



HAL
open science

Dynamique de l'azote dans les associations graminées -légumineuses : quels leviers pour valoriser l'azote fixé ?

Gaëtan Louarn, Lucas Faverjon, Zorica Bijelić, Bernadette Julier

► To cite this version:

Gaëtan Louarn, Lucas Faverjon, Zorica Bijelić, Bernadette Julier. Dynamique de l'azote dans les associations graminées -légumineuses : quels leviers pour valoriser l'azote fixé ?. Fourrages, 2016, 226, pp.135-142. hal-01484832

HAL Id: hal-01484832

<https://hal.science/hal-01484832>

Submitted on 7 Mar 2017

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.

Dynamique de l'azote dans les associations graminées - légumineuses :

quels leviers pour valoriser l'azote fixé ?

Gaëtan Louarn¹, Lucas Faverjon¹, Zorica Bijelić², Bernadette Julier¹

1 : INRA, UR4 URP3F, BP6, F-86600 Lusignan (France) ; gaetan.louarn@lusignan.inra.fr

2 : Institute for Animal husbandry, Autoput 16, Belgrade (Serbie)

Résumé

La composition des associations graminées - légumineuses tout à la fois modifie et résulte du cycle de l'azote. Le choix des constituants a un impact sur les entrées d'azote fixé à l'échelle de la culture, sur les transferts d'azote pendant la durée de l'association, puis sur les reliquats au cours de la rotation.

Le type de légumineuse utilisé a un impact majeur. Certaines (comme la luzerne) conservent pour elle-même l'essentiel de leur azote fixé au sein de tissus pérennes, tandis que d'autres (comme le trèfle blanc) en font bénéficier leur partenaire dans l'association. Les traits majeurs impliqués sont liés à la pérennité et à la composition biochimique des tissus non récoltés (racines, pivot, stolons) qui distinguent fortement les espèces de légumineuses. L'amélioration des plantes pour un usage en association, le choix des variétés et la gestion des couverts (fertilisation/défoliation) sont des leviers majeurs pour ajuster l'équilibre entre constituants des associations. Ils permettent dans une certaine mesure de piloter leur contribution au bilan d'N dans les rotations.

Introduction

Les prairies temporaires ont traditionnellement été semées avec des mélanges d'espèces, en intégrant très généralement au moins une légumineuse et une graminée fourragères. En France, les associations graminées - légumineuses (prises au sens de une ou plusieurs graminées associées à une ou plusieurs légumineuses) constituent une part majoritaire des prairies temporaires. Leur importance n'a cessé de croître depuis la fin des années 80 et l'engagement dans une période « post-Révolution verte » s'orientant vers une production fourragère plus durable et moins gourmande en intrants (CAPITAINE *et al.*, 2008 ; Delaby *et al.*, 2016). Différentes enquêtes et estimations font état d'une proportion comprise entre 50 et 75 % des prairies temporaires occupées par des associations graminées - légumineuses soit près de 2 Mha (SILHOL et DEBRABANT, 2005 ; HUYGHE et DELABY, 2013). A l'échelle du territoire français, la fixation symbiotique par les légumineuses fourragères est aujourd'hui la principale source d'azote fixé entrant dans l'agriculture (0,5 Mt, SCHNEIDER et HUYGHE, 2015) et les prairies d'associations y contribuent pour une part significative (0,07 Mt).

Les atouts et l'essor des associations sont liés à leur potentiel de production et de qualité fourragère atteints avec des apports faibles d'engrais azotés, à la flexibilité offerte dans la gestion et l'adaptation au milieu de ces prairies, et aux fournitures d'azote qu'elles apportent (sans apport d'engrais acheté) à la culture suivante dans la rotation (JULIER *et al.*, 2014 ; JEUFFROY *et al.*, 2015 ; VERTES *et al.*, 2015 ; Cellier *et al.*, 2016). Les services découlant du cycle de l'azote sont ainsi centraux dans les attentes des agriculteurs vis-à-vis des associations. La dynamique de l'azote est également cruciale dans le contrôle de l'équilibre entre les espèces associées, et donc pour ajuster la

gestion de ces cultures (SIMON, 1993 ; LOISEAU *et al.*, 2001). Les associations pérennes expriment en effet une dynamique temporelle de l'équilibre entre espèces marquée, au cours des saisons et entre années. La proportion de légumineuses affecte le cycle de l'azote et explique en partie ces variations d'abondance. Une forte proportion de légumineuses favorise par exemple la croissance subséquente des graminées qui, en retour, peuvent contraindre la croissance des légumineuses et, sous certaines conditions, même les amener à disparaître (FOTHERGILL *et al.*, 1996).

L'objectif de cet article est de faire un état des lieux de ce qui est connu des relations entre espèces associées en lien avec l'azote, de leur impact sur les entrées d'azote fixé à l'échelle de la culture et sur le devenir de cet azote fixé pendant la durée de l'association, puis au cours de la rotation. A cet égard, toutes les combinaisons d'espèces ne réagissent pas de la même façon. Deux cas types (associations à base de trèfle blanc et de luzerne) serviront à l'illustrer.

1. Principales caractéristiques du fonctionnement azoté des associations pérennes

– Un rendement azoté des associations supérieur aux cultures pures

Les associations conduites à des niveaux d'intrants bas à modérés (de 0 à 150 kg N/ha) présentent des rendements fourragers généralement supérieurs à la moyenne des cultures pures (97 % des 31 sites dans un réseau européen) et même supérieurs ou égaux à la meilleure des cultures pures (60 % des 31 sites dans ce même réseau européen ; FINN *et al.*, 2013).

