

Variabilité des phénomènes d'interférences entre *Vicia sativa* L. et *Avena sativa* L. :

II. Nutrition azotée

M. Ouknider¹ et P. Jacquard²

¹ Département d'Agronomie et d'Amélioration des Plantes, ENA, BP 540, Meknes, Maroc;

² Unité de biologie des populations et des peuplements, CNRS, BP 5051, 34033 Montpellier, France

(reçu le 17 août 1988, accepté le 13 février 1989)

Résumé — Les modifications de la nutrition azotée des 2 espèces en association et en culture pure, en réponse à la densité de peuplement et à l'augmentation de la fourniture d'azote, ont été étudiées. L'avoine améliore systématiquement sa nutrition azotée quand sa densité diminue ou quand la fourniture d'azote augmente. Cette réponse est plus importante pour l'avoine pure que pour l'avoine associée. Par contre, la nutrition azotée de la vesce est fortement affectée par son partenaire avoine.

Les ajustements obtenus entre la teneur en azote et la biomasse produite ont mis en évidence que toute modification de l'alimentation azotée se traduit par une variation des coefficients de l'équation de dilution de l'azote.

L'effet de la présence de la vesce sur l'avoine se traduit par une amélioration de la nutrition azotée de la céréale.

courbes de dilution – teneur en azote – association vesce-avoine – nutrition azotée – biomasse

Summary — **Variability of the phenomena of interferences between *Vicia sativa* L. and *Avena sativa* L.: II. Nitrogen nutrition.** The modifications in the nitrogen nutrition of the 2 species in mixture and in pure stand, under the effect of stand density and of an increase of the nitrogen level, have been studied. The response is stronger for the pure oat than for the associated oat. In contrast, the nitrogen nutrition of the vetch is highly influenced by the oat partner.

The relationships obtained between the nitrogen content and the produced biomass have shown that any modification of the nitrogen mobilisation results in a variation of the coefficients of the dilution equation for nitrogen.

The effect of the presence of the vetch on the oat is expressed as an improvement of the nitrogen nutrition of the grain.

dilution curves – nitrogen content – vetch-oat mixture – nitrogen nutrition – biomass

Introduction

Dans un précédent article (Ouknider et Jacquard, 1989), nous avons étudié la dynamique de croissance de la vesce dans une culture associée de vesce-avoine; la compétition pour la lumière entre les 2 espèces a été mise en évidence par l'étude de la structure des profils de surface foliaire, par l'analyse de l'indice foliaire global et de la contribution de la vesce dans ce dernier. Pour une meilleure compréhension des interférences, il s'avère nécessaire d'étudier leurs effets : sur la nutrition azotée des deux espèces associées, sur la biomasse (rendement) de l'as-

sociation et, par conséquent, d'en dégager la ou les implications agronomique(s). L'aspect nutrition azotée sera abordé dans ce deuxième article.

Matériel et Méthodes

Les résultats qui seront développés ici s'appuient sur l'expérience, réalisée en 1987, dont le matériel et les techniques ont été détaillés précédemment (Ouknider et Jacquard, 1989).

Pour dégager l'effet de présence de la vesce sur la nutrition azotée de l'avoine en association, on a utilisé la méthode des courbes de dilution (teneur en azote

exprimée en % de la masse de matière sèche en fonction de la biomasse produite). Une liaison négative entre la biomasse aérienne exprimée en masse de matière sèche (MS) et sa teneur en azote total (en % de la MS) a été mise en évidence. Ce phénomène de dilution de l'azote dans la biomasse au cours de la croissance a été principalement décrit et discuté dans le cas des cultures pures de graminées (Salette et Lemaire, 1981; Lemaire et Salette, 1984) et mis en évidence sur un peuplement de luzerne pure par Lemaire *et al.* (1985). Ces auteurs ont établi des courbes de références au-dessous desquelles la disponibilité en azote devient un facteur limitant de la croissance. En milieu contrôlé, une relation entre la teneur en azote du dactyle et sa vitesse de croissance relative a été établie (Caloin et Yu, 1984, 1986). Ce modèle a été appliqué à des peuplements associés (luzerne-dactyle) par Wery (1983), Cruz (1985), Cruz et Lemaire (1986).

