

QUELQUES DONNÉES CONCERNANT LA NUTRITION MINÉRALE DES PLANTES FOURRAGÈRES

I. — RAPPEL DES PROCESSUS INTERVENANT DANS LA NUTRITION MINÉRALE DES PLANTES SUPÉRIEURES (1)

1) Transport des éléments minéraux vers la racine.

Les éléments minéraux adsorbés sur les colloïdes ou dissous dans la solution du sol transitent vers la racine par deux processus :

a) *Mass-flow* ou transport par l'eau de transpiration des végétaux. Ce phénomène est susceptible de mettre à la disposition de la plante des quantités d'éléments variables avec la concentration de la solution du sol et sans relation avec les exportations des plantes en chacun des éléments (tableau I). Ce processus est donc insuffisant pour assurer l'alimentation de la plante.

b) *Diffusion* ou mouvement d'ions se produisant sous l'effet d'un gradient de concentrations. Elle dépend du pouvoir absorbant du sol et de la mobilité des ions. Elle n'intervient que sur de faibles distances. D'après BLANCHET (1968), la diffusion en quelques jours concerne une épaisseur de sol de 2,5 mm pour P, 7,5 mm pour K, 20 mm pour Ca et Mg.

(1) La nutrition par les feuilles, peu importante par rapport à l'alimentation par voie racinaire, ne sera pas évoquée.

TABLEAU 1

QUANTITES TRANSPORTEES PAR 600 mm D'EAU TRANSPIREE
PAR UNE FETUQUE DES PRES
ET EXPORTATIONS DE LA FETUQUE

Elément	kg d'éléments transportés par 600 mm	Exportations de la Fétuque des prés		
		6 t/ha M.S.	12 t/ha M.S.	17 t/ha M.S.
P	1,2	20	42	72
K	60	162	400	644
Ca	1.200	35	66	100
Mg	50	9	17	28

2) Absorption par la racine.

Elle est active principalement dans les zones jeunes des racines et des poils absorbants. C'est un phénomène sélectif : la plante choisit les éléments les plus utiles à son métabolisme. L'absorption se fait à partir de la solution du sol ou des surfaces de l'argile. Elle comporte :

- une phase passive d'échanges des ions sur les surfaces d'échange de la racine : les cations sont échangés contre les H⁺ des parois cellulaires porteuses, en raison de leur constitution biochimique, de charges négatives déterminant une capacité d'échange de cations ;
- une phase active de pénétration qui est assurée par l'énergie fournie par la respiration. Le transport de chaque ion se fait par un transporteur spécifique.

3) Métabolisation.

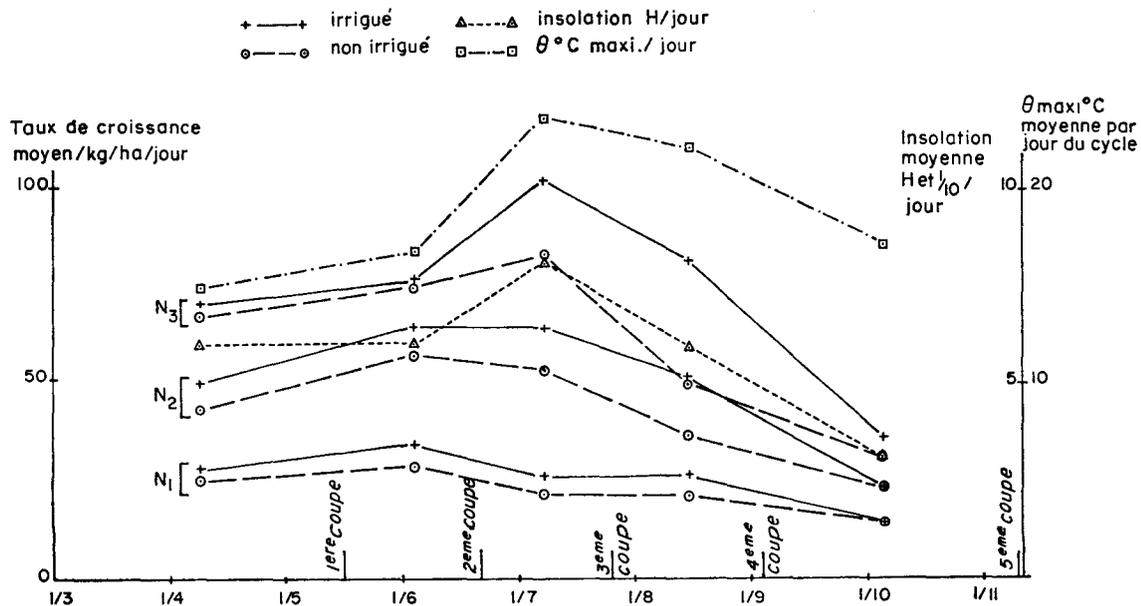
Les éléments absorbés sont transformés dans la plante pour donner des substances de masse moléculaire plus élevée. Par exemple, les nitrates absorbés en tant qu'anion NO_3 sont réduits dans la racine ou dans les feuilles selon le processus suivant :