En ce qui concerne le rendement azoté, les tendances sont encore plus tranchées : **l'avantage des associations est systématiquement observé** pour des associations équilibrées (NYFELER *et al.*, 2011 ; SUTER *et al.*, 2015). Ceci tient au fait que les légumineuses ont la capacité de fixer l'azote atmosphérique de l'air par des nodosités racinaires. Cette fonction physiologique, qui est finement régulée en fonction des conditions de milieu en culture pure (réponses à la concentration en nitrates du sol, au stress hydrique... ; HARTWIG, 1998), devient la source quasi exclusive d'azote pour les légumineuses associées avec des graminées, car ces dernières sont plus compétitives pour l'azote minéral du sol et l'absorbent aux dépens de la légumineuse (COLLINS *et al.*, 2003 ; LOUARN *et al.*, 2010). Les légumineuses associées présentent ainsi des taux de fixation symbiotique très élevés, fréquemment plus de 80-85 % de l'azote total absorbé (HARDARSON *et al.*, 1988 ; LOUARN *et al.*, 2015) et jusqu'à pratiquement 100 % dans certains cas (VERTES *et al.*, 1995).

La spécialisation des composantes de l'association pour des sources d'azote différentes donne lieu à une **complémentarité de niche** pour cette ressource et à un rendement azoté plus élevé en association qu'en cultures pures. Cette propriété tend à se retrouver **indépendamment des combinaisons d'espèces et des climats** (SUTER *et al.*, 2015).

– Une quantité d'azote fixé proportionnelle au rendement des légumineuses

Le taux de fixation quasi constant n'implique pas cependant des entrées d'azote fixé constantes dans l'association. **Les légumineuses assurent la fixation symbiotique pour répondre à leurs propres besoins azotés** et pour assurer leur propre croissance. Ces besoins dépendent de la biomasse de légumineuse produite. En effet, comme en culture pure, la concentration en azote de la légumineuse associée (%Nleg) décroît en fonction de la biomasse aérienne de la légumineuse (MSleg) selon une fonction puissance (CRUZ *et Lemaire*, 1985) :

$$\%Nleg = a \times MSleg^{-b}$$

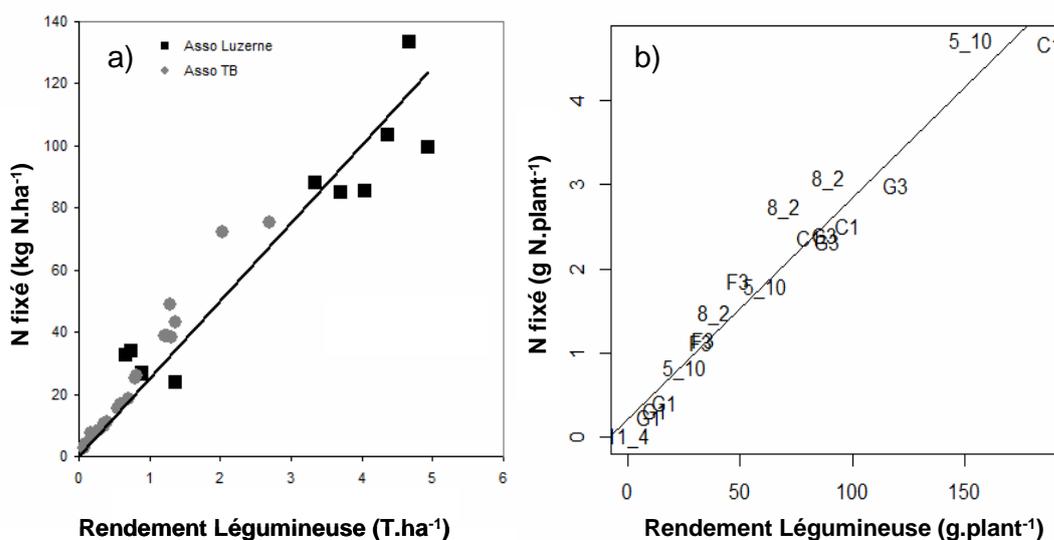
A un stade donné (maturité par rapport à la récolte), ou intégrée sur une année, la concentration en azote de la légumineuse associée est beaucoup moins variable que son niveau de production. Le taux de fixation (Ndfa) étant proche de 1, la quantité d'azote fixé (QNfix), qui résulte du produit de ces trois variables, apparaît quasi proportionnellement liée au rendement en matière sèche de la légumineuse (UNKOVICH *et al.*, 2010) :

$$QNfix = Ndfa \times \%Nleg \times MSleg$$

La figure 1 illustre ce résultat en faisant apparaître pour des associations contrastées (espèces, génotypes, conditions hydriques) **une relation linéaire entre la quantité d'azote fixé et la biomasse de la légumineuse**.

Une expression de la fixation par unité de masse de la légumineuse plutôt que par unité de surface au sol est ainsi utilisée pour comparer la fixation de différentes espèces en association. Des gammes de 24-36 kg N/t pour le trèfle violet, 20-35 kg N/t pour la luzerne ou 25-46 kg N/t pour le trèfle blanc sont rapportées dans la littérature (LOUARN *et al.*, 2010). Des différences variétales faibles mais significatives existent au sein d'une espèce (MAAMOURI *et al.*, 2015 ; figure 1b).

FIGURE 1 – Relation entre la production de biomasse d'une légumineuse associée et sa fixation d'azote pour a) différentes espèces (LOUARN *et al.*, 2015) et b) différents génotypes de luzerne (MAAMOURI *et al.*, 2015).



Le rendement très variable des légumineuses associées dépend de multiples critères (espèce, variété, pédoclimat, proportion au semis...), mais **résulte en premier lieu pour un pédoclimat donné des interactions de compétition avec la graminée** et de l'équilibre qui s'établit entre les composantes. La compétition pour la lumière est à cet égard déterminante. Dans les associations à base de trèfle blanc par exemple, quand l'association atteint un indice foliaire de 3 (fermeture du couvert), c'est l'espèce qui a l'indice foliaire relatif le plus élevé qui devient dominante dans le peuplement (SIMON, 1993). Le développement végétatif de l'espèce dominée est fortement réduit après la fermeture du couvert. Avant d'atteindre ce seuil, ce sont les facteurs du milieu (disponibilité en eau et en azote du sol, température) et les caractéristiques des génotypes contrôlant la vitesse de mise en place de la surface foliaire qui vont affecter l'équilibre. Au total, comme en culture pure (MONTEITH, 1977), la production de biomasse de chacune des espèces associées est proportionnelle au rayonnement photosynthétiquement actif qu'elles interceptent et dépend principalement de leur indice foliaire (BARILLOT *et al.*, 2011 ; LOUARN *et al.*, 2012). En conséquence, **les couverts dans lesquels les légumineuses sont peu développées conduisent à des entrées d'azote fixé faibles ou négligeables**.

