

Flux de carbone et d'azote dans les associations de graminée et de trèfle blanc conduites en pâturage simulé

**P. Loiseau¹, F. Louault¹, P. Carrère¹, T. Assmann²,
G. Alvarez³, R. Delpy¹, J.F. Soussana¹**

La durabilité des prairies exige le maintien de la disponibilité en azote à un niveau optimum, tant pour la fixation du C par les plantes que pour la minéralisation de la matière organique par les micro-organismes du sol. Avec les associations, des rétroactions internes à l'écosystème sol - peuplement optimisent le niveau de disponibilité de N pour les plantes en limitant les pertes par lessivage.

RESUME

Dans les associations ray-grass - trèfle blanc, une régulation des entrées de C et N est obtenue par l'adaptation de la croissance relative des espèces associées. Le délai de cette régulation se traduit par des oscillations du taux de trèfle dans l'association, bon indicateur de la biodisponibilité immédiate en N et en substrats carbonés dans le sol. La régulation des flux C et N maximise l'accumulation et le temps de résidence de l'azote minéralisable du sol. L'arrière-effet des associations sur le pouvoir de fourniture des sols en azote se diagnostique par le rapport du C minéralisé au N minéralisé dans des incubations de sol au laboratoire et par la mesure de deux compartiments de matière organique du sol : les matières organiques libres particulières, caractéristiques de la graminée (C/N 13 à 22) et les métabolites microbiens (C/N 11), caractéristiques du trèfle.

MOTS CLES

Association végétale, azote, bilan d'azote, carbone, fertilité du sol, fixation symbiotique de l'azote, lessivage, matière organique, pâturage, ray-grass anglais, restitutions, sol, système de culture, trèfle blanc, variations annuelles.

KEY-WORDS

Annual variations, carbon, crop system, excreta returns, grazing, leaching, nitrogen, N balance, perennial ryegrass, plant association, soil, soil fertility, organic matter, symbiotic N fixation, white clover.

AUTEURS

1 : INRA, Unité d'Agronomie, Fonctionnement et Gestion de l'Ecosystème Prairial, 234 Avenue du Brézet, F-63039 Clermont-Ferrand cedex 2.

2 : Université Agronomique de Porto Alegre, Rua Manaus, 140, CEP 85504-370 Pato Branco/PR (Brésil).

3 : ENITAC, Département Agriculture et Espaces, Site de Marmilhat, F-63370 Lempdes.

1. Introduction

* Durabilité et flux N

La durabilité agricole des prairies consiste à réduire les apports d'azote tout en assurant la pérennité d'une production fourragère suffisante en quantité et en qualité ; pour l'environnement, il s'agit de préserver les capacités productives du milieu et de minimiser les pertes de nitrates dans les eaux de drainage (Parsons *et al.*, 1991). En ces termes, la durabilité pose de façon générale la question des flux d'azote dans l'écosystème géré, constitué du peuplement prairial et du sol. Les associations graminée - trèfle blanc sont envisagées comme une solution agricole durable pour leur capacité à fournir aux systèmes de pâturage une production de qualité sans emploi massif d'apports minéraux azotés. Moins de choses sont connues concernant leur effet à moyen terme sur les sols et leur durabilité pour l'environnement.

* Quelle régulation des flux N dans les associations ?

Sur des prairies de graminées, l'optimisation des entrées et des sorties d'azote peut être assurée par l'éleveur, grâce au raisonnement des apports d'azote minéral. Dans les associations de graminées et de légumineuses, il faut que les apports naturels d'azote par la fixation symbiotique soient suffisamment importants, sans toutefois excéder les capacités de stockage de la prairie. Cette régulation des entrées d'azote est réalisée par les agents biologiques, sous des contraintes du milieu dont le contrôle par l'éleveur ne peut être qu'indirect. Cette régulation soulève deux questions indissociables, l'une fonctionnelle, l'autre dynamique : 1/ par quels mécanismes et avec quelle efficacité l'activité des plantes, des herbivores et des organismes du sol régule-t-elle les entrées et les sorties d'azote dans l'agrosystème ? 2/ qu'implique cette régulation des flux N pour le comportement du peuplement et du sol au cours du temps ?

Un objectif pour l'éleveur est d'obtenir une proportion stable de trèfle, la valeur optimale la plus communément citée étant de 30% de la composition botanique. Or, le taux de trèfle est en réalité éminemment variable. D'après un modèle théorique proposé pour les flux N dans les associations, la seule solution viable pour la coexistence des deux espèces consiste dans une oscillation du pourcentage de trèfle dans le mélange au cours du temps (Schwinning et Parsons, 1996). Ce comportement a été rarement observé et décrit sur le terrain en raison des multiples facteurs qui peuvent influencer la composition botanique. Observant une régression du taux de trèfle après 4 ans de culture, Ledgard et Steele (1992) ont attribué la dominance de la graminée à une modification de l'état de l'azote du sol et pensé que cette succession pourrait se reproduire à intervalles réguliers selon des cycles de 4 ans.

* Nécessité et nature d'une approche écologique

Dans les couverts associés, la fixation symbiotique diminue avec la dose d'apport en azote minéral (Hogh Jensen et Schjoerring, 1997). Ces expériences n'ont qu'une valeur théorique dans la mesure où le principal intérêt des associations réside dans l'économie de la fertilisation azotée minérale. En revanche, elles permettent d'imaginer par analogie que la fourniture en azote par le sol a les mêmes effets sur la fixation symbiotique. La question se pose donc de savoir comment la fourniture d'azote résultant de la minéralisation des matières organiques et des déjections animales régule la proportion de trèfle, la fixation symbiotique et, finalement, les entrées d'azote dans l'écosystème.

L'azote atmosphérique fixé par l'activité symbiotique du trèfle est en partie restitué et stocké dans le sol sous une forme minéralisable. Le pouvoir de fourniture en azote du sol et la fixation symbiotique sont donc deux variables qui se conditionnent mutuellement : cet exemple met en évidence la nature rétroactive du fonctionnement écologique des flux d'azote dans le système sol - peuplement. Pour comprendre le comportement des associations, il devient nécessaire de les concevoir comme des écosystèmes où il existe des relations fonctionnelles d'interdépendance ou de rétroaction temporelle entre les flux d'azote au cours du temps.

* Flux couplés du carbone et de l'azote

Les deux espèces associées ont chacune une fonction principale dans l'écosystème : le trèfle apporte plutôt l'azote et la graminée plutôt le carbone. L'azote favorise l'assimilation du carbone par le couvert et l'évolution des résidus organiques dans le sol. Le carbone assure l'essentiel de la production du couvert et tend à immobiliser l'azote sous forme organique dans le sol. Les états du peuplement et du sol, ainsi que les

performances agricoles ou environnementales des associations, ne peuvent se comprendre sans référence aux flux couplés de ces deux éléments (Parsons *et al.*, 1991 ; Thornley *et al.*, 1995).

* Base de données expérimentales

Nous utiliserons une base de données sur les flux d'azote dans les associations, obtenue à Theix (Puy-de-Dôme) sur sol granitique à 800 m d'altitude (Loiseau *et al.*, 2000, 2001). Le but n'est pas tant d'apporter une nouvelle référence sur les performances des associations sur le plateau des Dômes ; une véritable comparaison des comportements des associations resterait d'ailleurs à réaliser en fonction de la diversité des milieux et des modes d'exploitation. Le but est plutôt de tirer d'une étude dynamique et relativement complète des flux N une vision plus intégrée du fonctionnement trophique des associations. Nous postulons que la connaissance des fonctionnements écologiques a des implications générales qui peuvent être prises en compte dans les stratégies d'utilisation et de fertilisation des associations.

Dans un dispositif de cases lysimétriques de 3m² et 80 cm de profondeur (Loiseau *et al.*, 1996), on a mesuré la plupart des flux d'azote pendant une période de 5 années successives à partir du semis dans des associations de ray-grass anglais (Préférence) et de trèfle blanc (Huia) : d'une part, les flux N liés à la production d'herbe récoltée, de fixation symbiotique et de perte de nitrates dans les eaux de drainage (flux externes) ; d'autre part, la répartition de l'azote mobilisé dans la production entre les deux espèces, le flux d'azote transféré du trèfle vers la graminée et les flux d'azote recyclé par les déjections (flux internes). Les peuplements ne recevaient aucun apport d'azote minéral mais suffisamment de phosphore et de potasse pour que ces éléments ne limitent pas les flux C et N. Ils étaient fauchés 4 fois par an, le matériel collecté à chaque coupe étant appelé "récolte" dans la suite de ce texte. Les déjections que des ovins auraient produites en ingérant la même production étaient apportées au sol sous forme de fèces et d'urine, de façon à simuler une exploitation en pâturage respectant une hétérogénéité spatiale des apports (Loiseau *et al.*, 2000). Dans le même temps, des lysimètres témoins étaient maintenus sans végétation et d'autres avec les deux espèces pures conduites de la même façon que les couverts associés.

En outre, les lysimètres différaient par l'état des sols lors du semis : le pouvoir initial de fourniture en azote des sols, estimé par le lessivage des nitrates dans les lysimètres en sol nu lors de la saison de drainage précédant le semis, variait de façon continue entre 90 et 230 kg N/ha/an (Loiseau *et al.*, 1995, 1996). Cette gamme de niveaux initiaux de la fertilité des sols fut représentée dans chaque type de peuplement : les 3 cases lysimétriques en sol nu, les 10 cases semées en peuplements purs et les 18 cases semées en associations. Le dispositif était donc propre à mettre en évidence l'effet de la fourniture initiale en azote du sol sur les flux d'azote selon les peuplements. A la fin de l'expérience, l'état organique des sols fut caractérisé et les sols furent de nouveau laissés nus pendant 3 années afin de mesurer le lessivage des nitrates. En caractérisant ainsi l'arrière-effet des cultures sur la minéralisation et sur les compartiments organiques des sols, il devenait possible de rechercher de quelle façon ces compartiments étaient impliqués dans le pouvoir de fourniture en azote des sols.