La réduction des nitrates est assurée par une enzyme, la nitrate-réductase (métallo-flavo-protéine avec Mo comme métal actif).

II. — EXEMPLE DE L'INFLUENCE DE LA NUTRITION MINÉRALE SUR L'UTILISATION DE L'ÉNERGIE SOLAIRE PAR L'HERBE

GRAPHIQUE 1



Le graphique 1 montre, pour une Fétuque des prés Naïade en 1968 à Dijon, les courbes de production (production moyenne par jour et par cycle, en kg/ha) pour les différentes doses d'azote employées dans un essai factoriel eau \times azote, pour lequel les traitements sont les suivants :

- 1) Eau : I = irrigation à l'optimum (ETP-P),
T = pluviométrie naturelle ;
- 2) Azote (kg/ha).

	1 ^{er} cycle	2 ^e cycle	3 ^e cycle	4 ^e cycle	5 ^e cycle	Total
N ₁	50	25	25	25	25	150
N ₂	100	50	50	50	50	300
N ₃	200	100	100	100	100	600

La comparaison avec les courbes climatiques (insolation moyenne par jour et par cycle et température maximum moyenne par jour et par cycle) montre que dans les traitements 1 et 2 l'azote limite l'utilisation de l'énergie solaire.

III. — FACTEURS D'ORDRE NUTRITIF INTERVENANT DANS LE PROCESSUS DE NUTRITION DES PLANTES FOURRAGERES

1) Facteurs intervenant dans le métabolisme de l'azote.

Spécificité d'utilisation de NO₃ :

Des différences entre espèces et variétés de graminées fourragères ont été mises en évidence par C. BLANC (1962) en culture sur sable avec des solutions nutritives de concentration en nitrate croissant de 2 à 10 m.e. par litre. Le Ray-grass utilise mieux les fortes doses de NO₃ que le Dactyle (production de matière sèche plus élevée ; teneur en nitrates du végétal plus faible), les Fétuques étant intermédiaires. Des différences importantes se manifestent entre les souches, Floréal par exemple réduisant mieux les nitrates que Prairial.

J.-M. LEFEBVRE et A. LIBOIS (1969) ont montré que la Fléole à Dijon absorbe, réduit et métabolise en quelques semaines 60 kg/ha de N. Par contre, un apport de 150 kg/ha de N donne lieu à une absorption très incomplète.

Il apparaît donc un facteur génétique lié vraisemblablement à un équipement enzymatique différent entre espèces et variétés qui permet une métabolisation variable de l'azote.

Influence de K sur la réduction des nitrates :

D. BLANC, cité par G. DROUINEAU (1963) a montré sur Dactyle de six semaines que la teneur de la plante en N nitrique diminuait par apport de K jusqu'à certaines limites de concentration en nitrates (tableau II).

