour avoir une plus grande importance que les capacités physiologiques des racines à extraire l'eau dans la compétition pour cette ressource (Jackson et al., 2000). Lorsque l'offre en eau ne permet pas de satisfaire la demande des parties aériennes, un stress s'exerce et la plante réagit activement en mettant en place des réponses à court (fermeture des stomates; réorientation/enroulement des feuilles) et à long terme (réduction de la croissance foliaire) qui visent à limiter la consommation en eau. Le niveau de stress subi par chaque composante de l'association peut significativement varier selon les dispositions et densités respectives des systèmes racinaires et l'adéquation qu'ils procurent aux besoins en eau. A même profondeur d'enracinement, la morphologie racinaire des graminées (§ 2.2) leur procure généralement un avantage en situation de stress hydrique sur les légumineuses (Davies, 2001). Les graminées présentent également fréquemment des profondeurs d'extraction d'eau plus importantes que les légumineuses formant des stolons ou des rhizomes. C'est le cas aussi du blé (jusqu'à 2m) lorsqu'il est associé au pois (jusqu'à 1.1 m). A l'inverse, le groupe des légumineuses à système racinaire pivotant puissant présente des caractéristiques qui leur permettent d'explorer le sol à une plus grande profondeur et apparaît plus compétitif et moins sensible au stress hydrique que la majorité des graminées (ex : luzerne, lotier...).

En terme d'intensité des réponses induites par un stress hydrique, les légumineuses sont également désavantagées par rapport aux graminées (Lauenroth et Dodd, 1979). Aux effets directs du stress hydrique sur la croissance foliaire et les échanges gazeux s'ajoute une forte interaction avec la nutrition azotée. La fixation symbiotique d'azote atmosphérique est en effet très sensible au déficit hydrique (Ledgard et Steele, 1991 ; Davies, 2001). Elle est plus sensible relativement que l'assimilation des nitrates (Wery et al., 1986). La moindre croissance et activité photosynthétique des plantes sous stress se traduit en effet par une moindre disponibilité en sucres pour les nodules et une réduction de leur activité fixatrice. Dans ces conditions, les légumineuses se retrouvent donc en compétition frontale avec les graminées pour l'acquisition de l'azote minéral du sol pour lequel elles sont, comme pour l'eau, généralement moins bien dotées que les graminées. Au total, à même niveau de stress hydrique, les réductions tant de la RUE que de l'interception du rayonnement sont plus importantes pour les légumineuses que pour les graminées (Eq. 1), conduisant à une proportion plus forte des graminées dans le rendement. Pour les légumineuses parvenant à maintenir un avantage significatif dans l'accès à l'eau et subissant un stress plus faible, il est en revanche intéressant de noter qu'elles parviennent à maintenir l'activité fixatrice des nodosités situées dans les horizons secs du sol (Hartwig, 1998) et donc à conserver dans une certaine mesure leur avantage en terme de nutrition azotée. Les conséquences de la contrainte hydrique sur la productivité peuvent dans ce cas être inversées à l'avantage des légumineuses (Chamblee et Collins, 1988).

3-3. Compétition pour l'azote et les autres éléments minéraux du sol

Comme pour l'eau, la morphologie et la distribution des racines dans le sol sont cruciales dans la compétition pour les minéraux. L'activité spécifique d'absorption des différents ions par les racines est cependant beaucoup plus variable entre espèces que pour l'eau, ce qui autorise l'émergence de stratégies plus différenciées d'acquisition de l'azote minéral par exemple (Collins et al., 2003 ; Maire et al., 2009 pour l'acquisition des formes nitrate et ammonium) ou du phosphore, en lien avec une multiplicité de processus rhizosphériques (Hinsinger, 2001 ; Vance et al., 2003). Les graminées apparaissent plus compétitives pour l'azote minéral (N), le phosphore (P) et le potassium (K) que les légumineuses (Haynes, 1980 ; Davies, 2001). De manière générale, les exigences en P des graminées sont moindres que celles des légumineuses, expliquant pour partie la plus forte compétitivité des graminées en situation de disponibilité limitante. Pour l'azote, la compétition interspécifique en début de culture a un rôle déterminant sur la future croissance des plantes et le rendement des deux espèces. Peu après l'implantation, la fixation d'azote atmosphérique ne peut pas satisfaire la demande en azote des légumineuses en raison du temps nécessaire au développement de nodosités actives. Les légumineuses dépendent alors fortement de l'azote minéral (Voisin et al., 2002). La croissance racinaire plus rapide des graminées les rend plus compétitives à ces stades pour l'acquisition de l'azote. Cet avantage se limite à la phase végétative après semis et n'affecte la compétition que lorsque la disponibilité en azote minéral est faible et limitante pour la croissance. De fortes interactions existent entre stress hydrique et nutrition minérale (Gonzalez-Dugo et al., 2010). En effet, la teneur en eau du sol affecte l'activité des microorganismes du sol et la minéralisation de la matière organique qui libère une partie des éléments minéraux. Par ailleurs, en tant que solvant et agent de transport des ions, l'eau dans la rhizosphère affecte nécessairement l'accès de la plante aux minéraux. Pour l'azote, le flux d'eau à la racine représente en moyenne 85% de l'offre en azote (le reste arrivant par diffusion), en sec comme en irrigué (Durand et al., 2010).

4- Facilitation : Conséquences de la fixation d'N dans la relation graminées-légumineuses

4-1. Une complémentarité de niche pour l'azote

En association, la plus forte compétitivité de la graminée pour l'N du sol force la légumineuse à reposer principalement sur la fixation symbiotique pour assurer ses besoins azotés. Une augmentation de la contribution de la fixation à l'accumulation d'N est systématiquement observée, même en situation fertilisée par rapport à une culture pure de légumineuse (Ledgard et Steele, 1991 ; Corre-Hellou et al., 2006 ; Naudin et al., 2010). Il y a de ce fait une relative séparation des sources d'azote exploitées par la graminée et la légumineuse (séparation de niche). La quantité prélevée en association (sol+atmosphère) est ainsi supérieure à une graminée pure (sol seul) ou à une légumineuse pure (sol en priorité, puis atmosphère). L'accumulation d'azote par une association céréale-pois par exemple est en moyenne 30% supérieure à celle obtenue en culture pure (Corre-Hellou et al., 2006). Cette meilleure utilisation des ressources en N est souvent considérée comme l'explication principale aux gains de rendement des associations.