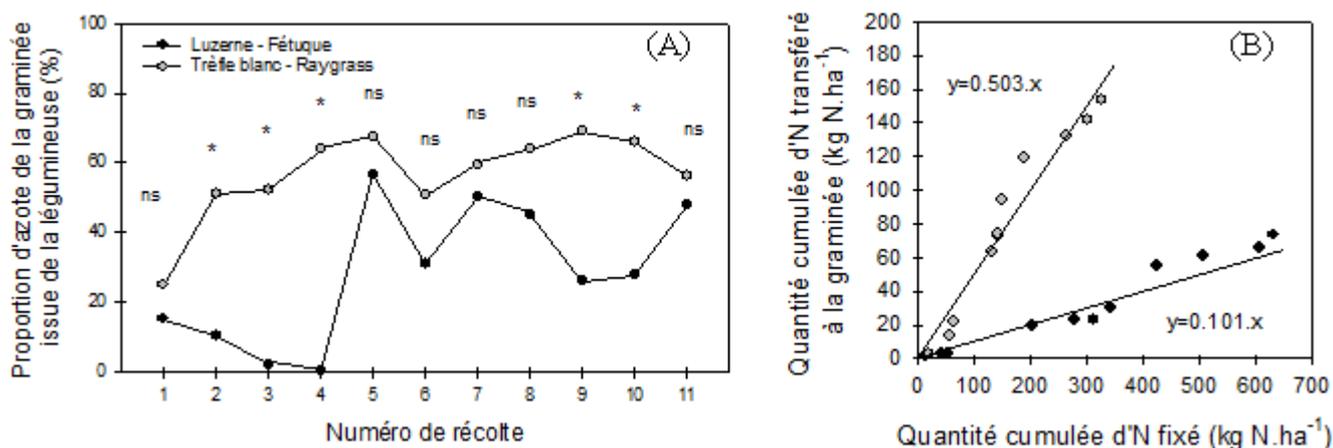
– Des transferts d'azote différents selon les légumineuses

Les bénéfices des associations liés à l'azote résultent certes d'une complémentarité de niche et d'une meilleure utilisation de l'azote du sol et de l'air, mais également **d'un enrichissement progressif du sol en azote** engendré par la présence de la légumineuse et le transfert d'une partie de son azote. On parle d'un effet de **facilitation** vis-à-vis des non-légumineuses (FUSTEC *et al.*, 2010). Une partie de l'azote fixé contribue ainsi à la nutrition azotée des espèces associées. Différentes voies de transfert ont été mises en évidence, mais elles restent difficiles à distinguer *in situ*. Ces transferts proviennent essentiellement de la rhizodéposition et de la sénescence de tissus

aériens non récoltés. Ils comprennent à la fois des exsudats de composés solubles riches en azote (acides aminés, protéines, hormones excrétées par les racines) et du recyclage de tissus sénescents - *via* le cycle de l'azote et la minéralisation par les micro-organismes du sol - des racines, feuilles et nodosités sénescents (JENSEN, 1996 ; WICHERN et al., 2008 ; FUSTEC *et al.*, 2010). Il est à noter que ces **transferts sont bidirectionnels**, c'est-à-dire qu'ils existent de la légumineuse vers la graminée et inversement de la graminée vers la légumineuse (TOMM, 1993). Le flux est cependant plus important dans une direction, résultant en **un transfert net positif de la légumineuse vers la graminée** et expliquant l'effet facilitateur.

Des différences notables sont rapportées dans la littérature concernant le potentiel de transfert d'azote et l'effet facilitateur des légumineuses fourragères pérennes. Ainsi, la part de l'azote de la graminée issue de la légumineuse peut atteindre 40-60 % dans les associations à base de trèfle blanc, 30-50 % dans celles à base de trèfle violet et 10-40 % dans celles à base de luzerne (MALLARINO *et al.*, 1990 ; HEICHEL et HENJUM, 1991 ; HØGH-JENSEN et SCHJOERRING, 2001 ; LOUARN *et al.*, 2015). **Le choix de la légumineuse a plus d'impact sur les transferts d'azote que celui de la graminée** (TA et FARIS, 1987 ; LOUARN *et al.*, 2015). La figure 2 illustre ces différences en comparant le devenir de l'azote fixé dans les associations à base de trèfle blanc et de luzerne. Dans cet essai, les différences de comportement étaient sensiblement les mêmes que l'on choisisse un ray-grass anglais ou une fétuque élevée comme partenaire.

FIGURE 2 – Dans des associations fauchées à base de trèfle blanc et de luzerne : a) comparaison des dynamiques de transfert net d'azote à la graminées et b) de l'efficacité du transfert d'azote fixé. Les coupes 1-3, 4-7 et 8-11 correspondent respectivement aux récoltes des 1^{ère}, 2^e et 3^e années de culture. Les proportions moyennes de légumineuses sont respectivement de 40 % et 75 % sur les 3 ans. Données issues de LOUARN *et al.* (2015).