La teneur en azote augmente pendant une courte période après la coupe, puis diminue au cours de la croissance, du fait du rapport entre les vitesses de prélèvement d'azote et d'accumulation de la matière sèche dans un couvert végétal. Ceci se traduit par une dilution de l'azote dans la matière sèche produite. Le modèle est exprimé par l'équation : $N (\%) = a (MS)^{-b}$ où a représente la teneur en azote pour $MS=0,1 \text{ Kg/m}^2$ et b le coefficient de dilution. Si $b=0$, il y a absence de dilution et si $b=1$, elle est totale.

Résultats

Nutrition azotée de la vesce et de l'avoine en culture pure et en association

Evolution de la teneur en azote

La représentation des teneurs en azote de l'avoine en culture pure et associée, en fonction du temps (Fig. 1), montre un effet très marqué de la densité sur les teneurs en azote de l'avoine, quel que soit le mode de culture. Par contre, l'apport d'azote n'a influencé les teneurs que sur l'avoine pure et, à partir du stade épiaison de la graminée, les niveaux N_2 et N_3 ne se différencient plus. Sur l'avoine associée, l'apport d'azote n'a marqué qu'en début de cycle. Pour les autres stades, l'effet azote n'est jamais significatif. Les interactions apport d'azote x densité n'ont été significatives au seuil de 5% que pour l'avoine pure et à 2 stades seulement : le 7/4 et le 16/4 soit fin montaison et épiaison.

De même, sur la vesce (Fig. 1), les effets densité et dose d'azote sont très hautement significatifs sur la culture pure, alors que sur la vesce associée, seul l'effet densité semble avoir une