2. Flux externes de l'azote

* Récolte d'azote

En absence d'apport azoté minéral, mais en présence de restitutions animales, la récolte moyenne d'azote dans le dispositif est de 70 kg/ha/an sur les graminées pures, 277 kg/ha/an pour le trèfle pur et 265 pour les associations pâturées (tableau 1). L'association d'une graminée à une légumineuse diminue donc très peu la récolte totale d'azote par rapport à un trèfle pur, tandis que l'association du trèfle à la graminée apporte un supplément net moyen d'azote récolté de 195 kg N/ha/an. La qualité des récoltes diffère selon les couverts : la teneur moyenne en azote de la matière sèche récoltée est très faible dans la graminée pure non fertilisée (1,9% MS), très élevée dans le trèfle pur (3,9%) et intermédiaire dans l'association (2,9%). Au total, l'association optimise la production en termes de quantité et de qualité azotée : des productions équivalentes en graminée pure ne pourraient s'obtenir dans le même site qu'avec des apports azotés minéraux supérieurs à 250 kg/ha/an.

* Lessivage des nitrates

Selon des résultats analogues à la littérature (Vertès *et al.*, 1997), les pertes N par lessivage sont très élevées sous sol nu (129 kg N/ha/an), élevées sous trèfle pur (72 kg N), mais faibles sous graminée pure (3 kg N) et sous les associations (12 kg N, tableau 1). Le lessivage élevé sous le trèfle pur montre sa faible aptitude à

organiser et à immobiliser l'azote. L'absence de perte sous le ray-grass pur non fertilisé et la réduction du lessivage permise par l'adjonction de la graminée au trèfle montrent que la graminée est un puissant régulateur du lessivage des nitrates. Néanmoins, cette capacité du ray-grass à limiter les pertes ne s'exprime que dans des situations où les entrées d'azote sont limitées à la fixation : si la graminée pure non fertilisée ne perd pas d'azote, des pertes notables peuvent se produire sous graminée pure pâturée et fertilisée (Ledgard et Steele, 1992).

Tableau 1 : Flux annuels de récolte et de lessivage d'azote pour le ray-grass anglais et le trèfle blanc purs ou associés (Loiseau et al., 2000, 2001).

Table 1 : Annual N flows in the harvested parts and in the leachates, according to the crop (Loiseau et al., 2000, 2001).

Peuplement	1992	1993	1994	1995	1996	Moyenne
% Trèfle	25%	64%	26%	65%	47	51%
Récoltes N (kg N/ha/an)						
Trèfle pur	220	380	256	468	218	277
Ray-grass pur	100	40	60	64	76	70
Association	164	388	248	352	180	265
Trèfle associé	42	248	64	228	84	136
Ray-grass associé	112	140	184	124	96	132
Lessivage N (kg N/ha/an)						
Sol nu	137	149	146	129	84	129
Trèfle pur	28	67	67	140	57	72
Ray-grass pur	1	3	5	5	2	3
Associations	1	14	11	27	9	12

* Régulation des flux N

Finalement, les associations allient les qualités et suppriment les défauts des deux peuplements purs. Sous la graminée pure, le niveau d'azote disponible limite la minéralisation des matières organiques. Un ralentissement du cycle de l'azote a pour effet de pénaliser la fixation du carbone et la production récoltable. Sous le trèfle pur, un niveau d'azote satisfaisant permet une minéralisation active des matières organiques, mais se solde par des pertes d'azote minéral. Sur le plan du fonctionnement écologique, la durabilité des associations se résume dans la complémentarité du ray-grass et du trèfle vis-à-vis des cycles C et N : la graminée introduit le carbone capable d'organiser l'azote fixé par le trèfle. Une partie de l'azote fixé, ainsi conservée dans l'écosystème, est susceptible d'améliorer le pouvoir ultérieur de fourniture en azote du sol.

Quelle que soit la fourniture initiale en azote des sols, les associations semblent donc générer un niveau de disponibilité N optimal grâce à un ajustement des flux C et N aux états du milieu avant et pendant la culture. Un examen plus attentif de la base de données nous renseigne sur les mécanismes d'un tel ajustement.

3. Dynamique temporelle des flux externes d'azote

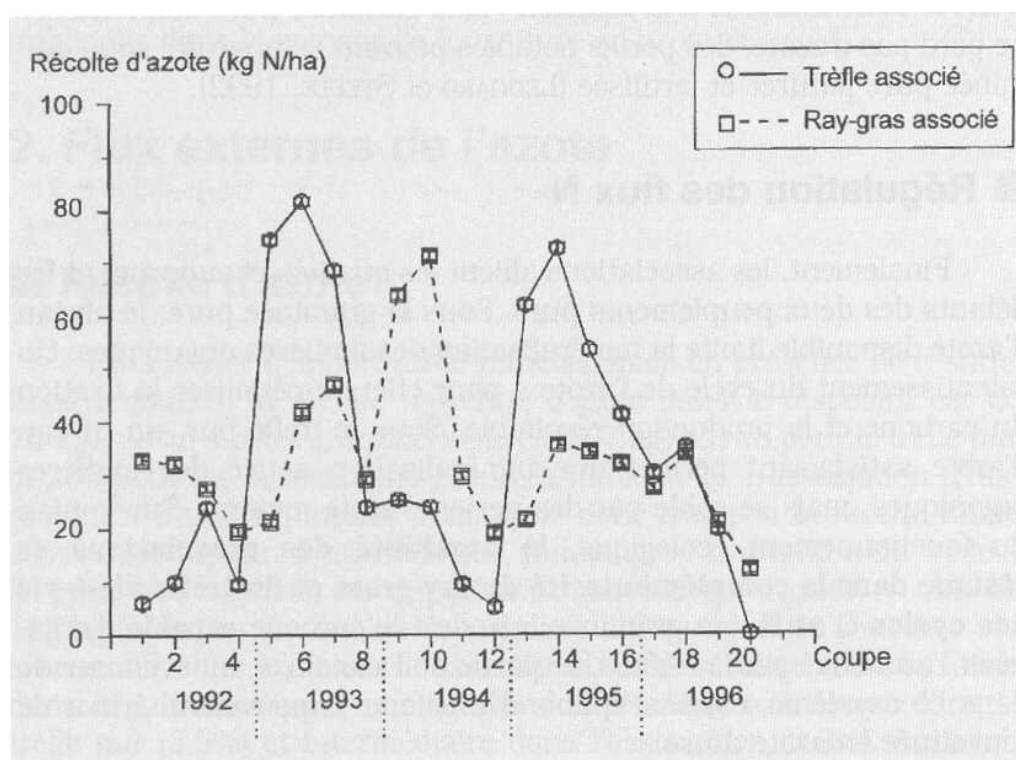
* Production

Les données de 20 repousses au cours de 5 années de culture montrent l'existence d'une dynamique temporelle des récoltes d'azote : on observe dans l'essai une alternance de bonnes et de mauvaises années pour la production totale récoltable de l'association, l'azote récolté dans le trèfle et le pourcentage de trèfle (tableau 1). D'une année sur l'autre, la production du trèfle associé est successivement inférieure et supérieure à la production du ray-grass associé (figure 1) ; il existe donc dans l'expérience une oscillation temporelle du flux total d'azote récolté et du taux de trèfle, les bonnes années à trèfle étant les bonnes années de production. La période de cette oscillation est de 2 ans.

La périodicité constatée pourrait être d'origine climatique. Or, bien qu'il explique en partie les variations saisonnières des récoltes d'azote, le climat ne rend pas compte des variations interannuelles dans le trèfle pur, dans le trèfle associé ou dans le ray-grass associé (Loiseau *et al.*, 2001). Si elles n'ont pas d'origine externe à l'écosystème, les oscillations de la production et du pourcentage de trèfle pourraient résulter des flux C et N, c'est-à-dire de régulations internes à l'écosystème via les cycles biogéochimiques.

Figure 1 : Récoltes d'azote dans le ray-grass et le trèfle associés au cours de 20 coupes successives sur une période de 5 ans. Chaque valeur est la moyenne pour 18 cases lysimétriques.

Figure 1 : N harvest in the mixed ryegrass and clover at 20 successive regrowths during 5 years. Each value is the mean for 18 lysimeters.



* Fixation symbiotique N

Le pourcentage moyen d'azote fixé contenu dans la récolte du trèfle associé, mesuré par la méthode de marquage ^{15}N (Goodman, 1988 ; Ledgard et Steele, 1992), est de 81%, un taux de fixation couramment cité (Boller et Nösberger, 1987 ; Vinther, 1998 ; Jorgensen *et al.*, 1999 ; Vertès *et al.*, 1997). Par différence, 19% de la nutrition azotée du trèfle résulte de l'absorption d'azote minéral. Le taux de fixation de l'azote du trèfle reste élevé au cours des années successives (tableau 2). Les quantités d'azote fixé oscillent en première approximation comme les quantités d'azote récolté dans le trèfle (Frame et Newbould, 1986 ; Boller et Nösberger, 1987 ; Ledgard et Steele, 1992). On observe l'alternance d'années à faible et à fort niveau de la quantité d'azote fixé par hectare. En revanche, il n'existe pas d'années où le trèfle se maintiendrait en assurant sa nutrition de façon dominante par l'absorption d'azote minéral.

Le taux de fixation du trèfle pur se révèle légèrement inférieur à celui du trèfle associé (Boller et Nösberger, 1987 ; Jorgensen *et al.*, 1999). La présence de la graminée augmente son taux de fixation de l'azote (Arregui, 1995), d'autant plus que la disponibilité en azote est faible (Soussana, non publié). Dans l'association, chaque espèce garde ainsi son rôle respectif de fixation et d'organisation de l'azote. Les ajustements des flux C et N sont réglés essentiellement par la composition botanique, c'est-à-dire par la compétition entre les deux espèces :

le taux de trèfle est un bon indicateur du mode de fonctionnement actuel des flux N dans l'association.