– Des transferts d'azote variables mais qui augmentent au fil du temps

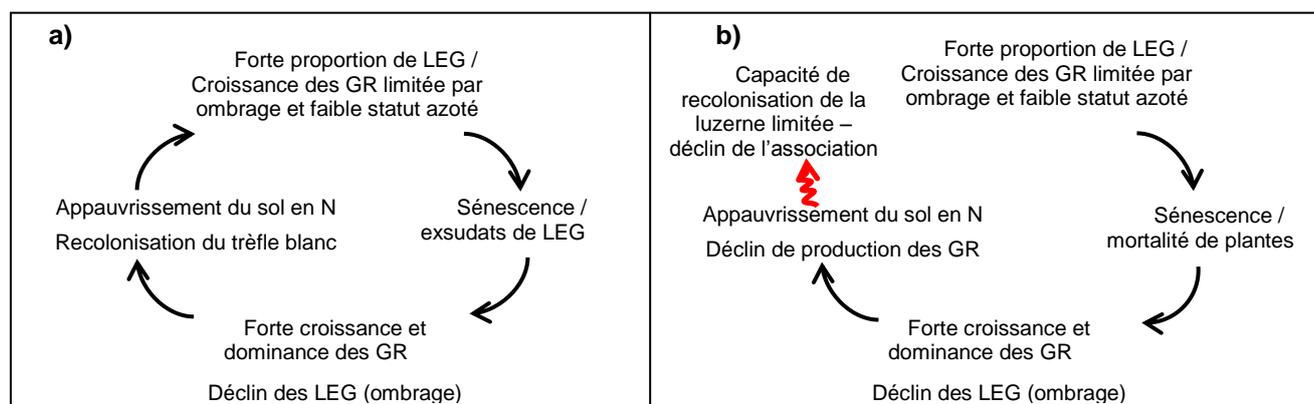
Les quantités d'azote en jeu dans ces transferts aux graminées sont très variables. Des valeurs allant de quelques unités annuelles (TOMM, 1993) à près de 100 kg N/ha/an (ELGERSMA et HASSINK, 1997) sont rapportées selon les situations. Outre le type de légumineuse associée, ces transferts dépendent de l'âge du couvert et de la proportion de légumineuses (MALLARINO *et al.*, 1990 ; HEICHEL et HENJUM, 1991) et du mode d'exploitation.

Comme pour les associations de cultures annuelles (JAMONT *et al.*, 2013), **les transferts sont faibles à négligeables lors de l'année d'implantation** des associations pérennes fauchées (< 20 kg N/ha/an, HEICHEL et HENJUM, 1991 ; LOUARN *et al.*, 2015). Ceux-ci **augmentent dès la seconde année**. Ils se mettent en place plus rapidement dans les associations à base de trèfle blanc que dans celles avec luzerne où ils deviennent réellement significatifs surtout à partir de la troisième année (LOUARN *et al.*, 2015). Ces différences entre espèces légumineuses sont à rapprocher de

différences dans le turn-over des tissus non récoltés et incorporés au sol, dans la **composition biochimiques** de ces tissus (rapport C/N, teneur en lignine) et dans les traits contrôlant la pérennité des plantes et la dynamique de population des légumineuses (LOUARN *et al.*, 2015 ; figure 3) :

- un turn-over rapide (moins d'un an) est observé chez le trèfle blanc en relation avec le renouvellement des stolons et des racines nodales, facilement minéralisables ;
- un turn-over lent, lié à la baisse progressive de densité de plante et à une composition biochimique des tissus moins favorables à une minéralisation rapide (pivot, couronne), est observé chez la luzerne.

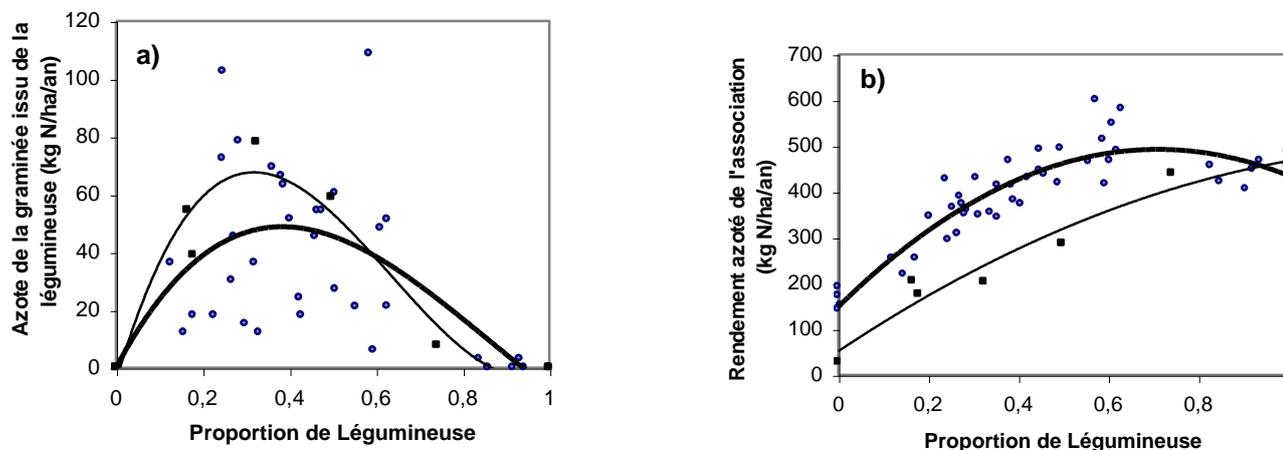
FIGURE 3 – Relation entre la dynamique de végétation et le cycle de l'azote dans des associations à base de trèfle blanc (a) et de luzerne (b). Une dynamique cyclique est à même de s'installer avec le trèfle, mais pas avec la luzerne. GR : graminées ; LEG : légumineuses.



La capacité à croître en association et à fixer l'azote de l'air intervient également et peut limiter les transferts si la proportion de légumineuse est trop faible ou, au contraire, trop élevée. La figure 4 illustre cet effet de la proportion de légumineuse/graminée dans le cas d'associations fauchées à base de trèfle blanc. Le maximum de transfert d'azote à la graminée intervient pour des proportions de 30-40 % de trèfle. En dessous de cette proportion, les transferts sont limités par le donneur et par des flux d'azote fixé faibles liés à un rendement trop bas de la légumineuse. Au contraire, dans les couverts dominés par la légumineuse, les transferts apparaissent limités par le receveur et par la croissance faible des graminées ombrées. Il est à noter que **la proportion de légumineuse optimale pour les transferts en faveur de la graminée (20-40%) est assez nettement inférieure à celles maximisant le rendement azoté (i.e. l'N exporté dans la biomasse récoltée) et la fixation à l'échelle de l'ensemble du couvert (60-80 % pour une fertilisation modérée).**

Pour les associations pâturées, un mode supplémentaire de transfert intervient *via* les excréments des ruminants. Une faible proportion de l'azote ingéré (5 à 20 %) contribue effectivement à la production animale, le reste retournant au sol 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'azote fixé par la légumineuse (60 kg N/ha/an), contre environ 25 % pour la rhizodéposition (70 kg N/ha/an) dans une prairie implantée depuis 1 an.