En situation de faible disponibilité en azote, une conséquence directe de cette complémentarité de niche pour la graminée est l'accès à une plus grande quantité d'azote minéral par plante par rapport à une culture pure où elle serait en concurrence avec elle-même. Ce phénomène serait le principal responsable de la meilleure nutrition azotée de la graminée, et pour les céréales de la meilleure teneur en azote des grains, des associations d'annuelles (Justes et al., 2009) et des associations pérennes en année d'implantation (Ta et Farris, 1987). Ceci conduit à une réduction de stress azoté et une augmentation de la RUE (eq. 1) de la graminée dans le couvert végétal (Nassiri, 1998).

Il résulte également de la complémentarité dans l'utilisation des sources d'N, que la quantité d'N fixé en association est moins déterminée par la disponibilité en N du sol (qui affecte principalement la

graminée) que par la capacité de croissance de la légumineuse (qui pilote la demande en N atmosphérique). Les effets de compétition exercés par la graminée pour la lumière et l'eau jouent ici à plein via la réduction du potentiel de croissance de la légumineuse (effets sur le PAR intercepté) et sa réalisation effective en biomasse (effets sur RUE_{leg}). Plus la biomasse de légumineuse est limitée, plus l'entrée d'azote par fixation est faible (Ledgard et Steele, 1991). A ce titre, tout effet favorisant à l'excès la dominance de la graminée tend à réduire la complémentarité pour l'N entre espèces puisqu'elle réduit la quantité d'N fixé.

4-2. Des transferts d'azote de la légumineuse vers la graminée

Des transferts directs et indirects d'azote de la légumineuse à la graminée peuvent se combiner aux effets de niche pour améliorer la nutrition azotée et la croissance de la graminée (Jensen, 1996b). Ces transferts proviennent essentiellement de la rhizodéposition azotée de la légumineuse, composée majoritairement d'exsudats de composés solubles (acides aminés, protéines, hormones excrétées par les racines) et du recyclage -via le cycle de l'azote et la minéralisation par les microorganismes du sol - des racines et des nodosités sénescentes (Wichern et al., 2008 ; Fustec et al., 2010). Ainsi, la part de l'azote de la graminée issu de la légumineuse peut atteindre 50% de l'azote de la graminée dans les associations ray-grass - trèfle blanc (Hogh-Jensen et Schjoerring, 2000) et 15% dans les associations pois-orge (Jensen, 1996b). Mahieu et al. (2007) indiquent que les rhizodépôts peuvent représenter jusqu'à 30% de l'azote d'un plant de pois en plein champ ; ces valeurs peuvent atteindre 40% chez le trèfle blanc (Hogh-Jensen and Schjoerring, 2001). Les deux fractions constitutives contribuent à enrichir le *pool* azoté du sol de manière non négligeable mais avec des dynamiques de disponibilité différentes pour la graminée (quasi-immédiates pour les exsudats ; sur le moyen à long terme pour les résidus). La part des deux mécanismes de transfert pourrait varier avec l'espèce de légumineuse considérée : la part des exsudats pourrait représenter jusqu'à 20% de l'N transféré pour le trèfle blanc, mais être nettement plus faible pour la luzerne (Dubach et Russel, 1994) et négligeable pour le lotier (Ta et Farris, 1987). La sénescence des racines et nodosités représente la part la plus importante du transfert sur l'ensemble du cycle de culture. Le processus de minéralisation dont la sénescence dépend pour libérer de l'azote minéral est fortement dépendant de la température, de la disponibilité en eau du sol et de la composition des résidus libérés. La réunion de ces conditions environnementales et de la présence d'une quantité significative de résidus racinaires fait que ce mode de transfert agit principalement sur la nutrition azotée de la graminée à partir de la deuxième année de culture pour les associations pérennes (Ta et Farris, 1987 ; Marriott et Haystead, 1993). Les quantités d'N libérées par les résidus de légumineuse suivent une cinétique en deux phases typiques avec dans un premier temps une dégradation rapide (50% approximativement d'N des résidus libéré la première année) suivie d'une phase de dégradation plus lente qui s'étale sur de nombreuses années (Fillery, 2001).

Pour les associations pâturées, un mode supplémentaire de transfert, qui concerne les parties aériennes consommées, intervient via les fèces de l'animal. Une faible proportion de l'azote ingéré (5 à 20%) contribue effectivement à la production animale, le reste retournant à l'association majoritairement sous forme d'urines (Fillery, 2001). Pour une association trèfle blanc – ray-grass anglais soumise à un pâturage intensif, Ledgard (1991) a mesuré que le transfert via l'animal représentait environ 20% de l'N fixé par la légumineuse (60 kg d'N.ha⁻¹.an⁻¹), contre environ 25% pour la rhizodéposition (70 kg d'N.ha⁻¹.an⁻¹) dans une prairie implantée depuis 1 an.

4-3. Impact de la fixation sur la biodisponibilité d'autres éléments

La rhizodéposition est source d'azote, mais aussi de carbone et d'autres éléments essentiels pour l'activité biologique du sol, en particulier au niveau de la rhizosphère. Les communautés microbiennes peuvent ainsi être différentes en peuplement mono- et pluri-spécifique (Wang et al., 2007). En plus des interactions positives relatives à l'azote, certains processus rhizosphériques facilitent l'acquisition de microéléments tels que le fer dans les associations céréale-protéagineux (Bais et al., 2006 ; Gunes et al., 2007). Ces processus rhizosphériques commencent à être compris dans le cas de P (Li et al.,

2007), à la fois en ce qui concerne les formes organique et minérale de P du sol, sujettes à des phénomènes de complémentarité de niche et de facilitation (Li et al., 2004 et 2008). Dans le cas des formes de P minéral, la facilitation céréale-légumineuse peut résulter de l'acidification accrue de la rhizosphère, qui se produit en conséquence de la fixation symbiotique de N chez la légumineuse, susceptible d'augmenter la biodisponibilité de P pour la céréale associée (Li et al., 2008).