TABLEAU II

INFLUENCE DE K SUR LA REDUCTION DES NITRATES
CHEZ LE DACTYLE

<i>Traitements</i>	<i>N-NO₃⁻ de M.S. des parties aériennes</i>
N ₅ K ₁	0,10
N ₅ K ₃	0,02
N ₅ K ₅	0,03
N ₅ K ₇	0,02
N ₁₀ K ₁	1,55
N ₁₀ K ₃	1,16
N ₁₀ K ₅	0,80
N ₁₀ K ₇	0,84
N ₁₅ K ₁	1,66
N ₁₅ K ₃	1,50
N ₁₅ K ₅	1,71
N ₁₅ K ₇	1,67

Limites d'utilisation des nitrates. Influence de la nutrition mixte :

De nombreux travaux de D. BLANC (1961-1963) sur Dactyle ont mis en évidence une action dépressive de NO_3^- aux fortes concentrations, avec accroissement concomitant de la teneur en NO_3^- du végétal. Ce phénomène, qui n'est dû ni à une carence en molybdène, ni à une insuffisance de chaînes carbonées, est lié à l'action limitée de la nitrate-réductase. L'apport de NH_4 en substitution à une partie de NO_3^- permet une métabolisation plus rapide de l'azote car il fait intervenir dans la plante une forme d'azote déjà réduite.

Influence de l'apport d'azote sur la qualité du fourrage :

D. BLANC (1959) l'a étudiée sur Dactyle en culture sur sable, et J.-M. LEFEBVRE (1967-1968) sur Dactyle en plein champ. Ces travaux ont montré que, quand l'apport de NO_3^- croît, les différentes formes d'azote (minéral, organique, soluble et protéique) croissent dans les parties aériennes, tandis que la teneur en glucides solubles totaux décroît, en particulier les glucides non réducteurs.

J.-M. LEFEBVRE a suivi l'évolution des glucides et des formes d'azote en cours de cycle dans le végétal et fait apparaître un accroissement des glucides et une diminution des différentes formes d'azote avec le temps pour un même cycle.

Pour le même auteur, la fertilisation ammoniacale-nitrique ou ammoniacale se traduit, par rapport à l'apport nitrique, par une métabolisation plus rapide de l'azote en composés organiques solubles (amides et aminoacides). Par ailleurs, en décalant l'apport d'azote nitrique de deux semaines par rapport à l'application normale immédiate après la coupe, le rendement n'est pas modifié, mais la teneur en NO_3^- du végétal après l'apport est nettement moins élevée, tandis que le taux de protéines à la récolte est plus grand : la plante ayant alors un appareil photosynthétique en état de fonctionnement peut métaboliser plus rapidement l'azote apporté. Ces résultats complètent, précisent et confirment dans une certaine mesure ceux de JONES (1958) qui, par des apports décalés de dix jours et vingt-cinq jours sur Fléole et Dactyle, observe une diminution de la matière sèche produite mais un accroissement du taux de protéines.

Influence de l'apport d'azote sur les repousses :

D. BLANC a constaté une supériorité de la nutrition ammoniac-nitrique sur la nutrition nitrique en ce qui concerne la repousse. Pour vérifier l'hypothèse de l'action dépressive de la nutrition nitrique sur la mise en réserve des glucides, elle a dosé les différents sucres sur les parties aériennes et souterraines du Dactyle cultivé en solution nutritive nitrique ou mixte (1968). Elle a montré que la substitution à NO_3 de 2 m.e. de NH_4 dans des solutions de 4,8 et 12 m.e. de NO_3 par litre entraînait un accroissement de la teneur en sucres non réducteurs dans les parties aériennes et du taux de tous les sucres, y compris les fructosanes, dans les organes souterrains.