Tableau 2 : Entrées, sorties et bilans annuels apparents d'azote dans les associations pâturées (moyennes pour 18 lysimètres).

Table 2 : N Input, N output and apparent N balance in mixed sward under grazing (mean of 18 lysimeters).

	1992	1993	1994	1995	1996	Moyenne	Total
Apports (kg N/ha/an)							
Taux de fixation	-	86%	83%	74%	-	81%	-
N fixé	38 ⁽¹⁾	216	67	189	57 ⁽²⁾	113	567
N restitué ⁽³⁾	170	271	240	265	186	226	1 132
N déposé ⁽⁴⁾	3	6	6	6	2	4	23
Total apporté	211	493	313	460	245	344	1 722
Exportations (kg N/ha/an) (LOISEAU <i>et al.</i> , 2000, 2001)							
N récolté	164	388	248	352	180	266	1 332
N lessivé	1	14	11	27	9	12	62
Total exporté	165	402	259	379	189	279	1 394
Bilan apparent (kg N/ha/an)							
	46	91	54	81	56	67	328

1 : Hypothèse d'un taux de fixation de 86%
 2 : Hypothèse d'un taux de fixation de 68%
 3 : Déjections apportées sous forme de fèces et d'urine
 4 : Dépôts atmosphériques.

Néanmoins, en deuxième approximation, le taux d'azote fixé par le trèfle diminue légèrement et de façon significative au cours du temps pendant 3 années successives de mesure (tableau 2). A l'échelle du peuplement étudié (3 m²), ce phénomène traduit un défaut dans l'ajustement du rôle fonctionnel des deux espèces par la composition botanique, le trèfle absorbant en moyenne au cours des années un peu plus d'azote que ne le voudrait sa fonction. Ce défaut d'ajustement résulte de l'hétérogénéité spatiale des restitutions locales de pissats. Des mesures de la fixation symbiotique faites sur un autre dispositif d'association pâturée (Carrère *et al.*, 1997), à partir de prélèvements plus petits, montrent une diminution moyenne et un accroissement de l'hétérogénéité spatiale du taux de fixation du trèfle au cours de la carrière d'une prairie pâturée (figure 2, Vertès *et al.*, 1993). Localement, le taux de fixation diminue de 80 à 20-40% après un pissat. La quantité d'azote fixé sur 2 à 4 mois est réduite de 45% (Vertès *et al.*, 1997 ; Vinther, 1998). La diminution du taux moyen de fixation du trèfle serait ainsi proportionnelle à la surface affectée par les apports de pissats, c'est-à-dire au chargement animal.

*** Bilan apparent de l'azote**

Nous ne sommes pas en mesure de boucler le bilan complet de l'azote, mais seulement de calculer un bilan apparent où entrent, en positif, les dépôts atmosphériques, les apports de déjections et la fixation d'azote relative aux parties récoltables du trèfle, et en négatif, les récoltes et le lessivage (Farruggia *et al.*, 1997). D'une part, le bilan est surestimé car une partie de l'azote pourrait être perdue sous forme gazeuse suite à l'apport des déjections (volatilisation, dénitrification). D'autre part, il est sous-estimé par la méconnaissance de l'azote fixé alloué aux stolons et aux parties racinaires, soit environ 70% de l'azote fixé dans les parties aériennes (Jorgensen et Ledgard, 1997).

Les pertes d'azote par lessivage suivent la même dynamique interannuelle que la fixation symbiotique. Elles sont alternativement faibles puis élevées selon les années et d'autant plus importantes que la fixation symbiotique est élevée (tableau 2). Le bilan apparent de l'azote sous l'association est positif toutes les années (tableau 2). Sa valeur est alternativement faible pendant les années à graminée et élevée pendant les années à trèfle. En effet, bien que l'azote fixé et l'azote lessivé fluctuent simultanément dans le

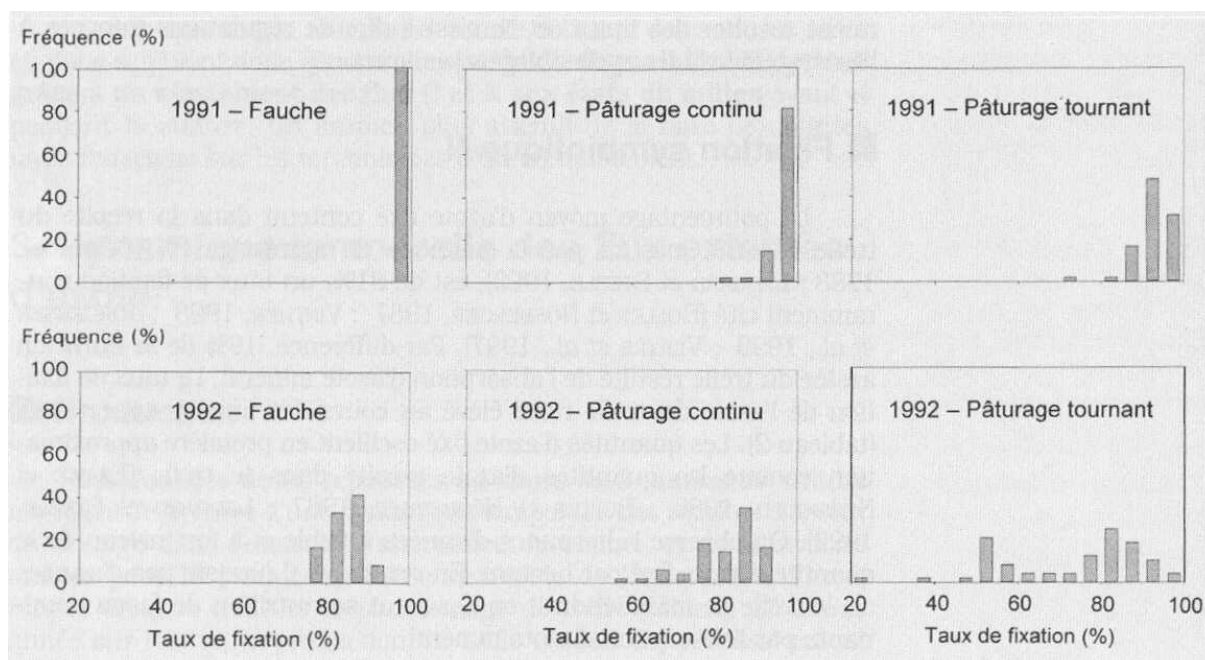
même sens d'une année sur l'autre, une augmentation de l'azote fixé s'accompagne d'une augmentation moindre de l'azote lessivé, de telle façon que le bilan apparent reste positif. Sous l'association, les pertes restent inférieures à 10% du flux récolté. Par comparaison, sous le trèfle pur, les pertes d'azote par lessivage passent de 13% du flux organisé dans les récoltes en première année à 30% en 4^e année de culture.

Figure 2 : Taux de fixation de l'azote par le trèfle blanc en pâturage réel :

Fréquence des valeurs du taux de fixation mesurées sur des poignées du mélange prélevées au hasard dans des associations en première et en deuxième année d'exploitation, conduites en fauche, en pâturage continu et en pâturage tournant par des ovins (Vertès *et al.*, 1993).

Figure 2 : Percentage of fixed N in the white clover under real grazing :

Frequency of the values for the percentage of fixed N in the clover, measured in random small herbage samples from mixed swards managed in moving, continuous grazing and rotational grazing by ewes, during the first and in the second production year (Vertès *et al.*, 1993).



4. Réponse des flux N à la fertilité initiale en azote des sols

* Taux de trèfle et fixation d'azote

Pendant l'année qui suit celle du semis, la récolte et la proportion de trèfle dans l'association diminuent en raison du pouvoir initial de fourniture en azote des sols avant le semis (figure 3). Ce résultat révèle une réponse négative du trèfle au gradient de fertilité : l'azote fourni par le sol a les mêmes effets que l'azote apporté comme engrais (Eltilib et Ledgard, 1988). En conséquence, sous des conditions similaires de nutrition PK et de gestion de l'indice foliaire, le pourcentage de trèfle dans une association constitue plus généralement un indicateur de la disponibilité de l'azote dans le milieu, quelle que soit son origine. En particulier, toutes choses égales par ailleurs, on peut attendre un taux de trèfle plus élevé sur les sols à faible pouvoir de fourniture en azote, ou sur les sols qui sont fortement lessivés.

Pendant les années qui suivent celle du semis, la réponse des récoltes d'azote de trèfle à la fertilité initiale pourrait être négative (comme lors de la première année), positive ou nulle. Conformément à la réponse au gradient initial de fertilité obtenue en première année, une réponse négative du trèfle signifierait que le gradient initial de fourniture N des sols est maintenu ; une réponse nulle impliquerait que tous les sols ont acquis la même fertilité N, donc qu'il y a eu compensation du gradient initial de fertilité N ; une réponse positive signifierait que le gradient de fertilité des sols s'est inversé par rapport au gradient initial.

Pendant les années qui suivent celle du semis, la réponse du trèfle à la fertilité initiale a été mesurée par le coefficient de régression linéaire des récoltes d'azote dans le trèfle ou du pourcentage de trèfle avec la fertilité initiale des sols (figure 4). La réponse de la récolte du trèfle est alternativement négative et nulle, et celle de la

graminée alternativement positive et nulle. Le gradient de fourniture en azote des sols est tour à tour conforme au gradient initial, puis compensé par l'activité fixatrice du peuplement, de telle façon que la fertilité courante devient la même sur les sols initialement pauvres ou riches.

Figure 3 : Effet du pouvoir initial de fourniture en azote du sol a) sur la récolte N et b) sur la proportion de trèfle dans l'association pendant l'année qui suit le semis (1992).