4-4. La recherche d'un équilibre dynamique

Sur le long terme, la résultante des effets de compétition et de facilitation ne conduit pas à une situation d'équilibre unique avec une proportion fixe de graminées et de légumineuses entre années ou au cours d'une l'année. Les caractéristiques morphologiques et physiologiques des deux types leur permettent d'être à leur maximum de performance dans des conditions de milieu et de conduite de la culture différentes. Les processus de fixation et de transfert d'N agissent par ailleurs sur le milieu en modifiant la fertilité azotée du sol, réalisant ainsi un couplage entre la dynamique de la végétation et son effet sur le milieu. Pour l'association la plus étudiée, l'association trèfle blanc – ray-grass anglais en zone tempérée humide, il apparaît ainsi très clairement un équilibre cyclique en relation directe avec la disponibilité en azote du sol (Turkington et Harper, 1979 ; Hartwig, 1998 ; Soussana et Tallec, 2009). En situation de faible disponibilité en N, la croissance de la graminée est réduite et la légumineuse prend le dessus dans la compétition pour la lumière et la production de biomasse en assurant notamment sa croissance par la fixation d'N atmosphérique. Avec le temps, l'effet d'une forte proportion de légumineuses augmente la disponibilité en N au niveau du sol. Ces nouvelles conditions sont plus favorables au ray-grass qui reprend le dessus dans la compétition pour la lumière et la production de biomasse (Figure 4). Au cours de cette nouvelle phase, la graminée tend à épuiser l'N minéral disponible jusqu'à de nouveau se trouver dominée par la légumineuse. La succession des cycles et la pérennité de l'association sont dans ce cas assurées par l'hétérogénéité de milieu produite par le pâturage et par les capacités de colonisation et de repli des partenaires dans les zones qui leur sont les plus favorables (Schwinning et Pearson, 1996ab ; Frame et Laidlaw, 2005). Au-delà de l'exemple, c'est la nature dynamique de l'équilibre des associations qu'il convient de souligner et l'importance de prévenir l'exclusion de l'espèce dominée dans les conditions qui lui sont le plus défavorables, sachant que ces conditions sont appelées à évoluer au cours du temps.

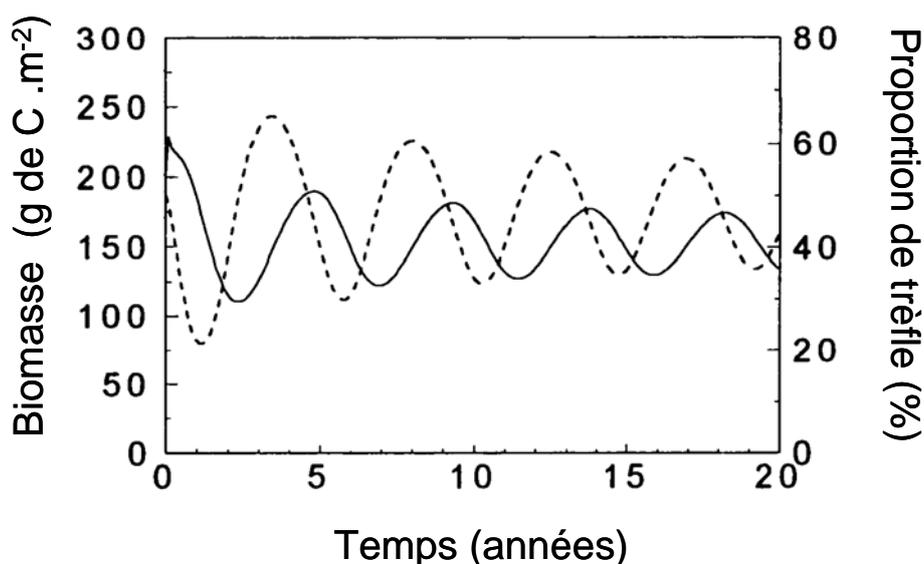


Figure 4 : Evolution au cours du temps de la biomasse totale (ligne solide) et de la proportion de trèfle (pointillés) simulées pour une association trèfle blanc – ray-grass anglais pâturée en situation où l'azote est le principal facteur limitant la production (d'après Schwinning et Pearson, 1996b).

5- Optimiser la complémentarité et la stabilité : quels moyens d'actions ?

5-1. Choix d'espèces et de variétés

Ces dernières décennies beaucoup de connaissances ont été produites sur les déterminants de la coexistence des espèces et des génotypes dans les communautés végétales (Tilman, 1982 ; Barot, 2004). Une grande expertise a également été accumulée pour définir les conditions de milieu les plus favorables à la production des différentes espèces de graminées (Peeters, 2004) et de légumineuses (Scott et al., 1989 ; Frame, 2001). La formulation d'associations productives et stables pour un contexte pédoclimatique donné demeure cependant un problème épineux. Le choix d'espèce est souvent contraint par le type de production visé (grain, fourrage déshydraté), et même lorsque les degrés de liberté sont plus importants (biomasse fourragère et bioénergies) un certain empirisme prévaut pour pallier le déficit de connaissances que l'on a sur les caractéristiques précises du milieu (ressource limitante, hétérogénéité) et ses conséquences sur les interactions entre espèces (Harris, 2001). L'utilisation pour les prairies de mélanges plurispécifiques versatiles au sein desquels le milieu « trie » les espèces les mieux adaptées remplit cette fonction *a minima*, sans garantie de s'approcher d'un optimum de production et de valorisation de la présence de légumineuses. Pourtant, les bases écologiques et physiologiques des interactions entre espèces présentées ci-dessus permettent de dégager certaines règles d'assemblage :

- i) le maximum de production est atteint en choisissant les espèces maximisant l'interception et l'utilisation des ressources dans l'espace et dans le temps. Tirer bénéfice de l'association par rapport à la culture pure de ses constituants c'est alors élargir les ressources accessibles et maximiser leur complémentarité d'utilisation (décalage des cycles et meilleure interception globale de lumière ; séparation de niche pour l'N, facilitation pour N et P ; profondeurs d'enracinement complémentaires...)
- ii) le maintien d'un équilibre dans le temps pour les cultures pérennes passe par un contrôle des compétitions de type asymétrique qui mènent à l'exclusion de l'espèce dominée (limiter la mortalité induite par la compétition) et/ou par l'utilisation d'espèces capables de reconquérir le terrain perdu après avoir été dominées (reproduction végétative / sexuée).