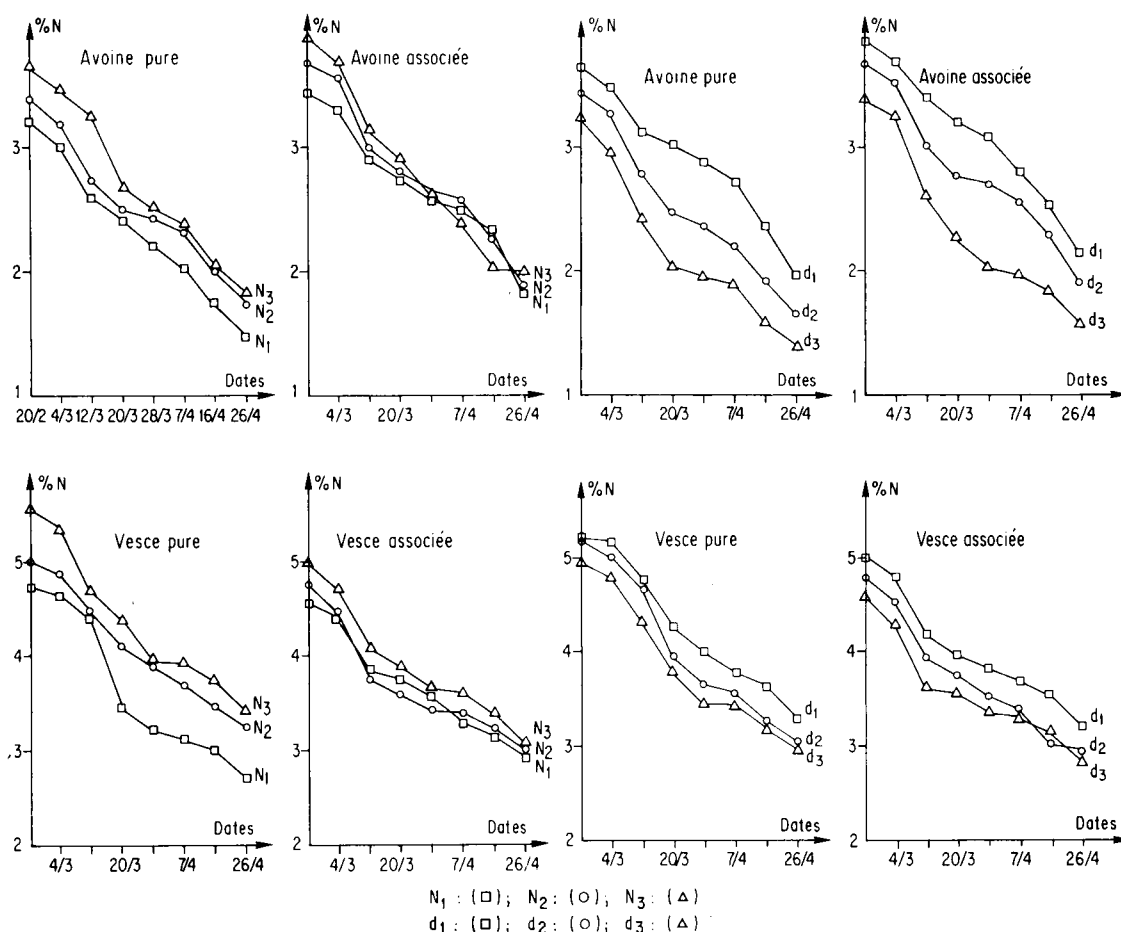


Fig. 1. Evolution de la teneur en azote total (en % de la MS) de l'avoine et de la vesce en culture pure et en association, en fonction du temps. Variation avec la densité de peuplement (d) et le niveau d'azote (N).

influence, l'azote n'a marqué qu'en début du cycle.

Effet de la vesce sur la nutrition azotée de l'avoine

Les courbes de la Fig. 2a permettent d'analyser, d'une part, les phénomènes de compétition intraspécifique dans 2 peuplements d'avoine pure, d_1 et d_2 , à 2 niveaux d'azote (pas d'apport : 0N; 60 unités : 60N) et l'effet de présence de la vesce sur la nutrition azotée de l'avoine, d'autre part. Dans ce cas, on comparera alors, la courbe de l'avoine associée (peuplement d_2) à celle de l'avoine pure (peuplement d_1) qui correspond à la demi-densité (effet de substitution de 150 individus d'avoine par 150 individus de vesce) et ceci à 2 niveaux d'azote 0N et 60N. Les résultats des peuplements d_1 et d_2 pour lesquels on a obtenu des résultats relativement contrastés sont seuls présentés.

Ces courbes montrent qu'à n'importe quel stade de la croissance, la graminée associée est

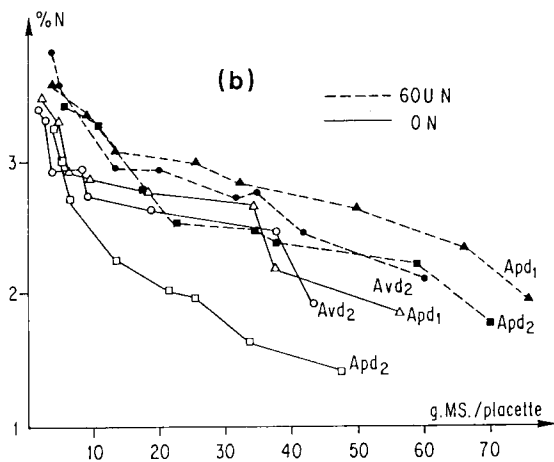
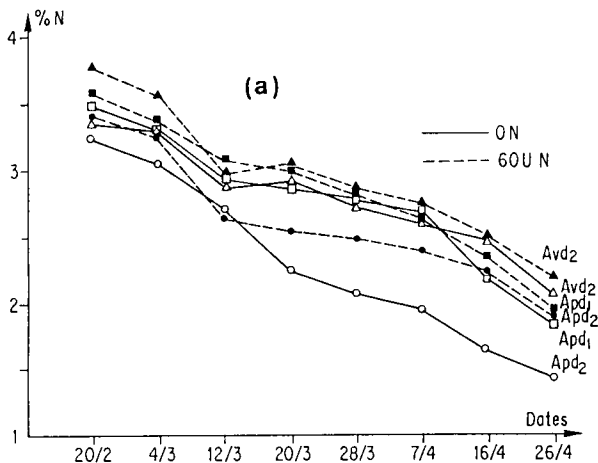