FIGURE 4 – Effet de la proportion de légumineuses sur le transfert net d'azote (a) et sur le rendement azoté total (b) d'associations trèfle blanc - graminées en première année d'exploitation. Les points gris (courbe fine) concernent des associations fertilisées (150N, NYFELER *et al.*, 2011) et les carrés noirs (courbe épaisse) des associations non fertilisées (0N, LOUARN *et al.*, 2015).



– Peu de spécificité des associations dans les apports d'azote à la rotation

L'azote fixé contribue à la production d'un fourrage de qualité riche en protéines pendant la durée de vie de l'association. Il contribue également à la fertilité des sols et à la fourniture d'azote aux rotations après la période d'exploitation et le retournement de la prairie. Dans ce cadre, la question de l'apport des légumineuses est largement traitée dans une revue récente (VERTES *et al.*, 2015). Seule la question de la différence d'apport des associations par rapport aux légumineuses pures ou aux prairies de graminées fertilisée sera abordée ici. Globalement, **la question des apports d'azote et de carbone obéissent aux mêmes principes** dans les trois cas, et l'effet « destruction de prairie » domine par rapport aux effets d'espèces (VERTES *et al.*, 2007). La quantité d'azote et la composition des résidus disponibles en post-destruction à l'échelle de la rotation sont néanmoins variables selon les espèces associées, les exportations réalisées (récolte des parties aériennes avant retournement) et les restitutions effectuées (pâturage). **La quantité et composition des résidus affecte la dynamique de décomposition pour la/les cultures suivantes** (RASMUSSEN *et al.*, 2012 ; JEUFFROY *et al.*, 2015). Les résidus issus d'associations contiennent par définition une fraction de légumineuses plus faible qu'un couvert de légumineuses pures, et des graminées moins riches en azote que des graminées pures fertilisées (indice de nutrition azotée infra-optimal sous faible azote, malgré les transferts depuis la légumineuse). La part de légumineuses et la quantité d'azote dans les résidus sont souvent plus élevés à l'issue d'une association à base de luzerne par rapport aux associations à base de trèfle, mais **les quantités d'azote fixé captées par la culture suivante s'avèrent similaires** (entre 25 et 35 kg N selon RASMUSSEN *et al.*, 2012) **et plus faibles qu'après une légumineuse pure**. On peut supposer que, comme pour les luzernes pures (JUSTES *et al.*, 2001), l'effet « luzerne associée » pourrait se manifester sur une période plus longue couvrant plusieurs années dans la rotation, du fait de résidus à C/N plus élevé. Les données chiffrées pour étayer cette hypothèse manquent cependant à ce jour. **Un risque plus faible de lixiviation et d'émission de N₂O par rapport aux légumineuses pures est également signalé** pour les associations (VERTES *et al.*, 2015 ; RIBAS *et al.*, 2015).

2. L'amélioration génétique et le choix des partenaires comme leviers d'action stratégiques

Que ce soit pour le contrôle des entrées d'azote fixé, les transferts d'azote pendant l'association et l'effet résiduel sur la culture suivante, le contrôle d'un bon équilibre entre graminées et légumineuses et la persistance des légumineuses s'avèrent déterminants. Le choix des partenaires, en cohérence l'un avec l'autre (stature, rythme de croissance...), avec les exigences pédoclimatiques de la parcelle et selon le mode d'exploitation, est primordial (LOUARN *et al.*, 2010 ; JUSTES *et al.*, 2014). Les caractéristiques morphologiques et physiologiques des deux types permettant une bonne performance de l'association diffèrent selon les conditions de milieu et de conduite de la culture.

Quelques règles d'assemblage existent au niveau spécifique pour différentes zones et différents usages, mobilisant deux ou plusieurs espèces (SUTER *et al.*, 2012 ; AFPF, 2014).

En règle générale, la dimension variétale n'est pas considérée dans ces préconisations. En effet, à l'exception notable du trèfle blanc et du ray-grass anglais, les variétés sont sélectionnées pour la monoculture. Une règle implicite supposant que les meilleures variétés pour une utilisation en monoculture sont aussi très bonnes pour une utilisation en mélange est appliquée. Si ce critère semble pertinent du point de vue de la biomasse produite par l'association, il est plus discutable en ce qui concerne l'équilibre des espèces et la persistance de l'association à moyen ou long terme. En effet, force est de constater que :

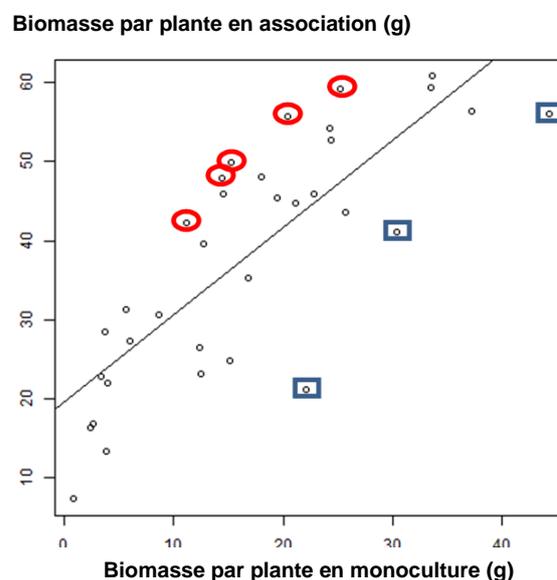
- pour la seule association sur laquelle la sélection s'effectue en association (trèfle blanc - ray-grass anglais), le raisonnement des partenaires s'effectue d'abord en fonction de l'agressivité du partenaire choisi (vitesse de repousse, hauteur et taille des feuilles chez le trèfle, précocité et ploïdie chez le ray-grass ; DAVIES, 2001), et pas sur la base des rendements annuels en culture pure ;

- dans les associations à base de luzerne, l'utilisation de variétés performantes en culture pure aboutit à des associations généralement déséquilibrées en faveur de la luzerne lorsque la luzerne s'implante correctement (CHAMBLEE et COLLINS, 1988) ;

- au sein des espèces une diversité génétique notable existe pour l'aptitude à la culture en association, **révélant des génotypes/variétés adaptés à la culture pure, mais inadaptés à l'association** (MAAMOURI *et al.*, 2015 ; figure 5). Une diversité dans la capacité à développer des relations de facilitations est aussi présente chez plusieurs espèces, diversité qu'il serait intéressant de valoriser (GOODMAN et COLLISON, 1986 ; THILAKARATHNA, 2013).