Deux types d'associations pérennes satisfont à ces contraintes et ont régulièrement été reportés comme pouvant produire de bons résultats (Forde et al., 1989 ; Jones et Carter, 1989) : i) celles associant, pour contrebalancer la moindre compétitivité de la légumineuse pour les ressources du sol, une légumineuse à système pivotant puissant (luzerne, lupin, lotier...) et une graminée à système racinaire plus superficiel (complémentarité dans la profondeur d'enracinement surtout valorisée dans les milieux où la disponibilité en eau est une préoccupation) et ii) celles associant une légumineuse à forte capacité de colonisation et à forte pérennité (trèfle blanc, trèfle souterrain...) à une graminée à capacité de colonisation limitées pour contrebalancer un déséquilibre dans le partage de lumière en faveur de la graminée. Lorsqu'ils sont identifiés, le choix d'espèce peut également intégrer le bénéfice de certains caractères spécifiques qui affectent la complémentarité des partenaires. Le choix du lupin blanc par exemple, qui forme des structures racinaires particulières (racines en cluster) capables par acidification et exsudation de citrate d'augmenter la disponibilité en P dans sa rhizosphère, peut améliorer la biodisponibilité de P pour son partenaire (Cu et al., 2005).

Le choix variétal est un second levier d'action pour affiner la complémentarité qui relève d'un ensemble de caractères variables génétiquement au sein de l'espèce et qui modulent l'accès aux différentes ressources. Dans le cas du trèfle blanc par exemple, où la compétition pour la lumière avec la graminée est un élément clé de la production et du maintien de l'association (§4.4), la longueur maximale du pétiole (compétition verticale pour la lumière) et la taille des folioles (vitesse de mise en place du LAI) ont fait l'objet de sélection (Annicchiarico, 2003). Ils permettent de différencier les variétés adaptées à des graminées de stature importante (type géant ou ladino) et à des récoltes peu fréquentes de celles

adaptées à des graminées de faible hauteur et à des exploitations fréquentes (type hollandicum, voire nain) (Davies, 2001). Toujours pour cette espèce, l'amélioration de l'activité fixatrice (Frame et Laidlaw, 2005) et l'exploitation de la diversité des traits racinaires pour l'utilisation de l'azote minéral (Griffith et al., 2000) ont donné lieu à peu de résultats au niveau agronomique pour améliorer la complémentarité pour l'azote. A l'exception d'associations historiquement très étudiées ou ayant fait l'objet de plus d'efforts de sélection (ex : trèfle blanc – ray-grass, pois - blé), l'information sur les caractères d'importance pour guider le choix d'association est cependant rarement disponible au niveau des variétés. Le processus de sélection s'effectue en effet en culture pure et en conditions non limitantes de croissance.

5-2. Fertilisation

La compréhension du fonctionnement des associations permet par ailleurs d'identifier des leviers pertinents pour orienter les performances des associations vers différents objectifs de production. La fertilisation azotée, en modulant la complémentarité graminée-légumineuse, en est un élément clé. Des associations céréale-légumineuse cultivées sans N permettent de produire autant voire plus que la moyenne des cultures pures conduites conventionnellement (céréales fertilisées à l'optimum). La fertilisation N à faible dose peut être toutefois intéressante pour influencer la proportion de céréale dans le rendement. Une forte disponibilité en N minéral favorise le statut N de la graminée et sa compétitivité pour la lumière au détriment de la légumineuse. Dans des cultures associées fertilisées pendant la phase croissance végétative, Naudin et al. (2010) rapportent que la contribution du blé au « rendement en grains » passe de 49% à 62% en fertilisant. La contribution en biomasse passe dans le même temps de 50% à 80% en fin d'hiver, pour décroître au printemps, avant d'augmenter de nouveau en fin de culture. Un apport d'azote accroît les écarts de dynamique de croissance entre espèces en défaveur de la légumineuse et tend à réduire la complémentarité entre espèces puisqu'il réduit la quantité d'N fixée. L'effet d'un apport d'N varie enfin en fonction du stade phénologique des deux espèces et des rapports de biomasse (i.e. des capacités de prélèvement de chacune pour l'N minéral) entre les deux espèces avant l'apport (Naudin et al., 2010). Sur les associations pérennes, une application tactique de fertilisant (faible apport en début de printemps) peut améliorer la production printanière de graminées avec des conséquences limitées sur la production de la légumineuse si celle-ci est bien implantée en sortie d'hiver (Frame, 2001). Dans tous les cas, une telle fertilisation tend à amoindrir la performance environnementale de la culture associée en adossant sa performance agronomique à davantage d'intrants (engrais de synthèse, carburant).

5-3. Fréquence, intensité et période de défoliation des associations pérennes

Le mode d'exploitation des associations pérennes consiste en une succession de cycles défoliation-repousse visant à récolter la biomasse aérienne. La quantification des effets de la défoliation sur la végétation nécessite de définir trois paramètres (Harris, 1978) : la fréquence (i.e. l'intervalle de temps entre deux défoliations successives), l'intensité (pourcentage de prélèvement de la surface foliaire et des points de croissance ; uniformité dans le prélèvement) et le timing de la défoliation vis-à-vis du stade de développement des plantes (concordance avec des stades critiques ; état des réserves azotées et carbonées). Ces paramètres dépendent étroitement des agents utilisés pour la défoliation : espèce animale en système pâturé et hauteur de la barre de coupe en fauche. La gestion raisonnée de ces paramètres de défoliation permet dans une large mesure d'influencer la production et l'équilibre des espèces associées.