Fig. 2. Evolution de la teneur en azote total (en % de la MS) de l'avoine associée et en culture pure; en fonction du temps (a) et en fonction de la biomasse produite (en g./placette) (b) à 2 niveaux d'azote (— : 0N et - - - : 60 N). Effet de la présence de la vesce. Ap : avoine pure; Av : avoine associée.

toujours plus riche en azote (en % de la MS) que sa culture pure. Par rapport à sa demi-densité en culture pure, l'avoine associée en peuplement d_2 présente les mêmes valeurs qu'en d_1 jusqu'au stade fin gonflement où les teneurs en azote deviennent supérieures à celle de l'avoine pure à densité d_1 .

Pour une densité donnée, la fertilisation azotée améliore la nutrition de l'avoine. Les teneurs sont plus élevées en présence d'azote quel que soit le mode de culture.

L'examen des courbes de dilution (Fig. 2b), où les teneurs en azote sont exprimées en fonction de la biomasse produite, permettent de remarquer qu'en absence d'apport d'azote, la dilution de l'azote pour l'avoine associée (Avd_2) est plus rapide que dans la demi-densité en culture pure. La plupart du temps, la courbe d'évolution des teneurs en azote en fonction de la biomasse de l'avoine associée se place en dessous de celle correspondant à sa demi-densité en culture pure. Toutefois, par rapport à la culture pure à même densité numérique, l'avoine dans l'association non fertilisée présente un avantage. Avec apport de 60 unités d'azote, l'effet bénéfique se manifeste à partir de la date du 20/3 (Fig. 2a) correspondant au stade pleine montaison. Par ailleurs, les graphiques de la Fig. 3 permettent de remarquer que la nutrition azotée de l'avoine est améliorée par la fertilisation azotée et que l'association ne modifie pas cette nutrition. Les teneurs sont d'autant plus élevées que l'apport d'azote est augmenté.

Effet de l'avoine sur la nutrition azotée de la vesce

Sur la figure 4a, où les teneurs en azote de la vesce (en % de la MS) sont exprimées en fonction du temps, on s'aperçoit qu'en culture pure, la fertilisation azotée améliore les teneurs en cet élément. Par contre, en association, la tendance inverse de celle de l'avoine est la règle. Les courbes de dilution de l'azote (Fig. 4b) mettent en évidence un effet dépressif de l'avoine sur les teneurs en azote de la vesce. En présence d'azote, la nutrition azotée de la vesce est améliorée au début du cycle, mais à partir du 3^e prélèvement (12/3), la dilution devient plus rapide pour la vesce associée avec apport de 60 unités d'azote que pour la vesce associée non fertilisée. L'avoine exerce un effet négatif sur la nutrition azotée de la vesce. De même, les courbes de la Fig. 5 montrent clairement que, quelle que soit la densité, l'apport d'azote a un effet dépressif sur la nutrition azotée de la vesce en association. La dilution de l'azote est d'autant plus rapide que le niveau de fertilisation est élevé, alors qu'en cultu-