Nous avons, après des observations répétées sur Dactyle concernant l'effet dépressif de l'irrigation sur la production du 1^{er} cycle de l'année suivante, étudié l'influence de l'irrigation et de la nutrition azotée sur la formation des réserves de la Fétuque des prés, dans le cadre de l'essai factoriel « eau × azote » déjà cité (S. MERIAUX, 1969). Deux techniques ont été employées parallèlement : l'une, empruntée à SPRAGUE (1962) est un test biologique d'estimation des réserves qui consiste à mesurer la matière sèche produite à l'obscurité, en l'absence de toute photosynthèse ; l'autre consiste à doser les fructosanes, glucides de réserve, dans les différentes parties de la plante (collets, plateau de tallage, racines). Le tableau III donne les principaux résultats.

TABLEAU III

INFLUENCE DE N ET DE H_2O SUR LA FORMATION DES RESERVES DE LA FETUQUE DES PRES

	<i>Irriguées</i>		<i>Non irriguées</i>	
	N_1	N_3	N_1	N_3
M.S. totale produite en 1968 (t/ha)	6,124	17,155	5,326	14,242
M.S. du 5 ^e cycle (t/ha)	0,926	2,298	0,914	1,972
Repousse (g/pot)	0,955	0,896	1,238	1,084
Masse de collets et plateau de tallage (g/pot)	18,70	12,50	20,68	17,88
Masse de racines (g/pot)	82,0	112,80	63,20	68,40
Fructosanes % collets	15,68	11,04	17,81	11,12
plateau de tallage ..	10,36	7,31	10,94	4,47
racines	9,09	7,06	8,86	4,48

Ce tableau montre que la repousse varie dans le même sens que la masse des collets et plateaux de tallage. L'action dépressive de la forte dose d'azote (N_3) se fait sentir sur la repousse, la masse d'organes intermédiaires, la teneur en fructosanes de toutes les fractions de la plante. L'effet défavorable de l'irrigation se traduit sur la masse de collets et plateaux de tallage et sur les taux de fructosanes de la zone des collets. Ces résultats montrent bien l'effet d'un traitement intensif (azote ou eau) sur la formation des réserves et la repousse ultérieure.

Influence de l'apport d'azote sur l'équilibre parties aériennes-racines :

D. BLANC (1958) a étudié cette influence en culture sur sable sur Dactyle avec des concentrations en azote variant de 1 à 15 m.e. par litre. En nutrition nitrique, les parties aériennes croissent jusqu'à 10 m.e. par litre, puis décroissent, tandis que le poids de racines croît de 1 à 3 m.e., reste stationnaire de 3 à 10 m.e. et décroît ensuite. Le pourcentage de racines par rapport à la masse totale varie de la façon suivante :

NO_3^- m.e. par litre . . .	1	3	5	10	15
Racines % total	58,7	49,3	40,8	21,0	14,3

La comparaison entre la nutrition nitrique, ammoniacale et mixte figure dans le tableau IV.

TABLEAU IV

IMPORTANCE DE LA FORME DE L'ION AZOTE
SUR L'EQUILIBRE PARTIES AERIENNES-RACINES

	NO_3	$NO_3 - NH_4$	NH_4
Masse de racines	27,1	23,4	10,75
Masse de parties aériennes .	39,25	45,0	32,0
Masse totale	66,35	68,4	42,75
Racines % du total	40,9	34,3	25,1

Dans un essai sur Fétuque, déjà cité (S. MERIAUX, 1969), l'action de l'azote apparaît (tableau III) de façon dépressive sur les zones intermédiaires (collets et plateaux de tallage) et de façon positive sur les racines et les parties aériennes (matière sèche totale ou du 5^e cycle).

Influence de l'apport d'azote sur la pression de succion, la surface foliaire et le taux de photosynthèse :

La *pression de succion* (Ps) des feuilles est d'autant plus élevée que la concentration du suc cellulaire est importante (par manque d'eau ou par abondance d'ions). Il en résulte une fermeture des stomates et un arrêt de la photosynthèse. Un exemple sur Dactyle en pots de Burgevin montre cette double influence (tableau V) et fait apparaître la nécessité d'une teneur en eau élevée pour utiliser les apports importants d'azote (S. MERIAUX, 1969).