De manière très générale, un maximum de production est observé lorsque la fréquence de défoliation est telle que la récolte intervient alors que le taux de croissance de l'association commence à ralentir après sa phase de croissance maximale et que l'intensité de défoliation laisse les plantes dans un état (surface résiduelle, nombre de points de croissance, réserves) leur permettant de repartir aussi vite que possible au taux de croissance maximal (Harris, 1978). De telles règles de gestion au niveau du couvert

ne considèrent cependant pas les décalages de phénologie (§2.1) et les réponses spécifiques des graminées et légumineuses à la défoliation (§2.2). Parmi ces dernières, celles à port érigé en particulier (luzerne, trèfle violet...) exigent des précautions particulières pour respecter un délai de remise en place de leur potentiel de croissance végétatif sous peine de rapidement décliner dans l'association. Pour ces raisons, ces espèces sont le plus souvent exploitées en fauche (contrôle de la défoliation plus aisé) ou en système pâturé visant à reproduire ces conditions (fort stockage sur une faible durée et avec une faible fréquence, Chamblee et Collins, 1988). Une variabilité existe aussi dans la susceptibilité à la défoliation des graminées. La longueur et le positionnement des zones de croissance varient (Gastal et al., 2010), de même que les conditions et le synchronisme de mise à fleur qui marquent le début de la montaison des apex au-dessus du sol. Les graminées les moins adaptées (fétuque élevée, certains cultivars de ray-grass d'Italie...) peuvent à l'inverse se retrouver désavantagées par rapport aux légumineuses stolonifères ou rhizomateuses en situation d'exploitation intensive (Harris, 1978). Au total, l'orientation des effets en faveur de l'un des partenaires revient à caler les paramètres de la défoliation sur les exigences spécifiques de ce dernier. En système pâturé, outre l'aspect mécanique du prélèvement il faut également gérer la sélectivité de l'animal en faveur des légumineuses qui tend à désavantager cette composante de l'association (Haynes, 1980; Davies, 2001).

La gestion de ces « perturbations » dans les cycles de croissance a évidemment une forte interaction avec les relations de compétition et de facilitation qui ont pris au cours des repousses. La fréquence et l'intensité de défoliation conditionnent par exemple directement la durée et l'intensité de la compétition pour la lumière (Haynes, 1980). L'espèce dominante dans cette compétition asymétrique peut rapidement exclure la seconde si les intervalles sont trop longs. A cet égard, la défoliation ne constitue cependant pas nécessairement une remise à plat des chances de chacun. Avise (1996) montre par exemple sur luzerne que la constitution de réserves est liée à l'accès à la lumière et que les vitesses de redémarrage des dominés (et leur compétitivité) sont réduites lorsque les réserves sont faibles. L'influence du mode d'exploitation sur l'équilibre entre espèces interagit aussi avec la complémentarité des espèces pour l'azote et la gestion de la fertilité sur le long terme. Un objectif de 30% de légumineuses dans les associations pâturées est généralement recommandé pour tirer un maximum de bénéfices de la présence de légumineuses (Thomas, 1992). En fauche, une proportion plus forte (au moins 50%) serait nécessaire pour compenser le moindre recyclage de l'azote (généralement pas de restitution des parties aériennes ingérées *ex situ* par l'animal).

Conclusions et perspectives

Dans le contexte actuel de la promotion d'une agriculture qui soit à la fois productive et respectueuse de l'environnement, l'introduction dans les systèmes de culture d'associations graminées-légumineuses représente à la fois une opportunité et un challenge. Ces deux types d'espèces ont en effet des complémentarités évidentes dont on peut tirer avantage, mais elles se trouvent à des stades de succession différents dans l'évolution des communautés naturelles, les légumineuses « pionnières » tendant à précéder les graminées, herbacées parmi les plus vigoureuses (Tothill, 1978). La tendance au déséquilibre est donc forte lorsqu'on les associe, et elle est même renforcée en situation productive où une compétition asymétrique pour la lumière domine les interactions entre plantes. Le rôle des pratiques culturales apparaît donc central pour maîtriser la dynamique des espèces et satisfaire aux exigences de rentabilité, de qualité et de productivité en vigueur. L'enjeu pour la recherche est aujourd'hui de produire le matériel végétal, les indicateurs de fonctionnement et les règles de décisions pour une gestion des cultures qui réponde aux attentes et contextes de production variés dans lesquels peuvent s'inscrire les associations (§1). L'expérience que l'on a de ces systèmes est cependant récente d'un point de vue agronomique, porte sur un nombre limité de cas et reste encore largement empirique. De nombreuses zones d'ombre persistent sur lesquelles des progrès sont nécessaires :

- i) Une meilleure connaissance du matériel végétal disponible dans son comportement en association et l'identification de règles d'assemblage en fonction du milieu sont des points prioritaires sur lesquels avancer. Pour pallier ce déficit, des travaux sont en cours pour évaluer différentes combinaisons variétales de graminées et de légumineuses (programmes Casdar 2009-2011 sur les associations céréales - légumineuses et ExpoLeg 2010-2013 pour les fourragères). Le développement de programmes de sélection pour l'aptitude à l'association des partenaires est également envisagé.
- ii) Améliorer la compréhension du fonctionnement des associations, et notamment élucider le couplage entre l'évolution de la végétation, ses effets sur le milieu et les conséquences sur l'apparition d'équilibres constitue également un point critique. L'exemple de l'association trèfle blanc - ray-grass anglais en relation avec l'azote (§3.4) est l'exception et non la règle. La compréhension pour d'autres groupes de légumineuses (faible propagation végétative, morphologies aériennes et racinaires différentes) et pour des interactions multiples entre ressources (azote, lumière, eau, phosphore...) ou avec le développement de maladies restent l'objet de nombreux travaux, tant pour les annuelles que pour les pérennes.
- iii) Enfin, pour l'aide à la décision, le développement d'indicateurs de fonctionnement (ex : statut azoté) et de performance environnementale adaptés aux associations est indispensable. L'intégration des connaissances par la modélisation (modèles de culture, modèles d'action) a également un rôle à jouer.