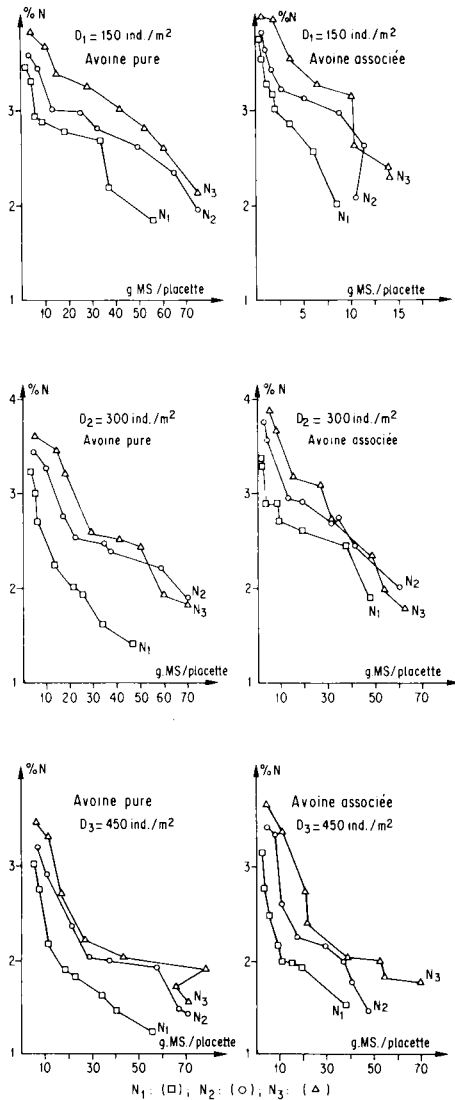


Fig. 3. Relation entre la teneur en azote total (en % de la MS) et la biomasse produite (en g./placette) de l'avoine en culture pure et en association. Variation avec le niveau d'azote (N) et la densité (D).

re pure, l'apport d'azote améliore la nutrition azotée de la vesce.

Discussion – Conclusion

Les modifications de la nutrition azotée des deux espèces en association et en culture pure, en réponse à la densité de peuplement et à l'augmentation de la dose d'azote ont été étudiées.

L'utilisation des courbes de dilution de l'azote dans la matière sèche produite a permis de mettre en évidence l'impact de la variation de l'alimentation azotée sur le comportement des plantes. En réponse à un apport d'azote, l'avoine, pour un peuplement donné, améliore systématiquement sa nutrition azotée, quel que soit le stade considéré. Cette réponse est plus importante pour l'avoine pure que pour l'avoine associée, ce qui s'explique par le fait que la compéti-

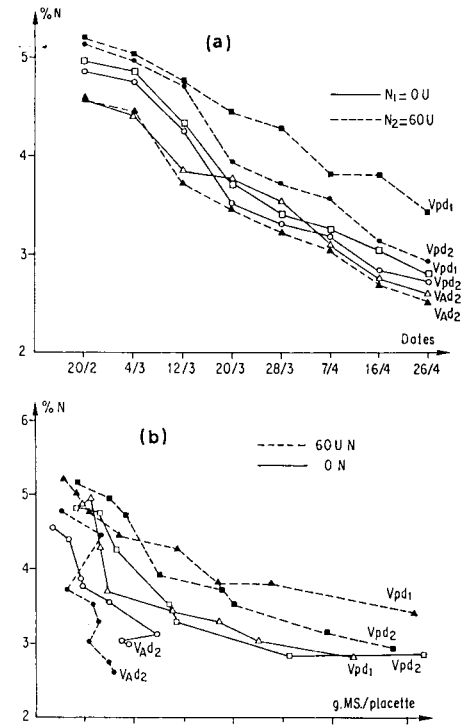


Fig. 4. Evolution de la teneur en azote total (N) (en % de la MS) de la vesce associée en culture pure, en fonction du temps (a) et en fonction de la biomasse produite (en g./placette) (b) à 2 niveaux d'azote (— : 0N et - - - : 60 N). Effet de la présence d'avoine.

tion intraspécifique est plus sévère que la compétition interspécifique (Jacquard, 1968, 1982). Pour une même offre globale du milieu en azote, l'avoine en association dispose de plus d'azote que dans la culture pure. Une partie des besoins en azote de la légumineuse provient de la fixation de l'azote atmosphérique.

La réponse de la vesce est très différente. Sa nutrition azotée est fortement affectée par la présence de l'avoine. Les ajustements obtenus (Tableau I) entre la teneur en azote (en % de la MS) et la biomasse produite (en kg/m²) ont mis en évidence que toute modification de l'alimentation azotée, pour un peuplement donné, se traduit par une variation des coefficients de l'équation : $N (\%) = a (MS)^{-b}$. Le point de départ des courbes précédemment décrites augmente en fonction de l'apport d'azote, ce qui laisse à penser que l'alimentation en azote est un facteur limitant. Son amélioration se traduit par une augmentation de la croissance exprimée en matière sèche produite.