Figure 3 : Effect of the initial soil N supplying capacity a) on the N harvest and b) on the clover percentage in the mixed sward during the year after sowing (1992).

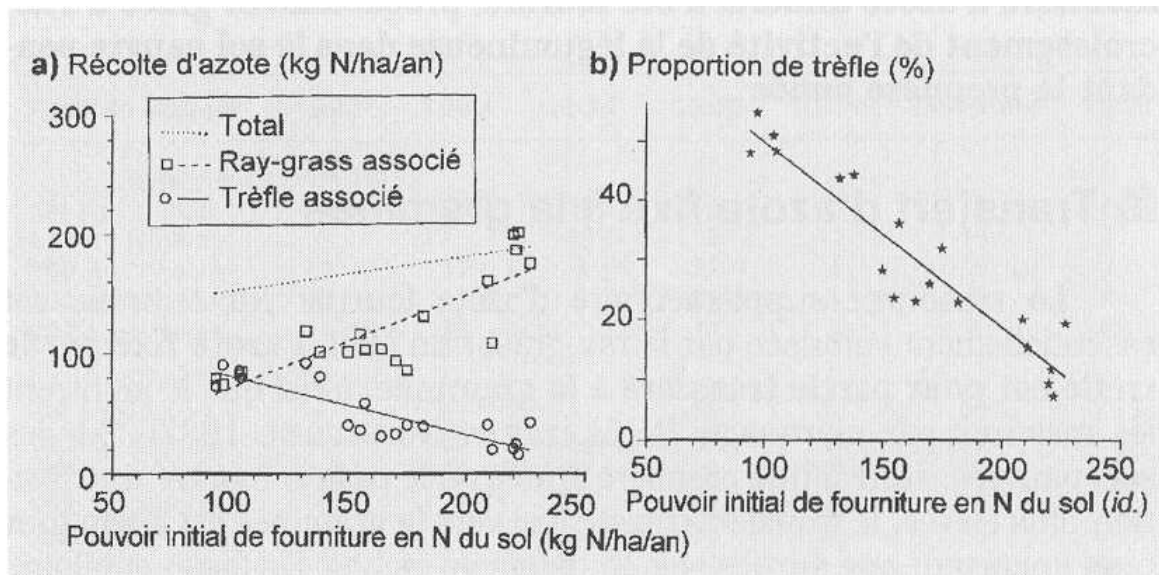
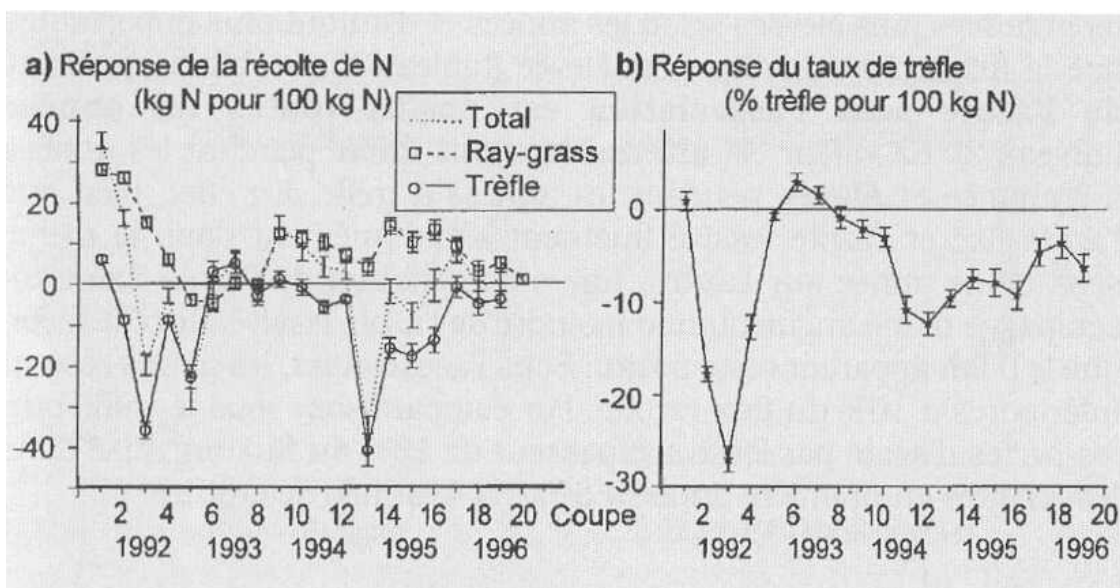


Figure 4 : Réponses a) de la récolte d'azote et b) du pourcentage de trèfle à la fourniture initiale du sol en azote pendant 20 repousses suivant le semis. La réponse au gradient initial de fertilité est définie à chaque repousse par le gain moyen obtenu pour un supplément de fourniture N initiale du sol de 100 kg N/ha/an ; a) récolte supplémentaire d'azote, b) gain en pourcentage de trèfle.

Figure 4 : Response a) of the N harvest and b) of the clover percentage to the initial soil N supplying capacity during 20 regrowth after sowing. The response to the initial gradient of soil fertility is defined at each regrowth period by the mean gain for a supplemental 100 kg N/ha/year mineralized by the soil before sowing.



De même, la réponse de la fixation symbiotique du trèfle au gradient de fertilité varie entre les années. En première année après le semis, l'azote fixé et récolté du trèfle est 4,5 fois plus grand dans le sol le plus pauvre que dans le sol le plus riche ; en deuxième année, l'azote fixé devient identique pour les deux sols (tableau 3). Cette compensation de la fertilité initiale implique qu'une ressource supplémentaire d'azote minéral a été fournie, probablement grâce à l'accroissement de l'activité de la légumineuse dans le sol pauvre pendant la première année.

Tableau 3 : Influence de la fertilité initiale sur la fixation d'azote par le trèfle et le transfert d'azote fixé à la graminée.

Table 3 : Influence of the initial fertility on the N fixed by the clover and on the transfer of fixed N to the grass.

Fertilité initiale	1992 ⁽²⁾	1993	1994	1995	1996 ⁽³⁾	Moyenne	Total
Azote fixé⁽¹⁾ (kg N/ha/an)							
94 kg N/ha/an	50	240	76	232	81	135	679
132 kg N/ha/an	63	219	84	204	59	126	629
157 kg N/ha/an	40	194	27	204	53	103	518
182 kg N/ha/an	27	196	69	168	58	103	518
222 kg N/ha/an	11	229	77	138	34	98	489
94/222	4,5	1,0	1,0	1,7	2,4	-	1,5
Azote transféré⁽¹⁾ (kg N/ha/an)							
132 kg N/ha/an	-	117	91	63	-	90	
182 kg N/ha/an	-	89	90	61	-	80	
222 kg N/ha/an	-	46	88	43	-	59	
94/222	-	2,5	1,0	1,5	-	1,5	

1 : La fixation d'azote est mesurée par marquage ¹⁵N en comparant les excès ¹⁵N de la graminée et du trèfle associés. L'azote fixé transféré vers la graminée est mesuré par marquage ¹⁵N en comparant les excès ¹⁵N de la graminée pure et de la graminée associée sur des lysimètres de fertilité initiale identique ; *N fixation is measured by ¹⁵N labeling, comparing the ¹⁵N excess of the grass and of the associated grass. The fixed N transferred to the grass is measured, comparing the ¹⁵N excess in the pure grass and in the mixed grass on lysimeter of similar initial soil N supplying capacities.*

2 : Hypothèse d'un taux de fixation de 86% ; *hypothesis that 86% of the clover N is fixed*

3 : Hypothèse d'un taux de fixation de 68% ; *hypothesis that 68% of the clover N is fixed.*

*** Transfert d'azote fixé à la graminée**

La ressource supplémentaire d'azote fournie par le trèfle est essentiellement valorisée par le ray-grass. En effet, l'azote fixé par le trèfle est pour partie transféré à la graminée, ainsi que le montrent les mesures par marquage ¹⁵N (Boller et Nösberger, 1987). Sur les sols pauvres, suite à une première année où le trèfle a montré une fixation plus élevée, le transfert d'azote fixé vers la graminée est à son tour plus important que sur les sols initialement riches. De façon similaire, suite à une deuxième année où la fixation symbiotique a été identique quel que soit l'état initial du sol, un transfert identique vers la graminée est mesuré en 3^e année (tableau 3). En conséquence, le transfert d'azote fixé par le trèfle en première année est bien responsable de la compensation des différences initiales de fertilité en deuxième année.

*** Lessivage et bilan apparent de l'azote**

Pendant la deuxième année qui suit le semis, les pertes d'azote par lessivage ne dépendent pas de la fertilité initiale. Par la suite, les pertes deviennent supérieures pour les sols initialement pauvres et le restent pendant trois ans (tableau 4). Les pertes plus élevées mesurées dans le sol initialement pauvre que dans le sol initialement riche ne s'expliquent pas par un bilan plus important de l'azote dans le sol pauvre (tableau 4). De même, les quantités d'urine apportée n'expliquent pas les variations dues à la fertilité initiale des sols, mais seulement les variations annuelles du lessivage. Il faut donc rechercher les causes d'un lessivage accru des sols initialement pauvres dans la plus grande abondance moyenne du trèfle ou dans la plus faible abondance de la graminée

(figure 5). Une explication plausible est fournie par la moins bonne aptitude des résidus de trèfle que des résidus de graminée à immobiliser l'azote.