Il conviendrait donc de faire évoluer les protocoles d'évaluation (par exemple utilisés par le CTPS) et les schémas de sélection pour prendre en compte la valeur en association. Ceci permettrait à terme de délivrer des informations (actuellement rares ou indisponibles) permettant d'orienter le choix variétal et d'améliorer les futures variétés pour ces usages (JULIER *et al.*, 2014). L'identification des traits majeurs et de critères de sélections efficaces pour chaque espèce (comme le sont la taille des feuilles et la longueur des pétioles chez le trèfle blanc) reste également largement à conduire.

FIGURE 5 – Relation entre la production de biomasse de différents génotypes de luzerne en culture pure et en association avec de la fétuque élevée. Les cercles identifient des génotypes relativement plus performants en association, tandis que les carrés identifient des génotypes contre performants en association (d'après MAAMOURI *et al.*, 2015).



3. La conduite de l'association comme levier d'action tactique

La gestion de la défoliation et de la fertilisation sont les deux principaux leviers qui permettent d'ajuster l'équilibre entre les constituants de l'association après le semis. La fréquence, l'intensité 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) peuvent être ajustés pour favoriser l'un ou l'autre des constituants. **Les modalités de coupe peuvent être un moyen de moduler la compétition pour la lumière** et d'éviter qu'un constituant reste complètement ombré et régresse pendant une période trop longue. C'est le cas par exemple des associations à base de trèfle blanc,

pour lesquelles les intensités fortes de défoliation favorisent le trèfle au détriment du ray-grass en système fauché. A l'inverse, dans les associations à base de grandes légumineuses comme la luzerne, un rythme de défoliation calé sur les exigences des graminées peut rééquilibrer l'association à leur avantage. La défoliation ne constitue cependant pas une remise à zéro de l'état de la culture. AVICE (1996) montre par exemple que la constitution de réserves est liée à l'accès à la lumière et que les vitesses de redémarrage des plantes ombrées sont réduites. Ceci peut conduire à la dégradation de l'association si le désavantage est systématique, particulièrement pour les espèces comme la luzerne avec des capacités très limitées pour recoloniser les espaces perdus et pour lesquelles la densité de plante diminue régulièrement. En dessous d'une densité critique, des associations dégradées peu performantes, voire sous-productives (par rapport à la moyenne des cultures pures), peuvent être observées (figure 3).

La fertilisation est un second levier tactique qui permet de moduler la compétition pour les minéraux du sol lorsque la disponibilité de l'un ou plusieurs d'entre eux est limitante pour la croissance. La plus forte densité racinaire des graminées leur procure un avantage pour l'acquisition de ces ressources du sol. Toutefois, comme les légumineuses sont fixatrices et capables d'être autosuffisantes en N, les conséquences de fertilisations N et P-K sont très différentes sur l'équilibre de l'association :

- la fertilisation N favorise les graminées et tend à augmenter leur proportion dans le rendement. Toutefois, **les besoins en N des graminées ne sont pas couverts par la seule présence des légumineuses** (effet de complémentarité et transferts généralement insuffisant ; LOUARN *et al.*, 2015). Un faible apport en début de printemps peut améliorer la production printanière de la graminée avec des conséquences limitées sur la production de la légumineuse si celle-ci est bien implantée en sortie d'hiver (MAURIES, 2003). L'optimum de rendement azoté et de fixation dépend du type de sol mais se trouve généralement à des niveaux de fertilisation faible (50 à 100 unités) et non en absence totale de fertilisation N (NYFELER *et al.*, 2011) ;

- lorsque l'un de ces éléments est limitant, la **fertilisation P-K tend au contraire à favoriser la croissance des légumineuses**, moins bonnes compétitrices. Des inversions de dominance sont ainsi rapportés entre légumineuse et graminée après une fertilisation K : avant apport, lorsque P ou K est limitant, la graminée domine ; après apport, la part de légumineuse augmente (HUNT et WAGNER, 1963 ; JEUFFROY *et al.*, 2015) ;

- les fertilisants organiques apportent à la fois N-P-K et favorise généralement davantage la croissance des graminées (CHAMBLEE et COLLINS, 1988).

Au total, l'impact des prairies d'associations sur le cycle de l'azote dépend des capacités de croissance et de fixation des légumineuses, de leur compétitivité relative vis-à-vis des graminées partenaires et de la persistance et du turn-over des légumineuses (lié à la pérennité des individus et à leur composition chimique). Certaines espèces (comme le trèfle blanc) permettent la mise en place d'un turn-over rapide de l'azote fixé qui bénéficie aux graminées associées pendant la durée de vie de l'association. D'autres, au contraire (comme la luzerne), immobilisent l'azote dans des structures pérennes et libèrent l'azote fixé essentiellement dans la période de déclin de l'association ou pour la culture suivante dans la rotation. Les proportions de légumineuse optimales du point de vue du cycle de l'azote et de la persistance des légumineuses dépendent du mode d'exploitation : des optima de fonctionnement à 30 % de légumineuses pour les associations pâturées à base de trèfle blanc (THOMAS, 1992) et de 50 à 70 % pour les associations de grandes légumineuses destinées à la fauche (NYFELER *et al.*, 2011) sont rapportés (base annuelle). La proportion plus élevée en fauche permet de compenser le moindre recyclage de l'azote dans ces systèmes. De telles proportions ne couvrent pas toujours de façon optimales les besoins des animaux et peuvent s'avérer contraignantes pour certains usages (par ex. la pâture, Rouille *et al.* 2016).