Les courbes de dilution de l'azote dans la matière sèche ainsi obtenues, qui sont en fait caractéristiques d'une espèce et d'un milieu donnés, s'avèrent un élément de diagnostic agronomique pertinent quant à l'étude de la nutrition azotée. Toutefois, l'étude de la dynamique de l'azote dans le sol, par un suivi des profils nitriques et hydriques dans les parcelles pures et

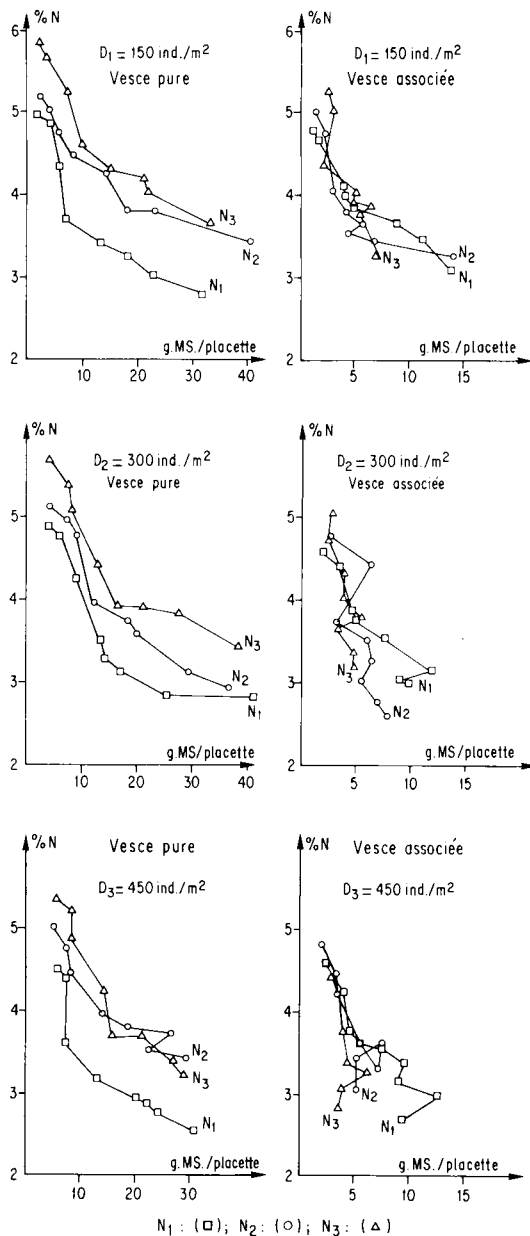


Fig. 5. Relation entre la teneur en azote total (en % de la MS) et la biomasse produite (en g./placette) de la vesce en culture pure et en association. Variation avec le niveau d'azote (N) et la densité (D).

associées conduirait à affiner la rationalisation de la nutrition azotée des peuplements purs et associés. Un transfert indirect d'azote, s'il en existe, pourrait être mis en évidence par cette méthode.

L'effet de la présence de la légumineuse sur la graminée qui lui est associée se traduit par une amélioration de sa nutrition azotée (quand on compare avec l'avoine pure). Cet effet bénéfique de la vesce sur la nutrition azotée de l'avoine est similaire à un effet de densité. La courbe de dilution de l'avoine associée se superpose à celle de sa demi-densité en culture pure. Il semble bien qu'il y ait compétition de la vesce pour l'azote, en présence d'avoine, mais ce phénomène est moins accentué que la compétition de l'avoine

vis-à-vis d'elle-même. Sur l'association luzerne-dactyle, Cruz et Lemaire (1986) n'ont pas observé d'effet améliorateur de la luzerne sur la nutrition azotée du dactyle. Selon ces auteurs, il semblerait même qu'il existe une forte concurrence entre les 2 espèces pour l'utilisation de l'azote minéral du sol. Par contre, Wery (1983) sur la même association, a rapporté qu'en fin de pousse et en présence d'azote, la luzerne est fortement concurrencée par le dactyle.