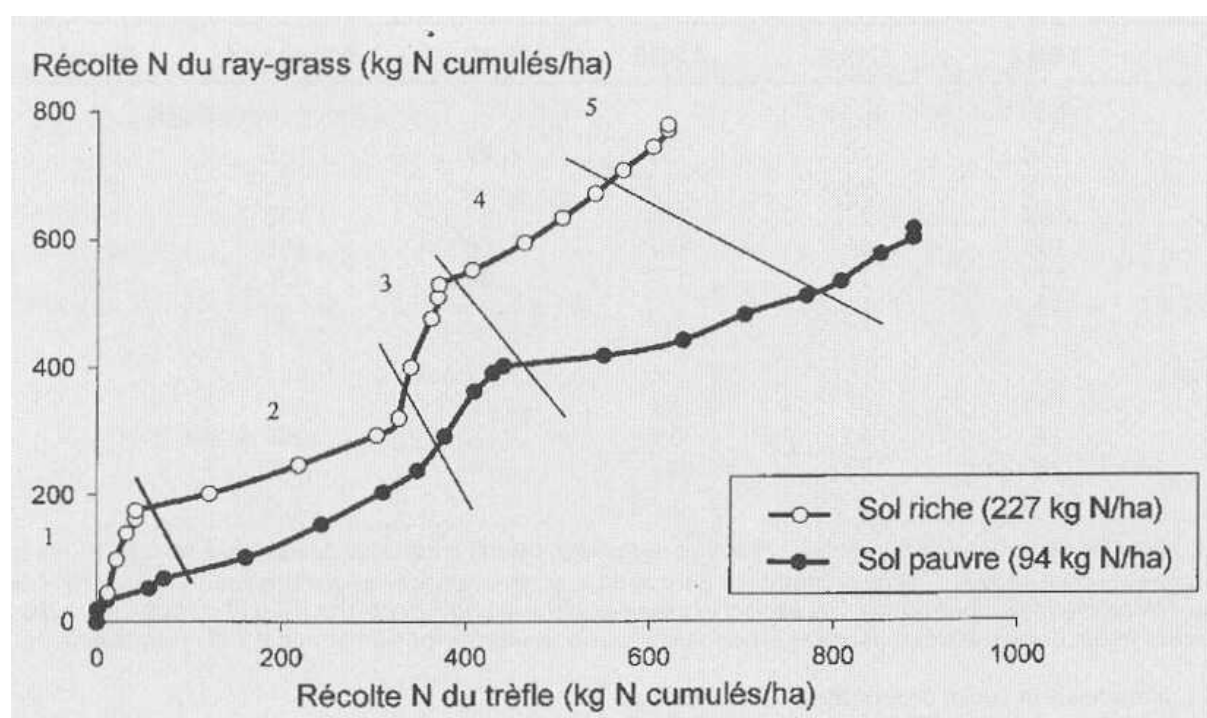
Tableau 4 : Pertes par lessivage et bilan N apparent selon la fertilité initiale (c.a.d. le pouvoir de fourniture initial des sols en azote avant le semis).

Table 4 : N loss by leaching and apparent N balance according to the initial N supplying capacity of the soil before sowing.

Fertilité initiale	1992	1993	1994	1995	1996	Moyenne	Total
N lixivié (kg N/ha/an)							
94 kg N/ha/an	0	13	18	35	10	13	66
132 kg N/ha/an	1	17	15	32	12	15	77
157 kg N/ha/an	1	17	8	32	15	15	73
182 kg N/ha/an	1	11	7	21	4	9	44
222 kg N/ha/an	1	13	7	14	3	8	38
Bilan N (kg N/ha/an)							
94 kg N/ha/an	47	97	41	55	59	60	299
132 kg N/ha/an	47	92	44	59	45	57	287
157 kg N/ha/an	42	65	37	82	39	53	265
182 kg N/ha/an	44	78	50	61	162	79	395
222 kg N/ha/an	53	111	46	75	56	68	341

Figure 5 : Récoltes cumulées d'azote dans le trèfle et dans le ray-grass associés pour le sol le plus pauvre et le sol le plus riche. Les chiffres indiquent les années successives de récolte (5 coupes en année 1 ; 4 coupes pendant les années 2 à 5).

Figure 5 : Cumulated N harvests in the mixed clover and grass for the initially poorer and richer soils. The number indicate the five successive years of harvest (5 regrowths in year 1 ; 4 regrowths in years 2 to 5).



Finalement, le bilan d'azote (tableau 4) n'est pas plus élevé dans les sols initialement pauvres (moins de 300 kg N/ha en 5 ans), mais tend au contraire à être plus important dans les sols initialement riches (plus de 340 kg N/ha en 5 ans). Une première raison, soulignée plus haut, tient aux pertes plus élevées dans les sols initialement pauvres (tableau 4) où le trèfle fixe plus d'azote mais où la graminée en immobilise moins (tableau 3). Une deuxième raison pourrait être recherchée dans une meilleure aptitude des sols initialement riches à immobiliser l'azote fixé à plus long terme, c'est-à-dire dans des compartiments plus stables de la matière organique des sols.

5. Oscillations des flux d'azote

* Interprétation

La réponse oscillatoire des récoltes d'azote à la fertilité initiale ne dépend pas du climat puisqu'elle est établie à partir de la comparaison simultanée des réponses de plusieurs peuplements durant les mêmes repousses. En revanche, elle dépend de la régulation interne des flux d'azote. Ainsi, les oscillations temporelles que nous avons eu la chance d'observer sur la série chronologique des récoltes N ne sont pas le fruit du hasard, mais sont aussi déterminées par le cycle de l'azote.

Premièrement, nous ne constatons pas de renversement du gradient initial de fertilité. C'est sans doute parce que l'adaptation du taux de trèfle à l'augmentation de la disponibilité N (qu'il a lui-même induite) est suffisamment rapide. Deuxièmement, comment est-il possible que le gradient de fertilité se rétablisse après qu'il ait disparu (figure 4) ? Il faut supposer qu'il demeure dans les sols un reste de leur fertilité initiale avant le semis. Il existerait donc plusieurs composantes du pouvoir de fourniture en azote des sols, qui dépendent de l'échelle de temps considérée : la part de fertilité compensable par l'activité du trèfle et consommable par la graminée a une durée de vie de 2 ans, alors que la fertilité initialement acquise avant le semis se maintient pendant toute la durée de l'expérience (5 ans). Encore cette interprétation reste-t-elle trop schématique. En effet, la réponse oscillatoire du taux de trèfle à la fertilité initiale s'atténue au cours du temps en intensité et en périodicité (figure 4b) et il est possible qu'une évolution à long terme se superpose à la dynamique oscillatoire à plus court terme.

* Processus impliqués

La dynamique des flux N au cours du temps met en jeu tour à tour les quatre processus suivants :

- 1/ La fixation de N₂ agit positivement sur le transfert d'azote à la graminée. Le processus consiste en la minéralisation de l'azote (fixé ou assimilé) du trèfle : d'une part, le recyclage de l'azote des parties aériennes à travers la consommation par les animaux, la digestion et la restitution des urines et fèces ; d'autre part, la minéralisation des exsudats et des litières de racines, de nodules morts et de feuilles sénescentes (Goodman, 1988 ; Dubach et Russelle, 1994).

- 2/ Le transfert d'azote du trèfle à la graminée rétroagit négativement sur la fixation N : le principal processus responsable est la compétition entre les deux espèces, l'ombrage exercé par la graminée sur le trèfle étant favorisé par la disponibilité en azote (Soussana *et al.*, 1995 ; Soussana et Arregui, 1995 ; Simon *et al.*, 1997).

- 3/ La graminée agit négativement sur la disponibilité de l'azote : le processus consiste dans une organisation de l'azote dans la biomasse du ray-grass et dans une immobilisation d'azote dans les résidus racinaires. Ainsi, une partie de l'azote fixé par le trèfle est immobilisée dans le sol, participant à son bilan apparent positif.

- 4/ Le trèfle répond favorablement à la diminution de l'azote disponible : par un processus inverse du 2/, l'immobilisation d'azote par la graminée rétroagit négativement sur sa croissance et favorise le trèfle dans la compétition pour la lumière (Faurie *et al.*, 1996) ; en conséquence, la fixation symbiotique d'azote est de nouveau stimulée (retour à 1/).

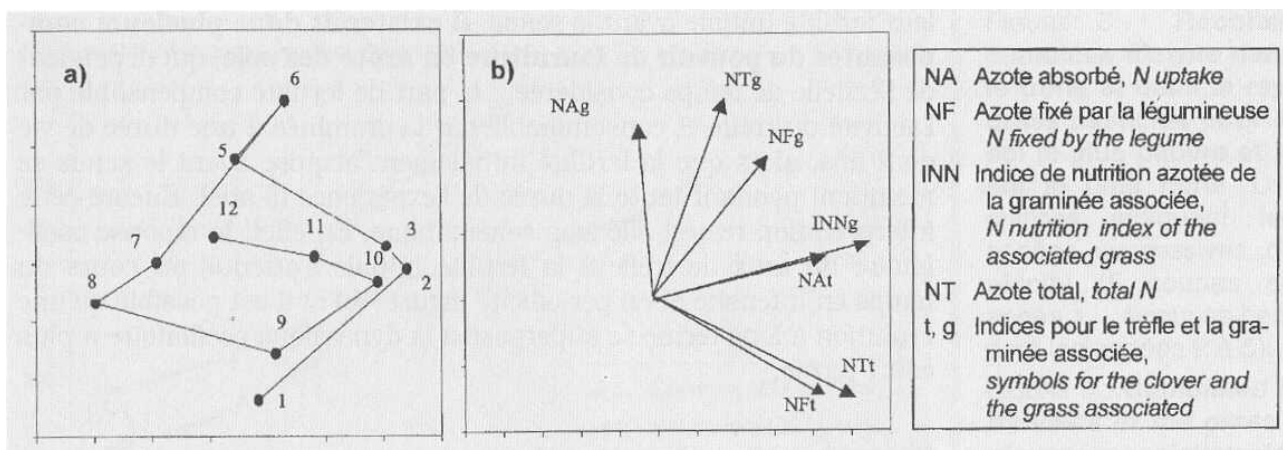
* Forme des rétroactions

La forme des rétroactions et des oscillations n'est pas symétrique : une représentation cumulée des flux d'azote récolté dans les deux espèces (figure 5) montre que les phases de fixation, de transfert d'azote fixé vers la graminée et d'épuisement par la graminée de la fertilité acquise par le trèfle s'enchaînent de façon progressive. En revanche, le trèfle redémarre brutalement lorsque la croissance de la graminée a été affaiblie par la carence azotée. Une analyse de l'ensemble des variables (figure 6) montre que le niveau de nutrition de la graminée

réagit à la fixation maximale d'azote par le trèfle dans le délai d'une repousse (Loiseau *et al.*, 2001). Une absorption maximum par la graminée de l'azote fixé se produit dans le délai de 2 à 3 repousses. La production totale de la graminée réagit seulement 3 à 4 repousses après un maximum de la fixation symbiotique d'azote. Dans cette dynamique, l'origine de l'azote utilisé par la graminée provient tour à tour préférentiellement du trèfle puis du sol, la récolte totale d'azote dans la graminée étant maximisée dans un stade intermédiaire où contribuent les deux sources d'azote.