Références bibliographiques

Aykroyd W.R., Doughty J., 1982. Legumes in human nutrition. Rome, Italy, FAO.

Annicchiarico P., 2003. Breeding white clover for increased ability to compete with associated grasses. *Journal of Agricultural Science* 140, 255-266.

Avice J.-C., 1996. Mobilisation of N and C reserves in *Medicago sativa* L.: study by ¹⁵N and ¹³C labelling, characterisation of taproot storage protein and relationships with the regrowth capacity following defoliation. PhD Thesis, Université de Caen.

Bais H.P., Weir T.L., Perry L.G., Gilroy S., Vivanco J.M., 2006. The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. *Annual Reviews in Plant Biology* 57, 233-266.

Barot S., 2004. Mechanisms promoting plant coexistence: can all the proposed processes be reconciled? *Oikos* 106, 185-192.

Blaser R.E., Skrdla W.H., Taylor T.H., 1952. Ecological and physiological factors in compounding forage seed mixtures. *Advance in Agronomy* 4, 179-219.

Bousseau D., 2009. Associations céréales-légumineuses et mélanges de variétés de blé tendre : point de vue agronomique et pratique d'une coopérative. *Innovations Agronomiques* 7, 129-137.

Brisson N., Launay M., Mary B., Beaudoin N., 2008. Conceptual basis, formalisations and parameterisation of the STICS crop model. Quae Ed, Versailles, France, 297 p.

Capitaine M., Pelletier P., Hubert F., 2008. Les prairies multispécifiques en France: histoire, réalités et valeurs attendues. *Fourrages* 194, 123-136.

Carvell C., Meek W.R., Pywell R.F., Goulson D., Nowakowski M., 2007. Comparing the efficacy of agri-environment schemes to enhance bumble bee abundance and diversity in arable field margins. *J. Appl. Ecol.* 44, 29-40.

Chamblee D.S., Collins M., 1988. Relationships with other species in a mixture. In : Hanson et al. (Ed.) *Alfalfa and alfalfa improvement*. pp 439-461.

Chazal P., Dumont R., 1954. La nécessaire révolution fourragère et l'expérience lyonnaise. *Journal de la France agricole*, Paris, 150 p.

- Clark E.A., 2001. Diversity and stability in humid temperate pastures. In: Tow P.G., Lazenby A. (Eds), Competition and succession in pastures. CABI Publishing. pp 103-118.
- Collins R. P., Fothergill M., MacDuff J.H., Puzio S., 2003. Morphological compatibility of white clover and perennial ryegrass cultivars grown under two nitrate levels in flowing solution culture. *Ann Bot* 92, 247-258.
- Corre-Hellou G., Fustec J., Crozat Y., 2006. Interspecific competition for soil N and its interaction with N₂ fixation, leaf expansion and crop growth in pea-barley intercrops. *Plant and Soil* 282, 195-208.
- Corre-Hellou G., Dibet A., Hauggaard-Nielsen H., Crozat Y., Gooding M., Ambus P., Dahlmann C., von Fragstein P., Pristeri A., Monti M., Jensen E.S., 2010. Competitive ability of pea-barley intercrops against weeds and interactions with crop productivity and soil N acquisition. *Field Crops Research*, sous presse.
- Cu S.T.T., Hutson J., Schuller K.A., 2005. Mixed culture of wheat with white lupin (*Lupinus albus* L.) improves the growth and phosphorus nutrition of the wheat. *Plant and Soil* 272, 143-151.
- Davies A. 2001. Competition between grasses and legumes in established pastures. In: Tow P.G., Lazenby A. (Eds), Competition and succession in pastures. CABI Publishing. pp 63-83.
- Dubach M., Russelle M.P., 1994. Forage Legume Roots and Nodules and Their Role in Nitrogen Transfer. *Agron J* 86, 259-266.
- Durand J.-L., Gonzalez-Dugo V., Gastal F., 2010. How much do water deficits alter the nitrogen nutrition status of forage crops? *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 88, 231-243.
- Fillery I.R.P., 2001. The fate of biologically fixed nitrogen in legume-based dryland farming systems: a review. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 41, 361-381.
- Forde M.B., Hay M.J.M., Brock J.L., 1989. Development and growth characteristics of temperate perennial legumes. In: G. C. Marten et al. (Eds) Persistence of forage legumes. American society of Agronomy. pp 91-110.
- Frame J., 2005. Forage legumes for temperate grasslands. FAO, Science Publishers. Hamilton, New Zealand, 309 p.
- Frame J., Laidlaw A., 2005. Prospects for temperate forage legumes. In: S. G. Reynolds and J. Frame (Eds) Grasslands: development, opportunities, perspectives.. Rome, Italy, FAO, pp 1-28.
- Fustec J., Lesuffleur F., Mahieu S., Cliquet J-B., 2010. Nitrogen rhizodeposition of legumes. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 30, 57-66.
- Gastal F., Dawson L., Thornton B., 2010. Responses of plant traits of four grasses from contrasting habitats to defoliation and N supply. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 88, 245-258.
- Gate P., 1995. Ecophysiologie du blé, de la plante à la culture. Lavoisier, Tec and Doc, Paris, 430p.
- Gonzales-Dugo V., Durand J. L., Gastal F., 2010. Water deficit and nitrogen nutrition of crops. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 30, 529-544.
- Griffith G. S., Cresswell A., Jones S., Allen D.K.. 2000. The nitrogen handling characteristics of white clover (*Trifolium repens* L.) cultivars and a perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) cultivar. *J. Exp. Bot.* 51, 1879-1892.
- Gunes A., Bagci E.G., Inal A., 2007. Interspecific facilitative root interactions and rhizosphere effects on phosphorus and iron nutrition between mixed grown chickpea and barley. *Journal of Plant Nutrition* 30, 1455-1469.
- Harris W., 1979. Defoliation as a determinant of the growth, persistence and composition of pasture. In: J. R. Wilson (Ed) Plant relations in pastures.. East Melbourne, CSIRO. pp 67-85.
- Harris W., 2001. Formulation of pasture seed mixtures with reference to competition and succession in pastures. In: P. G. Tow and A. Lazenby (Eds) Competition and succession in pastures., CABI Publishing. pp 149-174.
- Hartwig U.A., 1998. The regulation of symbiotic N₂ fixation: a conceptual model of N feedback from the ecosystem to the gene expression level. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1, 92-120.