TABLEAU V

INFLUENCE DE L'AZOTE ET DE L'EAU
SUR LA PRESSION DE SUCCION DES FEUILLES DE DACTYLE

	A ₁	A ₃	A ₄	C ₁	C ₃	C ₄
3 ^e cycle	11,1	12,7	12,7	20,2	22,6	24,2
4 ^e cycle	7,8	8,1	11,4	16,6	20,7	26,1

où A = eau à 100 % de la capacité au champ
 C = eau à 45 % de la capacité au champ
 1 = 0,5 g de N par pot
 3 = 2 g de N par pot
 4 = 3 g de N par pot

Un exemple de l'action de l'azote sur la *surface foliaire* et le *taux de photosynthèse* peut être donné à partir de l'expérimentation précédente sur Dactyle (tableau VI).

TABLEAU VI
INFLUENCE DE L'AZOTE SUR L'INDICE FOLIAIRE (IF)
ET LE TAUX DE PHOTOSYNTHESE DU DACTYLE
(3^e cycle 1968)

	A_1	A_3	A_4	C_1	C_3	C_4
I.F. (1)	7,4	12,2	7,8	2,7	1,2	0,4
Taux de photosyn- thèse (g/m ² /jour)						
de 14 à 19 jours..	1,56	1,38	1,65	1,81	1,96	2,12
de 0 à 19 jours..	2,96	2,63	3,15	3,44	3,74	4,03

(1) I.F. = Surface foliaire en cm²/surface du pot en cm².

Il découle de ce tableau que l'azote accroît l'indice foliaire jusqu'à une certaine concentration et que le taux de photosynthèse est d'autant plus élevé que les feuilles sont moins nombreuses, donc mieux exposées à la lumière.

2) Facteurs intervenant dans l'absorption des cations.

Spécificité des plantes :

Sous l'angle de la capacité d'échange des racines :

Les espèces et variétés diffèrent par leur capacité d'échange de racines (D. GRAY et al. 1953, D. BLANC 1958) ainsi qu'en témoignent quelques exemples (valeurs en m.e./100 g) :

Légumineuses :

- Luzerne 47
- Trèfle blanc 43
- Trèfle incarnat 47,5

Graminées :

- Dactyle 22 à 37 selon les souches
- Fétuque 30
- Ray-grass d'Italie 21 à 24
- Ray-grass anglais 22 à 27
- Fléole 20 à 32
- Pâturin 21

Sous l'angle de l'équilibre cationique du végétal qui en découle :

Plus la capacité d'échange de cations est élevée, plus l'absorption des cations divalents (Ca^{++} - Mg^{++}) est importante et vice versa. D. BLANC (1962) sur Maïs et Lupin a étudié cet équilibre en solution nutritive contenant 10 m.e. d'anions par litre et une somme de 10 m.e. de cations K^+ , Ca^{++} , Mg^{++} dont les proportions étaient variables. Dans les parties aériennes, l'équilibre cationique est constant pour chaque plante, quelle que soit la variation du milieu nutritif, le Lupin étant le plus riche en divalents et le Maïs en monovalents. Dans les racines, la répartition des cations semble la résultante d'un transport plus actif de divalents vers les parties aériennes du Lupin et de monovalents vers celles du Maïs. Le cation le moins déplacé s'accumulerait donc dans les racines.

Action de la nutrition nitrique sur la valeur de la capacité d'échange de racines :

Pour D. BLANC, la nutrition nitrique accroît la teneur en azote et la capacité d'échange des racines de Fléole, Dactyle et Ray-grass. Cet accroissement de capacité d'échange est dû à une différenciation morphologique des racines qui sont plus nombreuses pour une même masse, donc présentent une surface plus grande (1958).