Références bibliographiques

AFPF. 2014. Préconisations agronomiques pour les mélanges de semences pour prairies en France (www.afpf-asso.fr/files/Outils/Plaquelette_AFPF-Melanges.pdf)

- 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.
- BARILLOT R., LOUARN G., ESCOBAR-GUTIÉRREZ A.J., HUYNH P., COMBES D. (2011). How good is the turbid medium-based approach for accounting for light partitioning in contrasted grass-legume intercropping systems? *Annals of Botany*, 108(6), 1013-1024.
- CAPITAINE M., PELLETIER P., HUBERT F., 2008. Les prairies multispécifiques en France: histoire, réalités et valeurs attendues. *Fourrages* 194, 123-136.
- Cellier P., Odoux J.-F., Thiébeau P., Vertès F. (2016) Ce que les légumineuses fourragères et prairiales apportent à l'environnement *Fourrages*
- 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.
- COLLINS R.P., M. FOTHERGILL, J.H. MACDUFF, S. PUZIO (2003). Morphological Compatibility of White Clover and Perennial Ryegrass Cultivars Grown under Two Nitrate Levels in Flowing Solution Culture. *Annals of Botany* 92 (2): 247–58.
- CRUZ P., LEMAIRE G. (1985). Effet de la compétition sur le niveau de nutrition azotée d'une luzerne en culture pure ou en culture associée à une graminée. *Nutrition azotée des légumineuses. Les colloques de*, 1, 257-264.
- 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.
- Delaby L., Peyraud J.L., Pavie J., Mc Carty B., Comeron E. (2016) Les légumineuses fourragères, indispensables à l'élevage de demain. *Fourrages*
- ELGERSMA A, HASSINK J (1997) Effects of white clover (*Trifolium repens* L.) on plant and soil nitrogen and soil organic matter in mixtures with perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). *Plant Soil* 197:177–186
- FINN J.A., KIRWAN L., CONNOLLY J., SEBASTIA M.T., HELGADOTTIR A., BAADSHAUG O.H., ČOP J. *et al.* (2013). Ecosystem function enhanced by combining four functional types of plant species in intensively managed grassland mixtures: a 3- year continental- scale field experiment. *Journal of Applied Ecology*, 50(2), 365-375.
- 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.
- FOTHERGILL M., DAVIES D.A., MORGAN C.T. JONES J.R. 1996 White clover crashes. In *Occasional Symposium-British Grassland Society* (Vol. 30, pp. 172-176). British Grassland Society.
- FUSTEC J., LESUFFLEUR F., MAHIEU S., CLIQUET J.B., 2010. Nitrogen rhizodeposition of legumes. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 30, 57-66.
- GOODMAN P.J., COLLISON M. (1986). Effect of three clover varieties on growth, ¹⁵N uptake and fixation by ryegrass/white clover mixtures at three sites in Wales. *Grass and forage science*, 41(3), 191-198.
- HARDARSON G, ZAPATA F, DANSO SKA (1988) DINITROGEN FIXATION MEASUREMENTS IN ALFALFA-RYEGRASS SWARDS USING NITROGEN-15 AND INFLUENCE OF THE REFERENCE CROP. *CROP SCI* 28(1):101–105.
- 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 (1): 92–120.
- HEICHEL G.H., HENJUM K.I. (1991). Dinitrogen fixation, nitrogen transfer, and productivity of forage legume-grass communities. *Crop Science*, 31(1), 202-208.
- HØGH-JENSEN H., SCHJOERRING J.K., 2001. Rhizodeposition of nitrogen by red clover, white clover and ryegrass leys. *Soil Biol Biochem* 33, 439–448.
- HUNT O.J., WAGNER R.E. (1963) Effects of phosphorus and potassium fertilizers on legume composition of seven grass-legume mixtures. *Agron J* 55:16-19.
- HUYGHE C., DELABY L., 2013. *Prairies et systèmes fourragers*. Editions France Agricole, Paris.