- Haynes R.J., 1980. Competitive aspects of the grass-legume association. *Adv Agron* 33, 227-261.
- Hervieu B., 2002. Multi-functionality: a conceptual framework for a new organisation of research and development on grasslands and livestock systems. In: J.L. Durand et al. (Eds.), *Multi-function grasslands. Quality forages, animal products and landscapes*. 19th General meeting of the EGF, pp 1-2.
- Hinsinger P., 2001. Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: a review. *Plant and Soil* 237, 173-95.
- Høgh-Jensen H., Schjoerring J.K., 2001. Rhizodeposition of nitrogen by red clover, white clover and ryegrass leys. *Soil Biol Biochem* 33, 439-448.
- Huyghe C., 2005. Prairies et cultures fourragères en France. Entre logiques de production et enjeux territoriaux. INRA Editions, Paris, 202 p.
- Jackson R.B., Sperry J.S., Dawson T.E., 2000. Root water uptake and transport: using physiological processes in global predictions. *Trends in Plant Science* 5, 482-488.
- Jayasundara H.P.S., Thomson B.D., Tang C., 1998. Responses of cool season grain legumes to soil abiotic stresses *Advances in Agronomy* 63, 77-151.
- Jensen E.S., 1996a. Grain yield, symbiotic N₂ fixation and interspecific competition for inorganic N in pea-barley intercrops. *Plant Soil* 182, 25-38.
- Jensen E.S., 1996b. Barley uptake of N deposited in the rhizosphere of associated field pea. *Soil Biology & Biochemistry* 28, 159-168.
- Jones R.M., Carter E.D., 1989. Demography of pasture legumes. In: Marten G. C. et. al. (Eds) *Persistence of forage legumes*. Madison, Wisconsin, American Society of Agronomy. pp 139-158.
- Justes E., Bedoussac L., Prieur L., 2009. Est-il possible d'améliorer le rendement et la teneur en protéines du blé en agriculture biologique au moyen de cultures intermédiaires ou de cultures associées ? *Innovations Agronomiques* 4, 165-176.
- Keddy, P. A., 2001. *Competition*. 2nd Edition, Kluwer Academic Publishers. 559 p.
- Lauenroth K., Dodd J.L., 1979. Response of native grassland legumes to water and nitrogen treatments. *J. Range Manage.* 32, 292-294.
- Lecomte C., 1989. Seuils de sensibilité au gel hivernal en grandes cultures. Le gel en agriculture. Séminaire des 21-22 nov. 1989, Paris. INRA, Commission d'Agrométéorologie, Riou C., pp 83-99.
- Lecomte C., Giraud A., Aubert V., 2003. Testing a predicting model for frost resistance of winter wheat in natural conditions. *Agronomie* 23, 51-66.
- Ledgard S.F., 1991. Transfer of fixed nitrogen from white clover to associated grasses in swards grazed by dairy cows, estimated using N dilution methods. *Plant and Soil* 131, 215-223.
- Ledgard S.F., Steele K.W., 1992. Biological nitrogen fixation in mixed legume/grass pastures. *Plant and Soil* 141, 137-153.
- Lemaire G., 1995. Ecophysiological approaches to intercropping. In: H. Sinoquet and P. Cruz. (Eds). *Ecophysiology of tropical intercropping*. INRA Editions, Paris : 9-25.
- Li S.M., Li L., Zhang F.S., Tang C., 2004. Acid phosphatase role in chickpea/maize intercropping. *Annals of Botany* 94, 297-303.
- Li L., Li S.M., Sun J.H., Zhou L.L., Bao X.G., Zhang H.G., Zhang F.S., 2007. Diversity enhances agricultural productivity via rhizosphere phosphorus facilitation on phosphorus-deficient soils. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 104, 11192-11196.
- Li H., Shen J., Zhang F., Clairotte M., Drevon J.J., Le Cadre E., Hinsinger P., 2008. Dynamics of phosphorus fractions in the rhizosphere of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and durum wheat (*Triticum turgidum durum* L.) grown in monocropping and intercropping systems. *Plant and Soil* 312, 139-150.
- Louarn G., Chenu K., Fournier C., Andrieu B., Giauffret C., 2008. Relative contributions of light interception and radiation use efficiency to the reduction of maize productivity under cold temperatures. *Functional Plant Biology* 35, 885-899.