Cet effet de présence de la légumineuse sur la graminée, couramment mentionné dans la littérature, pourrait indiquer que l'amélioration de la nutrition azotée des graminées associées est d'abord le résultat d'une moindre compétition, sans exclure la possibilité d'un transfert de l'azote fixé par la légumineuse. Un tel phénomène correspondrait, selon certains auteurs, à une libération dans le sol de cet azote, enrichissant ainsi le milieu, à la suite de la décomposition des nodules des racines et de la litière, le recyclage de l'azote se produisant à long terme. Par contre, le relargage des composés azotés solubles a été rapporté par d'autres auteurs (Nishimura *et al.*, 1962; Whitney et Kanehiro, 1967). L'importance relative des différentes voies de transfert dépendra des conditions de croissance, des pratiques d'exploitation et des espèces utilisées. Selon Wilson et Wyss (1937), l'excrétion d'acides aminés solubles par le système racinaire se produit par jour frais sous faible intensité lumineuse. Cependant ce type de transfert est expérimentalement difficile à mettre en évidence. Il pourrait y avoir également transfert de la graminée vers la légumineuse par la voie des excréments racinaires.

Des séquences de perfusions du système racinaire de plants de graminées et de légumineuses (Withney et Kanehiro, 1967) ont mis en évidence que l'azote soluble excrété par les racines de 3 légumineuses tropicales est généralement de 1 à 3% avec un maximum de 9% de l'azote fixé. Ces derniers auteurs ont rapporté que la présence de concentrations élevées de NO₃⁻ et d'amino-acides dans les échantillons perfusés suggère, dans les conditions de leur expérience, que les racines des légumineuses peuvent excréter de l'azote quand la croissance est contrôlée par d'autres facteurs tels que l'ombrage ou la coupe.

Cet aspect du transfert d'azote est en cours de publication (Wacquand *et al.*, 1989) à partir d'une série d'expériences dans lesquelles nous avons mis en évidence un enrichissement du milieu extérieur (solution racinaire) en azote minéral (présence de NO₃⁻ et NH₄⁺). Le phénomène se produirait en fin de journée, pendant la nuit et au début du jour suivant. Cet enrichissement de la solution racinaire en azote est apparu

Tableau I. Ajustement entre la teneur en azote total (en % de la MS.) et la biomasse produite (en Kg/m²) : N (% de la M.S.) = a (MS)^{-b}, pour $n = 24$ couples ($r_{5\%} = 0,40$)

Azote	$N_1 = 0$			$N_2 = 60$			$N_3 = 120$				
	$d_1 = 150$ ind./m ²	$d_2 = 300$ ind./m ²	$d_3 = 450$ ind./m ²	d_1	d_2	d_3	d_1	d_2	d_3		
Densité	$a =$	1,38	1,52	1,47	1,55	1,64	1,59	1,65	1,70	1,67	
	$b =$	-0,24	-0,29	-0,30	-0,12	-0,32	-0,23	-0,14	-0,23	-0,24	
	$r =$	-0,96	-0,96	-0,82	-0,99	-0,95	-0,95	-0,95	-0,94	-0,93	
Types de culture											
	pure	$a =$	1,39	1,36	1,27	1,34	1,24	1,26	1,43	1,37	1,21
		$b =$	-0,18	-0,17	-0,21	-0,23	-0,17	-0,28	-0,18	-0,26	-0,16
$r =$		-0,89	-0,81	-0,72	-0,89	-0,43	-0,70	-0,84	-0,65	NS	
Vesce											
	pure	$a =$	1,09	1,00	0,93	1,26	1,22	1,19	1,34	1,28	1,31
		$b =$	-0,15	-0,27	-0,30	-0,16	-0,23	-0,32	-0,15	-0,18	-0,32
$r =$		-0,92	-0,94	-0,95	-0,85	-0,96	-0,92	-0,82	-0,81	-0,96	
Avoine											
	associée	$a =$	1,26	1,06	1,07	1,19	1,32	1,20	1,47	1,31	1,33
		$b =$	-0,18	-0,15	-0,42	-0,15	-0,25	-0,30	-0,22	-0,22	-0,34
$r =$		-0,92	-0,83	-0,90	-0,85	-0,91	-0,96	-0,88	-0,76	-0,97	