Figure 6 : Dynamique pendant 3 ans des flux d'azote récoltés dans l'association. Résultats d'une analyse en composantes principale des flux d'azote au cours de 12 repousses pendant 3 ans (1993-1995). Les deux premiers axes représentent 37 et 27% de la variance. a) Evolution cyclique pendant les repousses successives ; b) Interprétation des axes en termes de flux d'azote.

Figure 6 : Dynamics of the nitrogen fluxes in the harvests of the mixed sward during 3 years. Results of a Principal Component Analysis of the N fluxes for 12 regrowths during 3 years (1993-1995). The two first components represent 37 and 27% of the variance. A- Cyclical evolution during the successive regrowths ; B- Interpretation of the axes in terms of N fluxes.



* Origines de la variabilité du taux de trèfle

La variabilité du taux de trèfle est considérée comme un inconvénient pour la gestion des associations. Une part de cette variabilité a une origine externe et occasionnelle (stress climatique, piétinement, faible fréquence d'exploitation, nutrition PK insuffisante ; Simon *et al.*, 1997) ; une autre part est régulière, d'origine externe (variations climatiques saisonnières) ou interne (flux C et N). La difficulté pour la gestion est de pouvoir différencier les fluctuations adaptatives d'origine interne liées aux flux C et N des fluctuations ayant une origine externe. Dans l'expérience, le protocole semble avoir minimisé les variations de type occasionnel. L'analyse de variance explique 92% de la variation totale et identifie deux facteurs responsables du taux de trèfle blanc et des flux N : le climat saisonnier pour 28%, le cycle de l'azote pour 64%, dont 50% pour l'effet année et 14% pour l'effet de la fertilité initiale.

* Conséquences pratiques

La part d'instabilité des états d'associations relevant des flux C et N a plusieurs conséquences pratiques pour la gestion. Une première est que les dynamiques saisonnières et annuelles ne sont pas strictement identiques pour un sol initialement riche ou pauvre : les fluctuations sont plus importantes sur les sols initialement pauvres qui présentent la plus forte proportion moyenne et maximale de trèfle. Une deuxième est que l'instabilité interannuelle des associations est pour une grande part le reflet de leurs propriétés adaptatives et, par conséquent, la condition de leur durabilité. Limiter par les techniques la variabilité des flux internes revient à

perturber les capacités d'adaptation de l'écosystème : maintenir mal à propos le trèfle à un stade où les flux N tendent à le faire régresser, c'est au mieux se servir du trèfle comme d'une graminée, au pire favoriser le lessivage et augmenter le risque de perdre la graminée ; soutenir la graminée par l'azote à un stade où le trèfle pourrait se développer revient au mieux à retarder la fixation d'azote et au pire à augmenter le risque d'extinction du trèfle.

6. Arrière-effet des peuplements sur les sols

* Compartiments du sol affectés par les peuplements

L'état des sols a été caractérisé en 1995, après 3 ans de culture (Alvarez *et al.* 1998), et en 1997, après 5 ans de culture (Assman *et al.*, 2001). La nature des peuplements affecte peu les teneurs en C et N total et pas la fraction stable de la matière organique protégée et complexée avec les minéraux du sol (84% du carbone total). En revanche, la nature du couvert et la fertilité initiale influencent fortement la biomasse microbienne et deux compartiments de matière organique : les matières organiques particulaires (MOP) obtenues par tamisage et densimétrie à l'eau et les matières organiques extractibles (MOE) obtenues par autoclavage. Les premières sont des résidus de débris à C/N élevé, directement issus des apports d'organes végétaux morts ; les secondes renferment les métabolites à faible C/N issus du turnover microbien (Lemaitre *et al.*, 1993). Bien qu'ils ne représentent respectivement que 5 et 11% du carbone total, ces deux compartiments constituent les meilleurs indicateurs du fonctionnement trophique des sols selon les peuplements (Assman *et al.*, 2001). Parmi les tests de laboratoire, les traitements agissent de façon très significative sur la minéralisation du carbone et de l'azote. Le rapport entre le carbone minéralisé et l'azote minéralisés pendant 28 jours d'incubation des sols à 28°C est particulièrement affecté, indiquant grossièrement le C/N des substrats utilisés par la biomasse microbienne (Alvarez *et al.*, 1998).

* Influence du couvert

Dans les sols nus, les trois compartiments de matières organiques (fraction stable, MOP et MOE) sont fortement diminués par rapport aux sols cultivés. Dans les sols cultivés, la fraction stable n'est pas modifiée par la nature de la culture, soit qu'elle n'ait pas changé, soit qu'elle ait été renouvelée de la même façon sous les trois cultures.

Les couverts purs de graminée sont caractérisés par une accumulation et un rapport C/N importants des résidus organiques (MOP), par une forte minéralisation du carbone (Cmin) et par une faible minéralisation nette de l'azote (Nmin) en incubation de laboratoire (tableau 5). Le rapport de ces deux vitesses de minéralisation (Cmin/Nmin = 21) est proche de celui des résidus (C/N_{MOP} = 22). Le stockage dans le sol sous la graminée pure non fertilisée se réalise donc préférentiellement sous forme de débris présentant un fort pouvoir d'immobilisation de l'azote. La production végétale récoltable est limitée par l'azote et les pertes de nitrates par lessivage sont limitées par un excès relatif de carbone.

Au contraire, les sols sous couverts purs de trèfle sont caractérisés par une accumulation et un C/N faibles des résidus, par une minéralisation du carbone réduite et par une minéralisation nette de l'azote élevée. En incubation de laboratoire, le rapport Cmin/Nmin (10) est plus proche de celui des métabolites microbiens (C/N_{MOE} = 11) que de celui des résidus (C/N_{MOP} = 13 ; tableau 5). L'azote minéralisable est donc stocké sous des formes labiles à C/N faible. Ce statut organique correspond aux productions les plus élevées ainsi qu'aux pertes N maximales enregistrées pour le lessivage des nitrates pendant la culture (Alvarez *et al.*, 1998) : la faible aptitude des sols à immobiliser l'azote sous le trèfle pur peut s'expliquer par un défaut relatif de carbone organique.

Par rapport aux cultures pures, les associations présentent des valeurs intermédiaires pour la masse et le C/N des résidus, ainsi que pour le carbone minéralisé, l'azote minéralisé et le rapport Cmin/Nmin. La valeur du rapport Cmin/Nmin (13) se situe entre celle des résidus (C/N_{MOP} = 16) et celle des métabolites microbiens (C/N_{MOE} = 11). Les deux formes de stockage sous forme de résidus et de métabolites expliquent une minéralisation intermédiaire entre celle des deux peuplements purs. En revanche, la quantité de métabolites microbiens accumulée sous l'association n'est pas intermédiaire entre celles des deux cultures pures, mais supérieure à celle observée sous le trèfle pur (tableau 5). Ainsi, l'adjonction des apports carbonés de la graminée aux apports azotés de la légumineuse favorise la synthèse et l'accumulation de métabolites microbiens : sous les associations, les flux d'azote sont co-limités par les ressources en carbone et en azote et l'équilibre ainsi

réalisé entre les deux éléments est propre à maximiser le stockage d'azote dans la réserve minéralisable du sol.

Tableau 5 : Arrière-effets des traitements sur l'activité biologique et sur les compartiments organiques des sols selon le peuplement. Activités en tests de laboratoire après 3,5 ans de culture (Alvarez et al., 1998) : biomasse microbienne (BM) ; compartiments organiques après 5 ans de culture (Assman et al., 2001).

Table 5 : After-effect of the treatments on the biological activity and on the organic compartments of the soils. Activity in laboratory incubation tests after 3.5 years (Alvarez et al., 1998) ; organic constituents after 5 years (Assman et al., 2001).

	Sol nu	Ray-grass	Trèfle	Association
Année 1995 (après 3,5 ans de culture, ALVAREZ <i>et al.</i> , 1998)				
Biomasse microbienne-C (ppm)	170 _a	440 _c	380 _c	440 _c
Flux Cmin	190 _a	730 _d	520 _b	600 _c
Flux Nmin	18 _a	36 _b	50 _d	45 _c
Cmin/Nmin	11	20	10	13
Sol pauvre	10	24	11	13
Sol riche	11	18	10	14
Année 1997 (après 5 ans de culture, ASSMAN <i>et al.</i> , 2001)				
Résidus organiques libres supérieurs à 0,2 mm (MOP)				
(kg C/ha)	137 _d	3118 _a	1510 _c	2201 _b
C/N	12 _c	2 _a	13 _c	16 _b
Métabolites microbiens extraits par autoclavage (MOE)				
(kg C/ha)	2626 _c	4108 _b	4238 _b	4568 _a
C/N	11,1 _b	11,9 _a	11,3 _b	11,2 _b
Fraction stable dans l'horizon 0-15 cm				
(t C/ha)	26 _b	29 _{ab}	30 _{ab}	31 _a
C/N	12,2 _a	12,4 _a	12,5 _a	13,1 _a

* Fourniture N du sol après labour

L'arrière-effet des traitements sur la minéralisation de l'azote *in situ* a été mesuré par le lessivage des nitrates pendant les trois saisons de drainage suivant le labour (1997-2000). En moyenne des 3 ans, la faible minéralisation annuelle (90 kg N/ha/an) dans le sol resté nu et privé d'apports organiques peut être attribuée à la consommation des différents substrats par la biomasse microbienne et à leur épuisement rapide (résidus) ou progressif (métabolites microbiens). Parmi les précédents cultivés, la minéralisation est la plus faible derrière graminée pure (182 kg N/ha/an), en cohérence avec l'accumulation dans le sol de débris à fort pouvoir immobilisateur d'azote ; elle est la plus élevée après les couverts contenant du trèfle pur ou associé dont le sol a accumulé le plus de métabolites microbiens (respectivement 229 et 231 kg N/ha/an).