- JAMONT M., PIVA G., FUSTEC J. (2013) Sharing N resources in the early growth of rapeseed intercropped with faba bean: does N transfer matter? *Plant Soil* 371:641–653
- JENSEN E.S., 1996. Barley uptake of N deposited in the rhizosphere of associated field pea. *Soil Biology & Biochemistry* 28, 159-168.
- JEUFFROY M.H. *et al.* (2015) Performances agronomiques et gestion des légumineuses dans les systèmes de production végétale. In : *Légumineuses pour des systèmes agricoles et alimentaires durables*. A. Scneider and C Huyghe coord. Ed. Quae, pp 139-223.
- JULIER B., LOUARN G., GASTAL F., SURAULT F., SAMPOUX J.-P., MAAMOURI A., FERNANDEZ L. (2014). Les associations graminées - légumineuses prairiales. Comment sélectionner des variétés pour accroître leur productivité et faciliter leur conduite ? *Innovations Agronomiques* 40, 61-72.
- JUSTES E., THIEBEAU P., CATTIN G., LARBRE D., NICOLARDOT B. 2001. Libération d'azote après retournement de luzerne : un effet sur deux campagnes. *Perspectives Agricoles* 264, 22-26.
- Justes, E., Bedoussac, L., Corre-Hellou, G., Fustec, J., Hinsinger, P., Jeuffroy, M. H., ... & Pelzer, E. (2014). Les processus de complémentarité de niche et de facilitation déterminent le fonctionnement des associations végétales et leur efficacité pour l'acquisition des ressources abiotiques. *Innovations Agronomiques*, 40, 1-24.
- 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.
- LOISEAU P., J.F. SOUSSANA, F. LOUAULT, R. DELPY. 2001. "Soil N Contributes to the Oscillations of the White Clover Content in Mixed Swards of Perennial Ryegrass under Conditions That Simulate Grazing over Five Years." *Grass and Forage Science* 56 (3): 205–17.
- LOUARN G., CORRE-HELLOU G., FUSTEC J., LÔ-PELZER E., JULIER B., LITRICO I., HINSINGER P., LECOMTE C., 2010. Déterminants écologiques et physiologiques de la productivité et de la stabilité des associations graminées-légumineuses. *Innovations Agronomiques* 11, 79-99.
- LOUARN G., DA SILVA D., GODIN C., COMBES D. (2012). Simple envelope-based reconstruction methods can infer light partitioning among individual plants in sparse and dense herbaceous canopies. *Agricultural and Forest Meteorology*, 166, 98-112.
- LOUARN G., PEREIRA-LOPÈS E., FUSTEC J., MARY B., VOISIN A.S., DE FACCIO CARVALHO P.C., GASTAL F. (2015). The amounts and dynamics of nitrogen transfer to grasses differ in alfalfa and white clover-based grass-legume mixtures as a result of rooting strategies and rhizodeposit quality. *Plant and Soil*, 389(1-2), 289-305.
- MAAMOURI A., LOUARN G., GASTAL F., BÉGUIER V., JULIER B. (2015). Effects of lucerne genotype on morphology, biomass production and nitrogen content of lucerne and tall fescue in mixed pastures. *Crop and Pasture Science*, 66(2), 192-204.
- MALLARINO A.P., WEDIN W.F., PERDOMO C.H., GOYENOLA R.S., West C.P. (1990) Nitrogen transfer from white clover, red clover, and birdsfoot trefoil to associated grass. *Agron J* 82(4):790–795.
- MAURIES M. (2003). Luzerne: culture, récolte, conservation, utilisation. France Agricole Editions.
- MONTEITH J.L. (1977) Climate and efficiency of crop production in Britain. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 281, 277–294.
- NYFELER D., HUGUENIN-ÉLIE O., SUTER M., FROSSARD E., LÜSCHER A. (2011). Grass–legume mixtures can yield more nitrogen than legume pure stands due to mutual stimulation of nitrogen uptake from symbiotic and non-symbiotic sources. *Agriculture, ecosystems & environment*, 140(1), 155-163.
- RASMUSSEN J., SØEGAARD K., PIRHOFFER-WALZL K., ERIKSEN J. (2012) N₂-fixation and residual N effect of four legume species and four companion grass species. *Eur J Agron* 36(1):66–74.
- RIBAS A., LLURBA R., GOURIVEAU F., ALTIMIR N., CONNOLLY J., SEBASTIÀ M.T. (2015). Plant identity and evenness affect yield and trace gas exchanges in forage mixtures. *Plant and Soil*, 391(1-2), 93-108.
- Rouille B., Caillaud D., Delagarde R., Delaby L., Desarmenien D., Daveau B., Guibert S., Huchon J.C. (2016) Impact des légumineuses fourragères pâturées et/ou récoltées dans les systèmes bovins laitiers en France. *Fourrages*, ce numéro.

- SCHNEIDER A., HUYGHE C. (coord.) 2015 Les légumineuses pour des systèmes agricoles et alimentaires durables », Editions Quae, 473 p. <http://www.quae.com/fr/r4709-les-legumineuses-pour-des-systemes-agricoles-et-alimentaires-durables.html>
- SILHOL P., DEBRABANT M. (2005). Graminées fourragères et légumineuses à petites graines. Marché intérieur et échanges intra-communautaires. Fourrages, 182, 227-236.
- SIMON J.C. (1993). Conduite des associations: maîtrise du taux de trèfle blanc et des risques de pollution nitrique. Fourrages 135: 481-497.
- SUTER D., ROSENBERG E., MOSIMANN E., FRICK R. 2012. Mélanges standards pour la production fourragère – Prairies temporaires -Révision 2013-2016. Recherche Agronomique Suisse 3(10) : 1-12.
- SUTER M., J. CONNOLLY, J.A. FINN, R. LOGES, L. KIRWAN, M.T. SEBASTIA, A. LÜSCHER 2015. “Nitrogen Yield Advantage from Grass–legume Mixtures Is Robust over a Wide Range of Legume Proportions and Environmental Conditions.” *Global Change Biology* 21 (6): 2424–38.
- TA T.C., FARIS M.A. (1987) Species variation in the fixation and transfer of nitrogen from legumes to associated grasses. *Plant Soil* 98: 265-274.
- THILAKARATHNA R.M.M.S. (2013). Genotypic Variability among Diverse Red clover Cultivars for Nitrogen Fixation and Transfer. PhD. Dalhousie Univ., Halifax. 173p.
- 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.
- TOMM G. (1993) Nitrogen transfer in an Alfalfa-Brome grass mixture. PhD. University of Saskatchewan, Saskatoon
- UNKOVICH M.J., BALDOCK J., PEOPLES M.B. 2010. Prospects and problems of simple linear models for estimating symbiotic N-2 fixation by crop and pasture legumes. *Plant and Soil* 329, 75–89.
- VERTÈS F., SOUSSANA J. F., LOUAULT, F. (1995). Utilisation de marquages ¹⁵N pour la quantification de flux d'azote en prairies pâturées. COLLOQUES-INRA, 265-265.
- VERTÈS F., HATCH D., VELTHOF G., TAUBE F., LAURENT F., LOISEAU P., RECOUS S. 2007. Short-term and cumulative effects of grassland cultivation on nitrogen and carbon cycling in ley-arable rotations. In: A. de Vliegler and L. Carlier (Eds.). *Permanent and temporary grassland: Plant, Environment and Economy. Grassland Science in Europe* 12, 227-246
- VERTÈS F., JEUFFROY M.H., LOUARN G., VOISIN A.S., JUSTES E. (2015). Légumineuses et prairies temporaires : des fournitures d'azote pour les rotations. *Fourrages*, (223), 221-232.
- Wichern F., Eberhardt E., Mayer J., Joergensen R. G., Müller, T. (2008). Nitrogen rhizodeposition in agricultural crops: methods, estimates and future prospects. *Soil Biology and Biochemistry*, 40(1), 30-48.