MS : matière sèche (Kg/m²) ; r : coefficient de corrélation ; b : pente ; a : constante ; N : niveau d'azote ; d : densité.

dans les cultures pures de légumineuses et dans les associations avec graminée où le phénomène est exacerbé. Ceci a été observé chez 3 couples comportant des espèces différentes de légumineuses-graminées.

Références

- Caloin M. & Yu O. (1984) Analysis of the time course of change in nitrogen content in *Dactylis glomerata* L. using a model of plant growth. *Ann. Bot.*, 54, 69-76
- Caloin M. & Yu O. (1986) Relation entre dilution de l'azote et cinétique de croissance chez les graminées. *Agronomie*, 6(2), 167-174
- Cruz P. (1985) *Relation de compétition dans une association luzerne-dactyle : étude de dynamiques de la croissance et des prélèvements d'azote*. Thèse Doc. Ing. Univ. Paris Sud
- Cruz P., & Lemaire G. (1986) Analyse des relations de compétition dans une association de luzerne (*Medicago sativa* L.) et de dactyle (*Dactylis glomerata* L.). I. Effets sur les dynamiques de croissance en matière sèche. *Agronomie*, 6(8), 727-734 et II. Effets sur la nutrition azotée des deux espèces. *Agronomie*, 6(8), 735-742
- Jacquard P. (1968) Manifestation et nature des relations sociales chez les végétaux supérieurs. *Œcol. Plant.* 11, 137-168
- Jacquard P. (1982) Dynamique des relations de concurrence interspécifique interpopulation et intrapopulation : modèles prévisionnels et de simulation. *Œcol.*, 3(1), 183-215
- Lemaire G. & Salette J. (1984) Relations entre dynamique de prélèvement d'azote pour un peuplement de graminées fourragères. I. Etude de l'effet du milieu. *Agronomie* 4(5), 423-430. II. Etude de la variabilité entre génotypes. *Agronomie* 4(5), 431-436
- Lemaire G., Cruz P., Gosse G. & Chartier M. (1985) Etude des relations entre la dynamique de prélèvement d'azote et la dynamique de croissance en matière sèche d'un peuplement de luzerne (*Medicago sativa* L.). *Agronomie*, 5(8), 685-692
- Nishimura S., Saito Y. & Kijima K. (1962) Increase of nitrogen content of grasses induced by the association with legume plants. *Bull. Shikoku Agric. Exp. Sta.*, 6, 56-64
- Ouknider M. & Jacquard P. (1989) Variabilité des phénomènes d'interférences entre *Vicia sativa* L. et *Avena sativa* L. : I. Dynamique de croissance de la vesce dans un peuplement associé de vesce-avoine. *Agronomie* 9(4)
- Salette J. & Lemaire G. (1981) Sur la variation de la teneur en azote des graminées fourragères pendant leur croissance : formulation d'une loi de dilution. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 292, 875-878
- Wacquart J.P., Ouknider M. & Jacquard P. (1989) Evidence for a periodic excretion of nitrogen by roots of grass-legume associations. *Plant Soil* (sous presse)
- Wery J. (1983) *Contribution à l'étude de la nutrition azotée d'une légumineuse fourragère (Medicago sativa L.) et de légumineuses à graines*. Thèse Doc, Ing. USTL, Montpellier
- Whitney A.S. & Kanehiro Y. (1967) Pathways of nitrogen transfer in some tropical legume-grass associations. *Agron. J.*, 59, 585-588
- Wilson P.W. & Wyss O. (1937) Mixed cropping and excretion of nitrogen by leguminous plants. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 2, 289-297