Si l'on compare les valeurs moyennes avant et après les 5 ans de culture, la minéralisation N des sols estimée par le lessivage des nitrates diminue sous les sols nus, reste identique à la valeur avant semis pour la graminée pure et augmente après un trèfle pur ou associé (figure 7). La diminution sous le sol nu résulte de l'épuisement progressif de l'azote minéralisable par le lessivage, en l'absence de couvert capable d'organiser l'azote et de renouveler la réserve minéralisable. La stabilité sous la graminée pure s'explique par un bilan d'azote voisin de zéro. L'augmentation après trèfle pur ou associé s'explique par l'augmentation du bilan N permis par la fixation symbiotique.

Après le labour de la graminée pure, le gradient de fertilité initial des sols est restauré à l'identique de celui d'avant le semis (figure 8), parce qu'en absence de fixation et de lessivage, le recyclage par les déjections maintient un bilan N voisin de 0 dans tous les sols. En présence de trèfle, un an après le labour, la minéralisation est plus augmentée sur les sols initialement pauvres que sur les sols initialement riches, de telle façon que le gradient initial de fertilité est entièrement compensé (figure 8). L'augmentation de la fertilité du sol

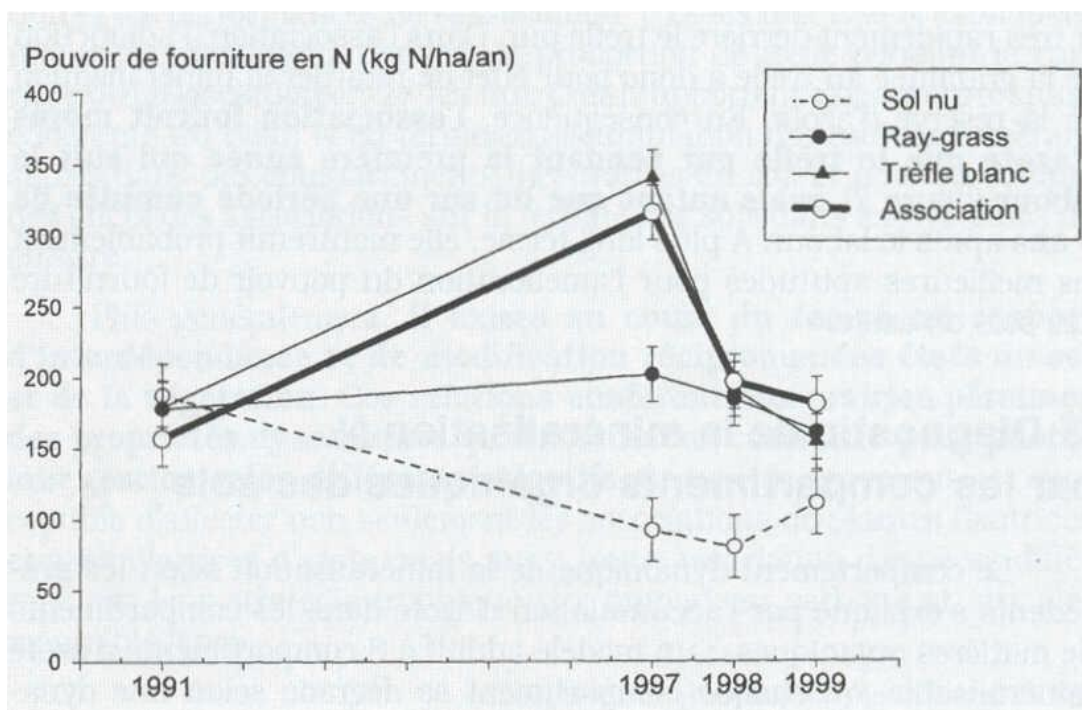
par rapport à celle d'avant le semis est donc maximale pour les sols initialement pauvres, où la fixation d'azote par le trèfle était la plus élevée pendant la culture. Une partie de la minéralisation d'azote du sol observée après le labour d'un trèfle ou d'une association provient donc bien de l'azote introduit par la fixation symbiotique, puis accumulé dans le sol pendant la culture.

Figure 7 : Evolution du pouvoir de fourniture en azote avant et après les cultures.

Les traitements (cultures ou sol nu) sont réalisés pendant la période de 1992 à 1996. Le pouvoir de fourniture en azote des sols est mesuré par la lixiviation N en sol nu avant (1991) et après le traitement (1997, 1998 et 1999). Chaque point est la moyenne pour 3 (sol nu), 5 (cultures pures) et 18 lysimètres (associations) (Assmann et al., 2001).

Figure 7 : N supplying capacity of the soil before and after the crops.

The treatments (crop and bare soil) were performed during the period from 1992 to 1996. The soil N supplying capacity was measured by N leaching in bare soil before (1991) and after the treatment (1997, 1998 and 1999). The values are the means for 3, 5 and 18 lysimeters for the bare soils, the pure swards and the mixed swards, respectively (Assmann et al., 2001).



La minéralisation diminue pendant les années successives qui suivent le labour (figure 7). Plus ou moins rapide selon les traitements, elle nous fournit une indication sur le temps de résidence de la réserve d'azote minéralisable accumulée pendant la culture. La minéralisation annuelle diminue lentement derrière les précédents graminée pure et très rapidement derrière le trèfle pur. Dans l'association, l'adjonction de la graminée au trèfle a donc pour effet de retarder la minéralisation de la réserve d'azote. En conséquence, l'association fournit moins d'azote que le trèfle pur pendant la première année qui suit le labour (figure 7), mais autant que lui sur une période cumulée de 3 ans après le labour. A plus long terme, elle montrerait probablement les meilleures aptitudes pour l'amélioration du pouvoir de fourniture des sols en azote.

* Diagnostic de la minéralisation N par les compartiments organiques des sols

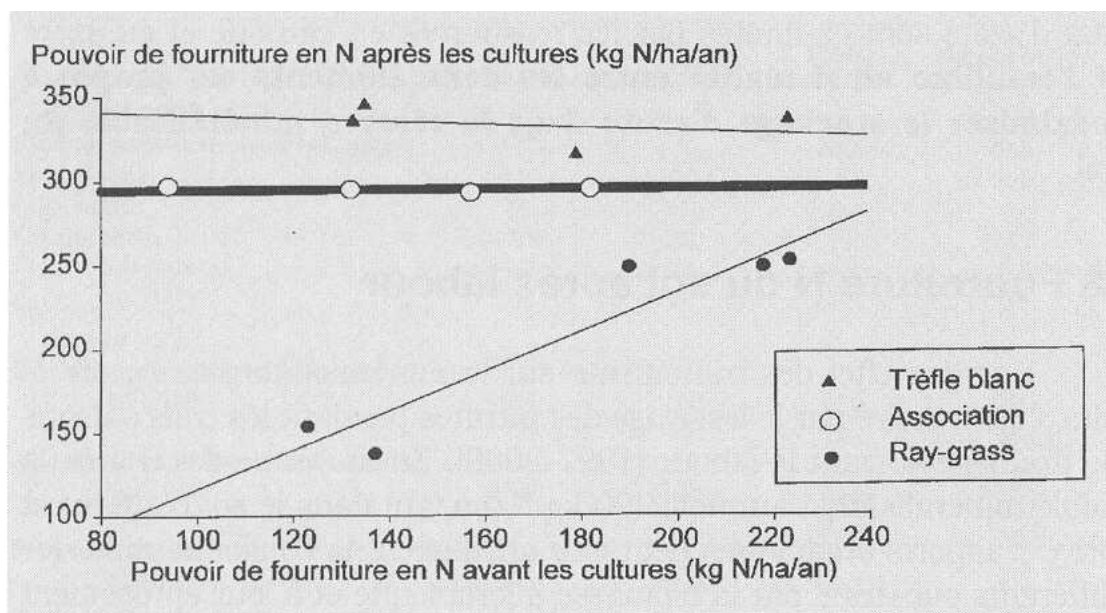
Le comportement dynamique de la minéralisation selon les précédents s'explique par l'accumulation d'azote dans les compartiments de matières organiques : un modèle additif à 3 compartiments d'azote minéralisable, où chaque compartiment se dégrade selon une dynamique d'ordre 1, rend compte de la minéralisation cumulée de l'azote observée tous les quinze jours pendant 3 ans sur les 28 cases semées. Par corrélation non linéaire,

Assman *et al.* (2001) ont calculé les constantes de temps de chaque compartiment, c'est-à-dire le temps nécessaire pour minéraliser en sol nu, après travail du sol initial, 63% du compartiment d'azote organique accumulé en fin de culture. Après le labour, les débris se dégradent le plus rapidement avec une constante de temps moyenne de 0,7 an ; les métabolites microbiens constituent une réserve plus lentement minéralisable de constante de temps moyenne de 1,3 an ; enfin, la matière organique stable se dégrade très lentement selon une constante de temps de 25 ans.