- Mahieu S., Fustec J., Faure M-L., Corre-Hellou G., Crozat Y., 2007. Comparison of two N-15 labelling Methods for assessing nitrogen rhizodeposition of pea. *Plant and Soil* 295, 193-205.
- Maire V., Gross N., Da Silveira Pontes L., Picon-Cochard C., Soussana J.F., 2009. Trade-off between root nitrogen acquisition and shoot nitrogen utilization across 13 co-occurring pasture grass species. *Functional Ecology* 23, 668-679.
- Malézieux E., Crozat Y., Dupraz C., Laurans M., Makowski D., Ozier-Lafontaine H., Rapidel B., de Tournonnet S., Valantin-Morison M., 2009. Mixing plant species in cropping systems: concepts, tools and models. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 29, 43-62.
- Marriot C., Haystead A., 1993. Nitrogen fixation and transfer. In: A. Davies, R. D. Baker, S. A. Grant and A. Laidlaw (Eds). *Sward Measurement Handbook*. Reading, The British Grassland Society. pp 245-264.
- Mazoyer M., Roudard L., 1997. *Histoire des agricultures du monde. Du néolithique à la crise contemporaine*. Paris, Le Seuil.
- Nassiri M., 1998. *Modelling interactions in grass-clover mixtures*, PhD Thesis, Wageningen Agricultural University, 165 p.
- Naudin C., Corre-Hellou G., Pineau S., Jeuffroy M.H., 2010. The effect of various dynamics of N availability on winter pea-wheat intercrops: crop growth, N partitioning and symbiotic N₂ fixation. *Field Crops Research* 119, 2-11.
- Ney B., Turc O., 1993. Heat unit based description of the reproductive development of pea (*Pisum sativum* L.). *Crop Sci.* 33, 267-270.
- Ozier-Lafontaine H., Lafolie F., Bruckler L, Tounebize R., Mollier A., 1998. Modelling competition for water in intercrops: theory and comparison with field experiments. *Plant and Soil* 204, 183-201.
- Peeters A., 2004. *Wild and sown grasses – Profiles of temperate species selection: ecology, biodiversity and use*. FAO, Rome. 311 p.
- Protin P.-V., Corre-Hellou G., Naudin C., Trochard R., 2009. Effects of fertilisation practices on the productivity of pastures and of mixtures of cereals and high-protein crops and on the quality of the forage. *Fourrages* 198, 115-130.
- Rhodes I., Stern W.R., 1978. Competition for light. In: J. R. Wilson (Ed), *Plant relations in pasture*. CSIRO, East Melbourne. pp 175-189.
- Salette J., 2006. La révolution fourragère, 50 ans après. La révolution fourragère et l'herbe. *Fourrages*, 188, 417-429.
- Schwinning S., Parsons A.J., 1996a. Analysis of the coexistence mechanisms for grasses and legumes in grazing systems. *Journal of Ecology* 84, 799-813.
- Schwinning S., Parsons A.J., 1996b. Interactions between grasses and legumes: understanding variability in species composition. In: *Legumes in Sustainable Farming Systems*. D. Younnie. British Grassland Society Occasional Symposium 30, 153-163.
- Schwinning S., Weiner J., 1998. Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia* 113, 447-455.
- Scott, D., Hoglund J. H., Crush J.R., Kheogan J.M., 1989. Environmental selection of legumes. In: G. C. Marten et. al., (Eds.) *Persistence of forage legumes*. American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin. pp 205-216.
- Sinoquet H., Caldwell R.M., 1995. Estimation of light capture and partitioning in intercropping systems. In: H. Sinoquet et P. Cruz (Eds), *Ecophysiology of tropical intercropping*. INRA Editions, Paris. pp 79-97.
- Soussana J.-F., Tallec T., 2009. Can we understand and predict the regulation of biological N₂ fixation in grassland ecosystems? *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 88, 197-213.
- Ta T.C., Faris M.A., 1987. Effects of Alfalfa Proportions and Clipping Frequencies on Timothy-Alfalfa Mixtures. II. Nitrogen Fixation and Transfer. *Agron J* 79, 820-824.

- Thomsen M.H., Hauggaard-Nielsen H., 2008. Sustainable bioethanol production combining biorefinery principles using combined raw materials from wheat undersown with clover-grass. *Journal of Industrial Microbiology & Biotechnology* 35, 303-311.
- Thomas R.J., 1992. The role of the legume in the nitrogen cycle of productive and sustainable pastures. *Grass and Forage Science* 47, 133-142.
- Tilman D., 1982. Resource competition and community structure. Princeton, New Jersey, Princeton University Press. 297 p.
- Tothill J.C., 1978. Comparative aspects of the ecology of pastures. In: J. R. Wilson (Ed), *Plant relations in pastures.*, CSIRO, East Melbourne. pp 385-402.
- Turkington R., Harper J.L., 1979. The growth, distribution and neighbour relationships of *Trifolium repens* in a permanent pasture. I. Ordination, pattern, and contact. *Journal of Ecology* 67, 201-218.
- Van Keuren R.W., Matches A.G., 1988. Pasture production and utilization. In: Hanson et al. (Ed.) *Alfalfa and alfalfa improvement.* pp 515-538.
- Vance C.P., Uhde-Stone C., Allan D.L., 2003. Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. *New Phytologist* 157, 423-447.
- Virgile, Ier siècle av JC. *Les Georgiques, chant I.* Paris, Classiques Garnier, 1932.
- Voisin A., 1957. Productivité de l'herbe. Ed. France Agricole, 423 p.
- Voisin A.S., Salon C., Munier-Jolain N.G., Ney B., 2002. Quantitative effects of soil nitrate, growth potential and phenology on symbiotic nitrogen fixation of pea (*Pisum sativum* L.). *Plant and Soil* 243, 31-42.
- Wallace J. S., 1995. Towards a coupled light partitioning and transpiration model for use in intercrops and agroforestry. In: H. Sinoquet et P. Cruz (Eds), *Ecophysiology of tropical intercropping.* INRA Editions, Paris. pp 153-162.
- Wang D., Marschner P., Solaiman Z., Rengel Z., 2007. Growth, P uptake and rhizosphere properties of intercropped wheat and chickpea in soil amended with iron phosphate or phytate. *Soil Biology and Biochemistry* 39, 249-256.
- Werner J., 1992. Physiology of nitrogen-fixing legume nodules: compartments and functions. In: G. S. Stacey, R. H. Burris and H. J. Evans (Eds), *Biological Nitrogen Fixation.* Kluwer Academic Publishers. pp 399-431.
- Wery J., Turc O., Salsac L., 1986. Relationship between growth, nitrogen fixation and assimilation in a legume (*Medicago sativa* L.). *Plant and Soil* 96, 17-29.
- Wichern F., Eberhardt E., Mayer J., Joergensen R.G., Müller T., 2008. Nitrogen rhizodeposition in agricultural crops: Methods, estimates and future prospects. *Soil Biol Biochem* 40, 30-48.
- Willard C.J., 1951. *Forages.* Iowa State College Press, Iowa, USA. pp 431-447.
- Woodcock B.A., Potts S.G., Pilgrim E., Ramsay A., Tscheulin J.T., Parkinson A., Smith R.E.N., Gundrey A.L., Brown V.K., Tallowin J.R., 2007. The potential of grass field margin management for enhancing beetle diversity in intensive livestock farms *Journal of Applied Ecology* 44, 60-69.