Sur Œuillet en serres et Tomate en plein champ (1967) le même auteur a montré que l'accroissement de la nutrition azotée se traduit par un accroissement du rapport

$$\frac{\text{Ca}^{++} + \text{Mg}^{++}}{\text{K}^+}$$

Dans des essais de fumure azotée des graminées fourragères à Dijon, le rapport $\frac{\text{divalents}}{\text{monovalents}}$ du végétal suit la variation inverse, comme en témoignent les exemples suivants :

A) *Dactyle (3^e coupe 1963) :*

N apporté pour le cycle (kg/ha) ..	25	45	60
$\text{Ca}^{++} + \text{Mg}^{++}$			
<hr/>			
K^+	0,65	0,59	0,52

B) *Fétuque des prés, 1968 :*

N apporté par an (kg/ha)	150	300	600
N apporté par cycle	50+25+25+25+25	100+50+50+50+50	200+100+100+100+100
Ca ⁺⁺ + Mg ⁺⁺			
<u> K⁺</u>			
1 ^{re} coupe . .	0,51	0,45	0,37
2 ^e coupe . .	0,55	0,43	0,42
3 ^e coupe . .	0,64	0,52	0,47
4 ^e coupe . .	0,79	0,75	0,63
5 ^e coupe . .	0,56	0,49	0,45

La variation de ce rapport est due exclusivement à l'accroissement de K⁺ dans le végétal, Ca⁺⁺ et Mg⁺⁺ restant constants. On observe d'ailleurs une certaine proportionalité entre l'accroissement de la teneur en K⁺ de la plante et l'accroissement de NO₃ apporté, ainsi que le montrent les valeurs suivantes :

Fétuque des prés (1 ^{re} coupe 1968)			
N apporté	50	100	200
Rapport de N apporté	1	2	4
Rapport de K ⁺ du végétal	1	1,2	1,4

Tout se passe comme si, en faisant croître la quantité d'anions NO₃, on favorisait l'absorption de K⁺ qui, dans les deux exemples cités, était présent dans le sol en quantité non limitative.

IV. — AVANTAGES DE L'HERBE SUR D'AUTRES CULTURES

L'intérêt que peut présenter un couvert continu tel que la prairie par rapport à des cultures couvrant le sol une partie de l'année peut se traduire ainsi :

1) **Possibilité d'absorber rapidement l'azote du sol et l'azote apporté.**

A Dijon, des dosages d'azote minéral dans le sol effectués pendant plusieurs années à chaque coupe ont montré l'absence complète de cet élé-

ment en fin de cycle. Une étude plus précise de A. LIBOIS (1969) sur Fétuque des prés confirme l'absorption rapide de N par les plantes et fait apparaître la possibilité qu'ont les racines d'utiliser l'azote surminéralisé par l'apport d'engrais azoté au sol : dans l'exemple suivant, aux troisième et quatrième cycles, huit ou treize jours après l'apport de 125 kg de N, il reste encore dans le sol des quantités voisines de celles apportées.

		<i>N minéral du sol (kg/ha)</i>	
N apporté au cycle	75	125
3 ^e cycle :	9 jours après l'apport	49	127
	36 »	10	27
4 ^e cycle :	8 »	25	104
	13 »	12	107
	21 »	9	84
	27 »	9	44
	34 »	9	33
	41 »	7	24

2) Possibilité d'absorber et de métaboliser l'azote en hiver.

C'est le propre de certaines espèces de graminées telles que la Fléole (voir III-I).

3) Possibilité d'utiliser l'énergie solaire de l'été.

Cette utilisation nécessite que l'eau et les éléments minéraux ne soient pas limitants (voir II).

4) Possibilité de fournir un rendement important en matière sèche et en protéines.

Pour des travaux du sol moins nombreux et moins onéreux que dans le cas des cultures annuelles, les plantes fourragères sont susceptibles de donner des rendements en matière sèche et en protéines supérieurs à ceux de la plupart des fourrages annuels. Citons l'exemple d'une graminée bien alimentée en azote :

	<i>Sans irrigation</i>	<i>Avec irrigation</i>
Rendement en tonnes/ha de M.S.	14,2	17,2
Teneur en protéines % (6,25 N)	19	19
Rendement en protéines kg/ha	2.700	3.270

En conclusion, les plantes fourragères pérennes sont, avec une nutrition minérale élevée, susceptibles de présenter une supériorité sur les cultures annuelles.