Le compartiment des débris apporte une indication sur la capacité des sols à immobiliser l'azote, tant par sa masse que par son C/N. Le temps de résidence des compartiments actifs augmente avec la masse et le C/N des débris, traduisant leur effet d'immobilisation d'azote. Le compartiment des métabolites microbiens rend compte de la plus grande partie de la minéralisation N observée et constitue par conséquent un puissant indicateur de la fertilité en azote à moyen terme, à l'échelle du système de culture. Ce travail contribue plus généralement à un diagnostic de "fertilité N" des sols qui mériterait d'être testé dans d'autres situations.

Figure 8 : Pouvoir de fourniture des sols en azote avant (1991) et après (1997) les cultures. Chaque point correspond à un lysimètre.

Figure 8 : Soil N supplying capacity before and after the crops, according to the initial soils status. One point corresponds to one lysimeter.



Conclusion

Les facteurs qui peuvent expliquer les variations de la teneur en trèfle, ainsi que certaines des performances agricoles et environnementales des associations graminée - trèfle, sont multiples (Simon *et al.*, 1997). L'étude et la gestion des couverts associés est rendue difficile par la coexistence de ces facteurs. De nombreux travaux se sont concentrés sur l'effet de facteurs externes comme la fertilisation, le climat ou l'impact des animaux sur la dynamique des populations d'espèces associées (nombre et poids des unités végétatives, mortalité, capacité de colonisation). Il faut aussi tenir compte du rôle dynamique et cumulatif des flux C et N dans l'écosystème sol - peuplement sur la composition et les performances de l'association : 1/ les flux C et N expliquent une partie des fluctuations de la proportion de trèfle pendant la carrière des associations ; 2/ les flux C et N apportent une interprétation cohérente du bilan N en termes d'accumulation de réserves minéralisables dans des compartiments mesurables du sol, et rendant compte des effets des associations sur la fertilité des sols dans les systèmes de culture.

Plus généralement, il existe au cours du temps un rapport d'interdépendance et de modification réciproque des états du sol et de la végétation. Ces relations confèrent aux prairies pérennes des propriétés dynamiques qu'il faut mieux connaître pour piloter leur gestion selon différents objectifs. Ce type de processus est susceptible d'affecter non seulement les associations de plantes fixatrices et assimilatrices d'azote, mais aussi toute association d'espèces différant par leur stratégie trophique par rapport au carbone et aux éléments biogènes.

Accepté pour publication, le 23 avril 2002

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Alvarez G., Chaussod R., Loiseau P., Delpy R. (1998) : "Compartmental and biological indicators of the C-N cycles under pure and mixed grass-clover swards", *Eur. J. Agron.*, 9, 157-172.
- Assmann T.S., Loiseau P., Delpy R., Ollier J.L. (2001) : "Soil organic matter fractions and the kinetics of inorganic N as affected by previous white clover (*Trifolium repens* L.) content in grasslands", *11th Nitrogen Workshop*, 9-12 Sept. 2001, Reims, 241-242.
- Boller B.C., Nösberger J. (1987) : "Symbiotically fixed nitrogen from field-grown white and red clover mixed with ryegrasses at low levels of ^{15}N fertilization", *Plant and Soil*, 104, 219-226.
- Carrère P., Louault F., Soussana J.F. (1997) : "Tissue turnover within grass-clover mixed swards grazed by sheep. Methodology for calculating growth, senescence and intake fluxes", *J. Appl. Ecol.*, 34, 333-348.
- Dubach M., Russelle M.P. (1994) : "Forage legume roots and nodules and their role in nitrogen transfer", *Agron. J.*, 86, 259-266.
- Eltilib A.M., Ledgard S.F. (1988) : "Production and nitrogen fixation by 'Grassland Kopu' and 'Grassland Huia' white clovers under different nitrogen regimes", *N.Z. J. Agric. Res.*, 31, 325-330.
- Farrugia A., Decau M.-L., Vertès F., Delaby L. (1997) : "En prairie, la balance azotée à l'échelle de la parcelle", *Fourrages*, 151, 281-296.
- Faurie O., Soussana J.F., Sinoquet H. (1996) : "Radiation interception, partitioning and use in grassland-clover mixtures", *Ann. Bot.*, 77, 35-45.
- Frame J., Newbould P. (1986) : "Agronomy of white clover", *Adv. in Agron.*, NC Brady ed., 40, 1-88.
- Goodman P.J. (1988) : "Nitrogen fixation, transfer and turnover in upland grass-clover swards, using ^{15}N isotope dilution", *Plant and Soil*, 112, 247-254.
- Hogh Jensen H., Schjoerring J.K. (1997) : "Interactions between white clover and ryegrass under contrasting nitrogen availability: N_2 fixation, N fertilizer recovery, N transfer and water use efficiency", *Plant and Soil*, 197, 187-199.
- Jorgensen F.V., Ledgard S.F. (1997) : "Contribution from stolons and roots to estimates of the total amount of N_2 fixed by white clover (*Trifolium repens* L.)", *Ann. of Botany*, 80, 641-648.
- Jorgensen F.V., Jensen E.S., Schjoerring J.K. (1999) : "Dinitrogen fixation in white clover grown in pure stand and mixture with ryegrass estimated by the immobilized ^{15}N isotope dilution method", *Plant and Soil*, 208, 293-305.
- Laurent F., Farrugia A., Vertès F., Kerveillant P. (2000) : "Effet de la conduite de la prairie pâturée sur la lixiviation du nitrate. Proposition pour une maîtrise du risque à la parcelle", *Fourrages*, 164, 397-420.
- Ledgard S.F., Steele K.W. (1992) : "Biological nitrogen fixation in mixed legume/grass pastures", *Plant and Soil*, 141, 137-153.
- Lemaitre A., Tavant Y., Chaussod R., Andreux F. (1993) : "Characterization of microbial components and metabolites isolated from a humic calcic soils", *Eur. J. Soil Biol.*, 31, 1217-133.
- Loiseau P., Delpy R., Pépin D., Dublanquet J. (1995) : "Utilisation de la lysimétrie en sol nu pour apprécier la minéralisation de l'azote en fonction des systèmes de culture fourragers précédents", *C.R. Acad. Agri. de France*, 81(4), 85-100.
- Loiseau P., de Montard F.X., Triboi E., Gachon L., Robelin M. (1996) : "Site de Theix (Puy-de-Dôme) 1 - Etude de la minéralisation de l'azote in situ", *Un point sur ... Trente ans de lysimétrie en France 1960-1990*, J.C. Muller coordinateur, INRA Editions, 249-273.
- Loiseau P., Carrère P., Lafarge M., Delpy R., Dublanquet J. (2000) : "Effect of Soil-N and urine-N on nitrate leaching under pure grass, pure clover and mixed grass/clover swards", *Europ. J. of Agronomy*, 14, 113-121.

Loiseau P., Soussana J.F., Louault F., Delpy R. (2001) : "Soil N contributes to the oscillations of the white clover content in mixed swards of perennial ryegrass under conditions that simulate grazing", *Grass and Forage Science*, 56, 1-13.

Parsons A.J., Orr R.J., Penning P.D., Lockyer D.R., Ryden J.C. (1991) : "Uptake, cycling and fate of nitrogen in grass-clover swards continuously grazed by sheep", *J. Agric. Sci.*, 116, 47-61.

Schwinning S., Parsons A.J. (1996) : "Analysis of the coexistence mechanisms for grasses and legumes in grazing systems", *J. Ecol.*, 84, 799-813.

Simon J.C., Leconte D., Vertès F., Le Meur D. (1997) : "Maîtrise de la pérennité du trèfle blanc dans les associations", *Fourrages*, 152, 483-498.

Soussana J.F., Arregui M.C. (1995) : "Impact de l'association sur le niveau de nutrition azotée et la croissance du ray-grass anglais et du trèfle blanc", *Agronomie*, 15, 81-96.

Soussana J.F., Vertès F., Arrégui M.C. (1995) : "The regulation of clover shoot growing points density and morphology during short term clover decline in mixed swards", *Europ. J. Agron.*, 4, 205-215.

Thornley J.H.M., Bergelson J., Parsons A.L. (1995) : "Complex dynamics in a carbon-nitrogen model of a grass-legume pasture", *Ann. Bot.*, 75, 79-99.

Vertès F., Soussana J.F., Louault F. (1993) : "Utilisation de marquages ^{15}N pour la quantification de flux d'azote en prairies pâturées", *Utilisation des isotopes stables pour l'étude du fonctionnement des plantes*, Paris, 6-17 décembre 1993, P. Maillard et R. Bonhomme édés., INRA, *Les Colloques*, N° 70, 1995, 265-275.

Vertès F., Simon J.C., Le Corre L., Decau M.L. (1997) : "Les flux d'azote au pâturage. II- Etude des flux et de leurs effets sur le lessivage", *Fourrages*, 151, 263-280.

Vinther F.P. (1998) : "Biological nitrogen fixation in grass-clover affected by animal excreta", *Plant and Soil*, 203, 207-215.

SUMMARY

Carbon and nitrogen fluxes and the dynamics of mixed ryegrass white / clover sward under grazing

In mixed ryegrass and white clover swards, an adaptation of the relative growth of the companion species results in a regulation of the input in carbon and nitrogen : displacing in one sense the availability in one element feeds back to displace in the same sense the input of the other one. The time delay by which C and N availability in the soil is regulated induces oscillations of the clover percentage in the mixture. The percentage of both species is an indicator of the actual N availability in the environment. In mixed swards under grazing, a positive N balance increases the soil N supplying capacity. The regulation of the C and N fluxes during the crop maximises the amount of N accumulated and the residence time of the mineralizable N. The after-effect of mixed swards on the capacity of the soil to supply N can be diagnosed by the ratio of the C mineralized to the N mineralized in laboratory incubation tests, and by the measurement of two soil organic matter compartments : the free particulate organic matter, characteristics of the grass (C:N ratio by 13 to 22) and the microbial metabolites (C:N ration by 11), characteristics of the white clover.