Suzanne MERIAUX,
Station d'Agronomie de Dijon.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES :

- BLANC D. (1958) : « Influence de la nutrition azotée sur les propriétés d'échange des racines », *C.R. Acad. Sc.* 246, 2035-2037.
- BLANC D. (1958) : « Contribution à l'étude de la nutrition azotée en culture sur sable, 1^{er} mémoire. Incidence de la teneur en azote de la solution nutritive sur les rendements et l'équilibre parties aériennes-racines du végétal », *Ann. Agron. Physiologie végétale*, supplément I, 49-69.
- BLANC D. (1959) : « Contribution à l'étude de la nutrition azotée en culture sur sable, 2^e mémoire. Incidence de la teneur et de la forme d'azote dans la solution nutritive sur le métabolisme azoté du *Dactylis Glomerata* L. », *Ann. de Physiologie végétale*, II, 163-178.

- BLANC D. (1961): « Les limites d'utilisation des nitrates et la production de matière sèche », *C.R. Ac. Agr. de Fr.*, 912-917.
- BLANC D. (1962): « Absorption et utilisation comparée des nitrates par différentes souches de graminées fourragères », *C.R. Ac. Agr. de Fr.*, 153-160.
- BLANC D. (1962): « Observations sur l'équilibre cationique du végétal », *Agrochimica* VII, 1, 38-45.
- BLANC D. (1963): « Synthèse comparée d'azote organique par *Dactylis Glomerata* L. cultivé en milieu nitrique et en milieu ammoniac-nitrique », *C.R. Acad. Sc.*, 2692-2694.
- BLANC D. (1963): « Etude comparative du métabolisme azoté du végétal en milieu nitrique et ammoniac-nitrique », *Bull. Soc. Franc. de Physiologie végétale*, 9, 186-193.
- BLANC D. (1967): « Capacité d'échange des racines, équilibre cationique du végétal et nutrition azotée », *C.R. Ac. Agr. de Fr.*, 1220-1225.
- BLANC D. (1968): « Influence de l'absorption d'azote ammoniacal sur la synthèse glucidique chez *Dactylis Glomerata* L. », *C.R. Ac. Sc.* 26, 113-115.
- BLANCHET R. (1968): « La nutrition des plantes », *B.T.I.*, 231, 533-539.
- DROUINEAU G. (1962): « Le problème des interactions N K et les conditions méditerranéennes », *C.R. du 7^e Congrès de l'Institut International de la Potasse*, Athènes, 1962. *Potassium Symposium*, 1962, 299-304.
- GRAY D., DRAKE M. et COLBY W.G. (1953): « Potassium competition in grass-legume associations as a function of root cation exchange capacity », *Soil Sci. Soc. amer. Proc.*, 17, 235-239.
- JONES L.I. (1958): « The influence of the time of application of nitrogenous fertilizers on herbage production », *Welsh Pl. Breed. Sta. Rep.*, 1950, 56, Aberystwyth, 108-109.
- LEFEBVRE J.-M. et JOLIET Elisabeth (1967): « Etude des variations de la composition protidique et glucidique des parties aériennes du Dactyle. 1^{re} partie », *Ann. Agron.*, 18 (5), 529-543.
- LEFEBVRE J.-M. et JOLIET Elisabeth (1968): « Etude des variations de la composition protidique et glucidique des parties aériennes du Dactyle. 2^e partie: Influence des fertilisations azotées », *Ann. Agr.*, 19 (3), 379-396.
- LEFEBVRE J.-M. et LIBOIS A. (1969): *A paraître.*
- LIBOIS A. (1969): *A paraître.*
- MERIAUX S. (1969): *A paraître.*
- SPRAGUE V.G. (1962), cité par DRAKE M. et al. (1963): « Yield of Orchard Grass as influenced by rates of nitrogen and harvest management », *Agronomy J.*, 55, 361-362.